

Российская академия наук  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина

**В.Г. Папченко**

**Растительный покров водоемов и водотоков  
Среднего Поволжья**

Ярославль-2001

## Введение

Среднее Поволжье - очень интересный и своеобразный район. С одной стороны, это географический экотон - переходная полоса между лесной и степной зонами. И, как во всяком экотоне, здесь имеет место пограничный эффект, выражающийся в повышенном разнообразии видов растений и животных по сравнению с зонами, которые он разделяет. С другой стороны - это территория, где р. Волга сливается со своим самым крупным притоком - р. Камой, вклад которой в среднегодовой расход воды в Волге равен примерно 49% (Мозжерин, 1991а). По сути здесь завершается формирование стока Волги (Колобаев, 1994). Но это не только место, где сливается все, что несет Волга и ее притоки с территории от Валдайской возвышенности до предгорий Среднего Урала (рис. 1), но и пространство, на котором встречается все, что мигрирует по волжским притокам вниз по течению и поднимается по реке от Каспия. Быть может поэтому здесь сходятся границы ареалов ряда представителей флоры и фауны - одни доходят до Волги с запада, другие - с востока и юго-востока. То есть, на Средней Волге, хотя и не кончается Европа, но уже начинается Восток. Существенное дополнение в это своеобразие вносит густая гидрографическая сеть, насыщенная к настоящему времени большим числом разнообразных искусственных водоемов, заметно корректирующих состав и структуру сообществ водных и околоводных экосистем.

В связи с этим неудивительно, что данная территория всегда привлекала внимание многих естествоиспытателей и что не последнее место среди их работ занимают гидробиотические исследования. Начало им положило описание характера зарастания и флоры двух озер Чувашии, данное М. П. Рузским (1916). Затем появилась публикация Н. И. Воробьева (1926), в которой наряду с материалами по морфометрии ряда озер Козьмодемьяновского кантона Марийской Автономной области (ныне республика Марий Эл) было дано подробное описание их растительного покрова. Следующими были работы М. М. Голубевой (1936) с описанием строения и производительности фитоценозов оз. Остродиево, расположенного в пойме р. Волги под Ульяновском, Г. В. Аристовской (1938), В. И. Баранова и Н. О. Ослопрививателева (1938) со сведениями по растительному покрову некоторых водоемов Татарии, З. А. Мельниченко (1938) с материалами по флоре прудов окрестностей г. Самары, И. М. Хомяковой (1942) с характеристикой растительности оз. Голубого под Казанью.

В 1955 г. был опубликован капитальный труд М. В. Маркова с сотрудниками по флоре и растительности пойм Волги и Камы, в котором нашли свое отражение и гидробиотические материалы (Марков, 1955; Марков и др., 1955). В 1956 г. появилась работа Н. П. Арискиной по сплавидам озер окрестностей Казани. Годом позже М. Д.

Данилов (1957) дал характеристику озерной растительности при описании растительного покрова территории Марий Эл (тогда Марийской АССР). С 1964 г. стали публиковаться материалы по озерной растительности Татарии И. Д. Голубевой (Голубева, 1964, 1968, 1976 а; Голубева, Шпак, 1977, 1986). В 1976 г. вышла коллективная монография "Озера Среднего Поволжья" (Озера..., 1976), в которой были обобщены сведения по флоре и растительности озер Татарстана, Чувашии и Ульяновской области.

Многолетние исследования В. И. Матвеева на озерах долин многочисленных рек Самарского Поволжья, начатые в конце 50-х годов (Матвеев, 1959) и наиболее интенсивные в 60-е и в 70-е годы (Матвеев, 1963, 1964 а, 1965, 1968 а, б, 1969, 1970 а - г, 1971, 1972 а, б, 1973 а, б, 1974 а - в, 1975, 1977 а, б, 1978, 1980 а, б, 1983), вылились в монографию "Динамика растительности водосмов бассейна Средней Волги" (Матвеев, 1990).

С самарскими ботаниками связаны и почти все гидробиотические исследования на прудах и малых водохранилищах южной части Среднего Поволжья (Мельниченко, 1938; Зотов, 1977; Матвеев, Зотов, 1977; Матвеев и др., 1977, 1995; Соловьева, 1988, 1993, 1994 а, б, 1995; Соловьева, Матвеев, 1990, 1991, 1994; Матвеев, Соловьева, 1993). В других частях Среднего Поволжья флора и растительность прудов до исследований автора данной работы (Папченков, Соловьева, 1993, 1995, 1996) оставались неизученными.

Большой цикл работ, выполненных гидробиотиками Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) и казанскими ботаниками, посвящен Куйбышевскому водохранилищу, исследование флоры и растительности которого было начато с первого же года его образования и продолжается до сих пор (Белавская, 1958; Экзерцев, 1959, 1960а, 1962, 1963, 1973, 1983; Голубева, 1965, 1968, 1969, 1972, 1973, 1974, 1976 б, в, 1977, 1978, 1984; Экзерцев и др., 1971; Экзерцев, Довбня, 1974; Голубева и др., 1978, 1990; Голубева, Шпак, 1980, 1984 а, б; Папченков, 1980, 1984 а, 1986, 1988 а, 1990 а, б, 1991 а; Папченков и др., 1988; Лисицына, 1990 и др.).

Долгое время практически неисследованными в гидробиотическом отношении оставались лишь реки Среднего Поволжья. Моему изучению их флоры и растительности (Папченков, 1978, 1982, 1983, 1984 б, 1985 а, 1988 б, 1993 а) предшествовала только работа А. Н. Астратовой и Р. Б. Петровой (1971), в которой сообщалось о результатах рекогносцировочного обследования 7 рек Лесного Заволжья с целью выявления степени их зарастания. Почти отсутствует литература по растительному покрову Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ.

До сих пор нет ни одной сводки по гидрофлоре Среднего Поволжья, но довольно много материалов рассеяно по отдельным флористическим статьям и областным

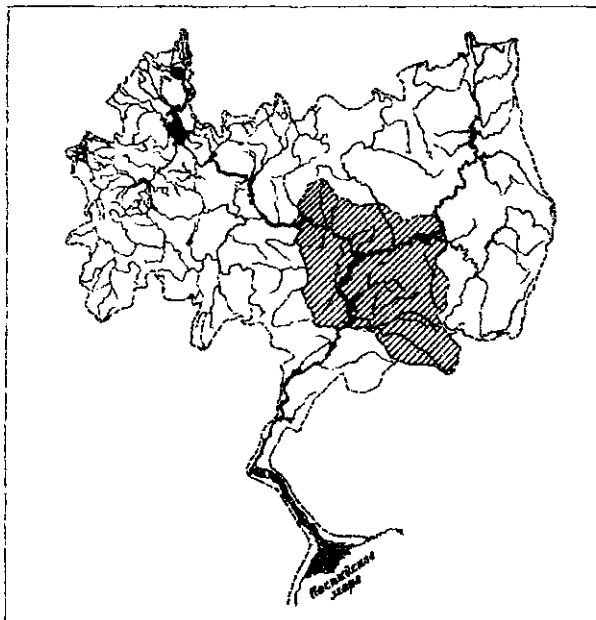


Рис. 1. Картограмма бассейна р. Волги. Косой штриховкой выделена изучаемая территория Среднего Поволжья

определителям (Смирнова, 1949; Матвеев, 1961, 1964 б; Куданова, 1965; Матвеев, Плаксина, 1966, 1983; Матвеев и др., 1976, 1984; Иванова, 1977; Пчелкин, Раков, 1977; Определитель..., 1979; Плаксина, 1980; Раков, Пчелкин, 1980; Васильева, Абрамов, 1981; Крейер, 1981; Определитель..., 1984; Папченков, 1985 б, 1990 в, 1993 а, б, 1995 а; Папченков, Димитриев, 1987; Марков и др., 1988; Устинова, Матвеев, 1988; Абрамов, 1989 а, б; Димитриев и др.,

1989; Абрамов, Папченков, 1990, 1992; Папченков, Шпак, 1990, 1992; Саксонов, 1992; Плаксина и др., 1993; Благовещенский, Раков, 1994; Жуков и др., 1995 и др.), либо содержится в гидрофлористических сводках для всего бассейна Волги (Лисицына, 1990; Лисицына и др., 1993).

Все это говорит о необходимости детального изучения и обобщения всех имеющихся данных по флоре и растительности, продукции и запасах макрофитов во всех типах водных объектов Среднего Поволжья, о необходимости выявления закономерностей и особенностей зарастания водотоков и водоемов в условиях всего разнообразия природных условий данной территории.

Исследования проводились с 1972 по 1990 гг. В этот период был проведен необходимый комплекс полевых работ на 39 средних реках общей протяженностью 9,3 тыс. км (это 92% суммарной длины таких водотоков изучаемой территории); примерно на 150 малых реках с общей протяженностью 7,5 тыс. км (28%), на многих речках, ручьях и ключах и на некоторых мелиоративных канавах и коллекторах; на 27 водораздельных озерах и более чем на 300 пойменных водоемах, что при использовании архивных и литературных материалов по озерам Среднего Поволжья (Озера..., 1976; Матвеев, 1990; и др.) позволило обобщить материалы примерно для 90% водораздельных и 10% пойменных озер территории; на 358 прудах и малых водохранилищах, составляющих примерно 6% их общего числа на территории Среднего Поволжья; на всех 3-х крупных водохранилищах территории - Чебоксарском, Куйбышевском и Нижнекамском.

## Часть 1. Методы и территория исследований

### Глава 1. Методы исследований

Все применяемые в работе методы исследований можно объединить в три группы: полевые, лабораторные и камеральные.

#### 1.1. Полевые методы

К полевым относятся методы картирования растительности и ее геоботанического описания, методы определения биомассы растений и отбора проб для анализов.

Изучение растительности рек проводилось путем маршрутного обследования с картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов. Обследование рек было сплошным, то есть на лодке проходила вся река или ее основная часть, и фрагментарным, когда русло реки картировалось периодически на протяжении 3-5 км с последующим пропуском 10-15 км. В последнем случае, там, где это было возможно, вдоль пропускаемого участка проезжали на автомашине в непосредственной близости от реки, визуально оценивая характер ее долины, поймы и

русла, таким образом определяя соответствие их подобным элементам закартированного участка. При обработке полевых материалов результаты подсчетов на картируемых участках интерполировались на пропущенные с учетом этих визуальных наблюдений.

В процессе маршрутного обследования на каждый километровый отрезок реки (при сплошном) или на 3 - 5-километровые участки ее (при фрагментарном обследовании) составлялись схемы зарастания русла. Для такой работы перед полевым выездом выполнялись выкопировки с карты масштабом 1:100000. На выкопировке русло реки делилось на сантиметровые отрезки, равные 1 км в натуре. Километровые сегменты русла с характерными для них изгибами с выкопировки переносились в тетрадь в увеличенном виде. Схемы зарастания выполнялись с соблюдением масштаба. На них указывалась ширина русла реки и наносились контуры растительных сообществ с условным обозначением их доминантов и содоминантов. Густотой штри-

ховки контура помечалось обилие растений того или иного вида. Оценка ширины реки и размеров фитоценозов производилась глазомерно. Достаточная точность их достигалась путем соответствующих тренировок и периодическими проверками с помощью прямых измерений.

Одновременно с составлением схем зарастания, через каждые 30-40 км отбирались пробы воды на общий химический анализ, измерялись глубины воды по ширине русла, по диску Секки определялась ее прозрачность, производились массовые описания водных фитоценозов. Пробы воды брались с глубины 20 см от поверхности по центру реки. Затем, согласно руководству А. А. Резникова (1963), они фиксировались и доставлялись в лабораторию. Анализы выполнялись гидрохимиками по соответствующим методикам.

Описание водной и околоводной растительности производилось на серии площадок, закладываемых во всех фитоценозах описываемого участка, охватывая в среднем около 60 - 80% их площади (от 10% в обширных однородных сообществах до 100% в сообществах с высокой мозаичностью или малой площадью). При выборе размера площадки описания вместо обычно рекомендуемой для гидробиотических работ площадки в 100 м<sup>2</sup> (Лепилова, 1934; Катанская, 1956, 1981; Белавская, 1977, 1979; и др.) было отдано предпочтение используемой Б. М. Миркиным (Миркин, 1970; Миркин, Розенберг, 1978) для изучения лугов площадке в 4 м<sup>2</sup> как наиболее оптимальной в условиях высокого процента мелкоконтурности речных фитоценозов. В зависимости от ширины сообществ площадки имели стороны либо 2 x 2 м, либо 1 x 4, либо 0,5 x 8 м (Папченко, 1979, 1982).

При описании фитоценозов составлялся список видов макрофитов, отмечалась фенофаза и проективное покрытие каждого вида, максимальная высота растений, количество побегов и их сырая биомасса. Для определения высоты, количества и биомассы растений, в пределах площадки описания закладывались 4 регулярно распределенные укосные площадки по 0,25 м<sup>2</sup> каждая (0,5 x 0,5 м) (Папченко, 1979), на которых у самого дна срезались все растения и, в ряде случаев, выкапывались подземные органы. Каждый укос в отдельности разбирался по видам растений, подсчитывалось число побегов (для кувшинковых и стрелолиста - число листьев и цветоносов), с точностью до 10 г взвешивалась их сырая масса, измерялась высота трех наиболее развитых побегов. Все данные заносились в бланк описания, где также отмечалась глубина воды и тип грунта на месте описания. Отобранные укосы сохранялись в качестве проб для их дальнейшего лабораторного исследования. Таких полных геоботанических описаний было примерно 20 % от их общего массива. В большинстве же случаев они выполнялись без взятия укосов.

При картировании растительности озер, прудов и водохранилищ использовался тот же глазомерный способ,

те же размеры площадок для описаний и для укосов. Разным было использование топографической основы. Если в случае с реками топографические материалы использовались до начала картирования, то есть схемы речных русел вычерчивались заранее и в поле уточнялись лишь детали, связанные с меандрированием русла, с его шириной и т.д., то при картировании растительности водоемов топографическая основа использовалась главным образом при камеральной обработке материалов картирования. В полевых же условиях она служила лишь для ориентировки и изображения контуров картируемого участка мелководий. По большинству обследованных прудов топографические материалы отсутствовали, поэтому приходилось непосредственно в поле работать над изображением контуров пруда и определением с помощью шагомера длины его береговой линии. Этому способствовало и наличие топографических карт местности в масштабе 1:100000.

## 1.2. Лабораторные методы

В лабораторных условиях продолжалась работа с пробами растений, взятых на укосных площадках. После сушки на воздухе пробы досушивались в сушильном шкафу при 65° С до постоянного веса и взвешивались с точностью до 0,1 г. Таким образом определялся воздушно-сухой вес пробы, а по разнице между весом пробы с естественной влажностью и весом в воздушно-сухом состоянии высчитывался процент свободной влаги в растениях. Далее каждая из проб измельчалась, перемешивалась и из нее бралась навеска, величина которой определялась на аналитических весах с точностью до 0,01 мг. Эти навески высушивались до постоянного веса при температуре 105° С. По разнице веса до и после сушки определялось содержание связанной влаги. Это позволяло определить общую влажность образцов растений и подсчитать абсолютно сухой вес. Затем отобранный в качестве навесок материал сжигался в муфельной печи для определения в нем процентного содержания золы и органического вещества.

По содержанию в частях и органах растений органического вещества рассчитывалась их энергетическая ценность. При этом использовалась формула Э. Т. Хаббулвина (1977):  $Y = 0,0422 \cdot X$ , где Y - калорийность сухого вещества в ккал/г, X - процент органического вещества в пробе.

## 1.3. Камеральные методы

Камеральная работа с полевыми материалами включала в себя обработку схем зарастания, геоботанических описаний и материалов по фитопroduкции. При обработке последних для каждого вида макрофитов в сыром и абсолютно-сухом виде, в органическом веществе и валовой энергии рассчитывалась средняя фитомасса с 1 м<sup>2</sup> сооб-

ществ, определялось соотношение надземной и подземной фитомассы у разных видов, устанавливались средние величины фитомассы растений при разных классах их проективного покрытия (до 30 %, от 31 до 60 %, от 61 до 90 % и от 91 до 100 %).

Для определения запасов макрофитов в реках и водоемах использовались материалы картирования их растительности и данные по фитопродукции. Каждый километровый участок закартированного русла обсчитывался отдельно. В таблицу для подсчетов выписывались все обильные на участке виды растений. Для каждого из них с помощью палетки определялись занимаемые ими площади. Причем делалось это отдельно по каждому из 4 принятых классов проективного покрытия. Поскольку масштабы на схеме речного русла по его длине и ширине были различными, то для подсчета площадей использовалась следующая рабочая формула (Папченков, 1979, 1982):

$$S = (1000 / D_{сх} \cdot Шр / Ш_{сх}) / 25 \cdot n \cdot 1 \text{ см}^2,$$

где  $S$  - реальная площадь измеряемого контура, в  $\text{м}^2$ ; 1000 - реальная длина участка реки, в м;  $D_{сх}$  - длина участка реки на схеме, в см;  $Шр$  - реальная ширина реки, в м;  $Ш_{сх}$  - ширина русла на схеме, в см; 25 - число малых клеток палетки в  $1 \text{ см}^2$ ;  $n$  - число малых клеток палетки в измеряемом контуре;  $1 \text{ см}^2$  - площадь большой клетки палетки.

В более общем виде она будет выглядеть так:

$$S = (M_d \cdot M_{ш}) / 25 \cdot n \cdot 1 \text{ см}^2,$$

где  $M_d$  и  $M_{ш}$  - соответственно масштабы по длине и ширине участка реки на схеме.

Исходя из результатов подсчета площадей и данных по сырой надземной фитомассе с  $1 \text{ м}^2$  сообществ, рассчитывались запасы растений на участке как в целом, так и по отдельным видам макрофитов. Суммарная величина сырой надземной биомассы всех макрофитов участка давала показатель интенсивности его зарастания (Пф), выраженный в  $\text{кг}/\text{м}^2$  акватории. По данному показателю рассчитывались средние показатели интенсивности зарастания рек, выделялись участки со сходными показателями (Папченков, 1985 б). Для характеристики интенсивности зарастания рек и их участков пользовались соответствующей шкалой (Папченков, 1982, 1985 б) (табл. 1).

Несколько иначе, чем для рек, обрабатывались материалы картирования растительного покрова озер, прудов и водохранилищ. Прежде всего, схемы зарастания этих водоемов, составленные в поле, нуждались в переносе на точную картографическую основу, увеличенную до масштаба 1:5000 для водохранилищ и крупных озер и до масштаба 1:1000 для малых озер, стариц и прудов. Только в этом случае можно было надеяться на достаточно точные подсчеты площадей зарастания и запасов фитомассы.

После составления картосхем в необходимом масштабе, дальнейшая работа с ними велась так же, как и с картосхемами рек. Не использовались лишь формулы для подсчета площадей, поскольку масштаб по длине и шири-

не схемы был одинаковым.

Таблица 1. Шкала интенсивности зарастания водных экосистем (Пф)

Баллы	Интенсивность зарастания водных экосистем	Пф, в $\text{кг}/\text{м}^2$
0	Не зарастающие	0
1	Почти не зарастающие	менее 0.10
2	Очень слабо зарастающие	0,11 - 1,00
3	Слабо зарастающие	1,01 - 2,00
4	Умеренно зарастающие	2,01 - 3,00
5	Значительно зарастающие	3,01 - 4,00
6	Сильно зарастающие	4,01 - 5,00
7	Очень сильно зарастающие	более 5,00

Кроме того, в дополнение к показателям интенсивности зарастания, рассчитывался показатель степени зарастания водоемов (Пс), представляющий собой отношение площади зарослей на водоеме к площади акватории этого водоема, выраженное в процентах. Для рек подобный показатель мало информативен, поэтому не рассчитывался.

По степени зарастания все водоемы (а при необходимости и водотоки) могут быть разбиты на 8 классов: 1) не заросшие или почти не заросшие - площадь зарослей менее 1 % от площади акватории; 2) очень слабо заросшие - 1 - 5 %; 3) слабо заросшие - 6 - 10 %; 4) умеренно заросшие - 11 - 25 %; 5) значительно заросшие - 26 - 40 %; 6) сильно заросшие - 41 - 65 %; 7) очень сильно заросшие - 66 - 95 % и 8) сплошь заросшие - 96 - 100 %.

Для обработки описаний фитоценозов, слагающих растительный покров водоемов и водотоков, был использован метод рядов распределения частот коэффициентов сходства какого-либо описания со всеми другими, предложенный Б. Н. Нориным (1971) для выделения синузид растений. Согласно этой методики, для выделения групп описаний составляются ряды распределений частот коэффициентов одного какого-либо описания со всеми другими и строится кривая частот. При дробных классах коэффициентов она получается многовершинной. Чтобы выделить наиболее крупные группы описаний, классы коэффициентов увеличиваются до тех пор, пока не получается одновершинная кривая распределения. При предыдущих размерах классов коэффициентов кривая распределения имеет две или несколько вершин; по ней предварительно выделяется группа описаний, имеющих наибольшее сходство. В полученной группе вычисляются средние показатели проективных покрытий всех видов (центр группы), рассчитываются коэффициенты сходства "центра группы" со всеми описаниями и вновь строится ряд распределения. Если полученная по этому ряду группа совпадает с выделенной ранее, то операция заканчивается на данном этапе и группа считается установленной. При несовпадении группы все расчеты повторяются еще раз.

После этого, из не попавших в группу описаний вновь выбирается одно и все вычисления повторяются вплоть до выделения новой группы. И так далее, до обработки всех описаний. При необходимости те же действия проводятся и внутри выделенных групп (Норин, 1971: 207-208).

В практической работе весь массив описаний предвременно делился на крупные группы, соответствующие формациям, простым перебором описаний. Дальнейшая работа с этими группами велась по приведенной выше методике.

Для подобного расчета коэффициентов сходства было предложено пользоваться формулой Штейнгауза (Норин, 1971). Однако работа с ней давала недостаточно удовлетворительные результаты, поскольку при этом явно завышалась роль видов с большим проективным покрытием. Попытка использовать формулу Жаккара (Александрова, 1969; Василевич, 1969, 1971) также не была удачной, так как в этом случае слишком повышалась роль малообиль-

ных и часто случайных в фитоценозе видов. В результате для расчета коэффициентов сходства между описаниями была применена оригинальная формула (Папченко, 1982) следующего вида:

$$P = (c / (a + b)) \cdot 100,$$

где P - коэффициент сходства, выраженный в %; c - сумма проективных покрытий видов, общих для сравниваемых описаний; a - сумма проективных покрытий видов в первом описании; b - сумма проективных покрытий во втором описании.

Характерной особенностью данной формулы является то, что при оценке меры сходства двух описаний она учитывает как обилие видов на площадке, чем сходна с формулой Штейнгауза, так и присутствие малообильных в фитоценозе видов, подобно формуле Жаккара, то есть не теряет последних, но и не преувеличивает роль доминантов, не сводит все к ним, следовательно позволяет выделять ассоциации по доминантно-детерминантному принципу.

## Глава 2. Физико-географическое описание Среднего Поволжья

В географической литературе границы Среднего Поволжья рассматриваются неоднозначно. Так, по М. М. Дубенскому (1928) Средне-Волжскую область, занимающую площадь в 270 тыс. км<sup>2</sup>, составляют пять крупных административных единиц: Пензенская, Ульяновская и Самарская губернии, Татарская и Чувашская автономные республики (здесь и далее названия административных территорий пишутся так, как они даны в цитируемых источниках). В географическом отношении - это территория от Чувашского Приволжья и Татарского Прикамья на севере до устья р. Б. Ирғиз на юге, от устья р. Белой и верховьев р. Самары на востоке до бассейна р. Мокши и верховьев р. Хопер на западе.

Ф. Н. Мильков (1953) увеличивает площадь Среднего Поволжья до 524,5 тыс. км<sup>2</sup>, значительно отодвинув ее границы на север. Им в состав региона включаются Костромская, Горьковская, Кировская, Пензенская, Ульяновская и Куйбышевская области, Марийская, Чувашская, Мордовская и Татарская автономные республики.

А. В. Ступишиным (Ступишин, 1960а; Физико-географическое..., 1964) данный регион рассматривается в пределах Татарской, Чувашской, Марийской АССР, Кировской, Ульяновской и Куйбышевской областей с территорией в 394,9 тыс. км<sup>2</sup>, а позже, в соавторстве с Н. Н. Лаптевой (Озера Среднего Поволжья, 1976), сокращается до 146,4 тыс. км<sup>2</sup> за счет исключения Кировской и Куйбышевской областей.

Во всех этих случаях границы данного природного региона проводятся по границам административных территориальных единиц. Это хорошо с позиций экономической географии, но явно неудачно с физико-географических

позиций. Станным, например, является отнесение верховьев р. Хопер (бассейн Дона) к Среднему Поволжью; странно, когда река то входит, то не входит в рассматриваемый регион, как это имеет место с Волгой между Костромой и Нижним Новгородом (Мильков, 1953). Поэтому более обоснованными выглядят границы Среднего Поволжья, проводимые казанскими гидрологами (Авсрьянова, 1962; Корбутяк, 1968). На севере они охватывают бассейны рек: Рутка, Б. и М. Кокшаги, Немда; на северо-востоке - участок Камы и Белой, ныне залитый водами Нижнекамского водохранилища; на востоке - бассейны рек: Сюнь, Усень, Ик и верховья р. Самары; на юге - бассейны р. Самары, р. Чапавки и р. Сызранки; на западе - бассейн р. Барыш и все правобережные притоки р. Суры выше него (Корбутяк, 1968).

Средняя Волга по естественным рубежам выделяется и А. П. Дедковым (1991). Он пишет: "С геоморфологических позиций Средней Волгой можно считать отрезок реки, расположенный между границей максимального оледенения и районом наибольшего распространения ингрессии Каспия в четвертичный период. Волга покидает область распространения морен максимального среднеплейстоценового днепровского оледенения близ устья своего правого притока Суры, морские осадки самой значительной плейстоценовой трансгрессии Каспия - Хвалынской (поздний плейстоцен) - проникают вверх по долине Волги до южного края Самарской Луки. Протяженность Средней Волги в таком ее понимании около 750 км" (Дедков, 1991:10).

В настоящей работе Среднее Поволжье принимается в границах, принятых казанскими гидрологами (Корбутяк,

1968) с небольшими изменениями. В административном отношении это территории республик Марий Эл, Татарстан и Чувашия (кроме небольших частей последней по левобережью р. Суры), Ульяновской и Самарской областей (исключая бассейны р. Б. Иргиз и р. Чагра), северо-запада Оренбургской области и небольшие территории Башкортостана, Удмуртии и Кировской области, в которые заходят бассейны рек, включенных в рассматриваемый регион. Общая площадь данной территории 258 тыс. км<sup>2</sup>.

## 2.1. Геоморфология, геология и тектоника

Территория Среднего Поволжья расположена в восточной части Русской равнины. Здесь нет высоких гор и обширных низин. В целом рельеф можно охарактеризовать как пологохолмисторавнинный с абсолютными отметками высот 100 - 200 м. Однако поверхность далеко не однообразна, а местами и весьма контрастна (рис. 2). Так, высшие точки отметок высоты в Жигулях и на Бугульминско-

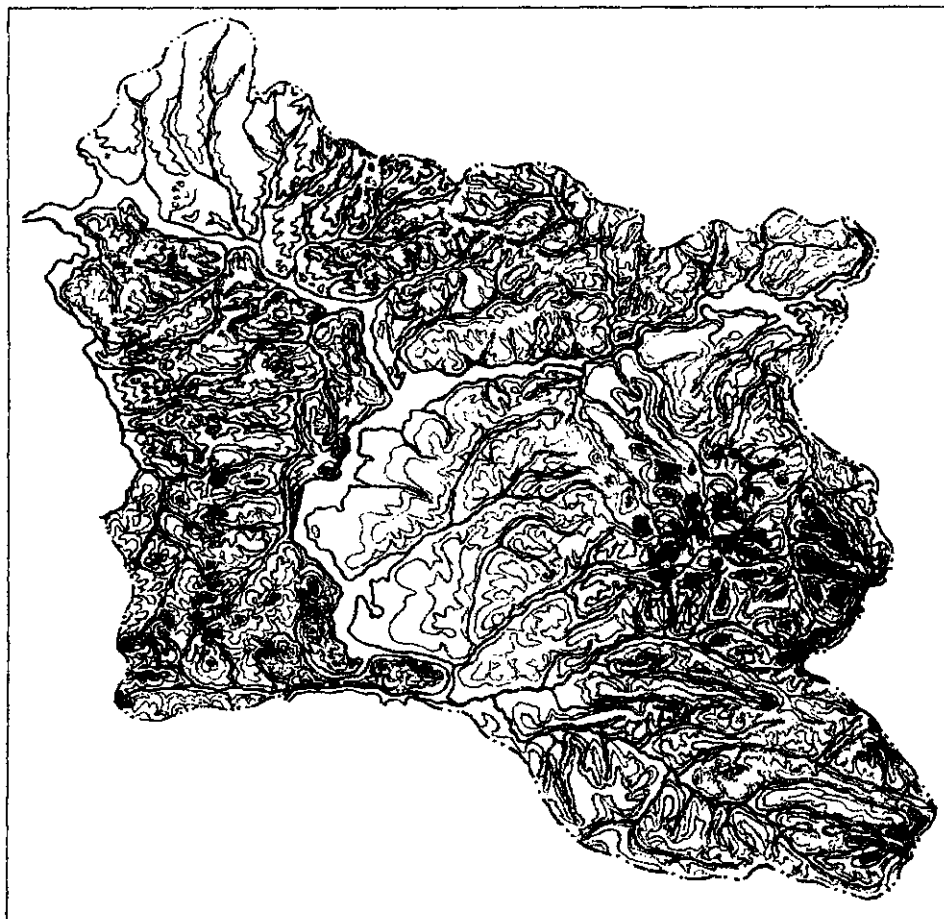


Рис. 2. Рельеф Среднего Поволжья.

Изолинии проведены через 50 м. Затемнены возвышенности более 250 м.

Белебеевской возвышенности лежат на высоте 374 и 380 м, а уровень Волги в районе Самары - на высоте 20 м. Глубина эрозионного врезания долин достигает 327 м. В этом интервале высот действуют процессы плоскостного и линейного сноса покровных отложений и почв (Мильков, 1953; Ступишин, 1960 б; Бабанов, 1979).

Другими важными чертами геоморфологии всей рассматриваемой территории является ярко выраженная структурность рельефа, хорошо сохранившиеся формы и отложения плейстоценового перигляциала, отсутствие следов древнего оледенения (Дедков, 1991).

Долина Средней Волги лежит между двумя пластовыми ступенчатыми возвышенностями - Приволжской на западе и Высоким Заволжьем на востоке. Их разделяет

Мелекесская мульда, являющаяся древней волжской долиной. С севера к современной долине подходит южная оконечность Вятских Увалов, на северо-западе к ней примыкает Марийская низменность (Марийская низина). Все три возвышенности различны по своему геологическому устройству и по характеру моноструктуры. Приволжская возвышенность представляет собой возвышенность-синеклизу, Высокое Заволжье имеет гетерогенную тектоническую основу. Вятский Вал приурочен к антиклинальной структуре типа вал, с такой же антиклинальной структурой - Жигулевским валом - совпадает Жигулевский массив, рассматриваемый обычно как часть Приволжской возвышенности (Дедков, 1991), либо как южное окончание Вятско-Улеминского вала (Милановский, 1940). Волга

огibaет этот массив, образуя самую крупную свою излучину - Самарскую Луку.

Низменное лесостепное Заволжье, которое является древней областью погружения, наоборот, испытывало на общем фоне поднятия Среднего Поволжья относительное опускание. Последнее выразилось в накоплении значительных по мощности толщ четвертичных отложений, в переуглублении долины Волги. Таким образом, прежде всего тектоникой объясняется контраст между возвышенным правобережьем и низменным левобережьем (Мильков, 1953). Вместе с тем, большая часть низменного Заволжья представляет собой левый склон древней, глубоко врезанной волжской долины, занятой системой плейстоценовых аллювиальных террас и плиоценовой аллювиально-озерно-морской равниной. Расстояние между коренными берегами долины изменяется от 4 до 120 км, что связано с различной интенсивностью смещения русла Волги вправо под действием силы Кориолиса (рис. 3). Величина смещения русла значительна на участках развития легко размываемых песчано-глинистых пород верхней юры и нижнего мела севернее и южнее Самарской Луки. Наименьшее смещение происходит там, где река пересекает крупные тектонические структуры - Жигулевский и Вятский валы, в ядра которых выходят наиболее стойкие к размыву породы - известняки и доломиты карбона и перми (Дедков, 1991). С этих позиций резкий контраст правобережья и левобережья Волги - это результат работы реки под действием силы Кориолиса, приведший к резкой асимметрии ее долины.

Долины, врезание которых достигает 200 м и более, характеризуются высокими и крутыми берегами, напоминающими с реки низкогорную цепь. Такие берега типичны для Волги, Камы, Вятки, Свияги, Ика, Сока, Б. Кинели. Обычно это правые склоны долин, в которых обнажаются коренные породы. Неслучайно такие берега носят название гор (Ступишин, 1960 б). Так, на правом берегу Волги напротив Казани возвышаются Услонские горы (высота до 224 м). Южнее пристани Камское Устье правый берег реки обрамлен Сюкеевскими горами (высота до 235 м). Еще южнее, близ г. Тетюши, тянутся Тетюшские горы. Северный берег Ундорского расширения Куйбышевского водохранилища обрамлен Большими Тарханами (высотой до 221 м), а западный - Ундорскими горами. Южнее Ульяновска тянутся Каменецкие горы. Севернее Жигулей от основных цепей Приволжской возвышенности отделяется массив Белых гор с обширными отложениями палеогена. В районе г. Сенгилей, подходя к берегу, они называются Сенгилеевскими (высота 334 м), а еще южнее - Девичьими горами. И наконец в пределах Самарской Луки располагаются Жигулевские горы с высотами более 300 м. Напротив них, уже в Заволжье находятся Сокольи горы, являющиеся восточным продолжением Жигулевских гор и достигающие у устья р. Сок высоты 281 м. Долина Волги

здесь образует живописные ворота. По высоким правобережьям р. Сок и р. Б. Кинель располагаются Кинельские и Сокские горы, на высоком приустьевом правобережье Камы - Сорочьи горы (Мильков, 1953; Фортунатов, 1983).

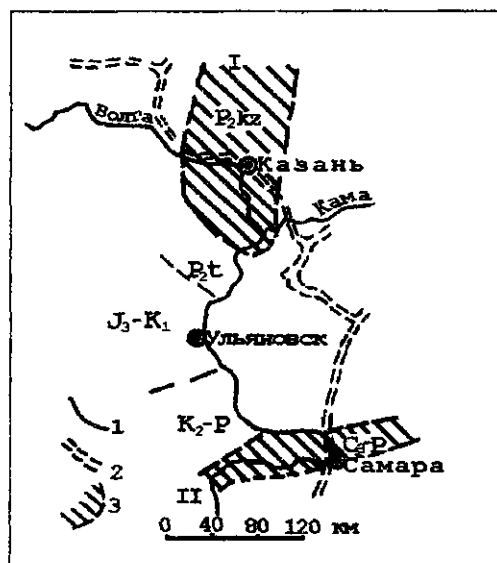


Рис. 3. Положение русла Средней Волги в плиоцене и в современную эпоху (по: Дедков, 1991, с. 13). 1 - современное русло Волги; 2 - русло Волги в среднем плиоцене; 3 - тектонические валы: Вятский (I) и Жигулевский (II).

Среди разнообразных по составу и возрасту пород, слагаемых правый склон долины Волги выделяются 5 основных их комплексов: 1) наиболее крутые склоны слагают известняки и доломиты верхнего карбона, нижней перми и казанского яруса; 2) склоны крутые в верхней своей части, с частыми оползнями слагают белый мел и мергели верхнего мела, песчаники и опоки палеогена; 3) умеренно крутые склоны с развитыми оползнями представлены пестроцветными глинами и мергелями с прослоями известняков и песчаников татарского яруса верхней перми; 4) в сложении склонов с относительно небольшой крутизной, очень интенсивными оползнями и овражной эрозией принимают участие глины верхней юры и нижнего мела; 5) склоны малых долин, срезанных Волгой, невысокие и наиболее сильно разрушаемые, сложены глинами, суглинками, песками и галечниками плиоцена и плейстоцена (Дедков, 1991).

Пласты коренных пород падают в каждом направлении, в связи с чем между Казанью и Жигулями в этом направлении на правом склоне происходит смена пород более древних более молодыми, от известняков казанского яруса верхней перми до опок и песчаников палеогена. Однако в Жигулях, в ядре Жигулевского вала, появляется мощная толща известняков верхнего карбона и перми (Дедков, 1991). Здесь очевидно сочетаются пласты коренных пород с разным направлением падения, поскольку в отличие от склона волжской долины общее падение высот

в этой части Приволжской возвышенности идет с юга на север и с востока на запад. На водоразделах, часто прямо на поверхности, залегают коренные породы: пермские - на севере, мезозойские - в средней части, третичные - на юге. По пологим склонам водоразделов распространены лессовидные суглинки делювиального происхождения (Мильков, 1953; Дедков, 1959, 1960).

Рельеф Приволжской возвышенности всюду характеризуется глубоким и густым эрозионным расчленением. Он осложнен холмами и грядами, сложенными верхнемеловыми мергелями и мелом - породами, труднее других поддающимися выветриванию. Речные долины здесь успели выработать асимметричный поперечный профиль. К эрозионному расчленению присоединяются многочисленные оползни по склонам речных долин. В ряде мест возвышенности (Казанский район, Сурско-Свияжское плато, Жигули) имеют место карстовые явления (Мильков, 1953; Ступишин, 1961). На севере Приволжской возвышенности миоценовая поверхность выравнивания полностью уничтожена денудацией и в современном рельефе не выражена. На крайнем юге Чувашии на Сурско-Свияжском водоразделе появляются первые небольшие останцы высокого миоценового плато с отметками 260 - 275 м. Близ южных границ Татарстана и Чувашии они достигают высоты 310 - 313 м, а к истокам р. Барыш - 330 - 334 м (Дедков, 1960).

Левобережная, или заволжская часть региона на северо-западе начинается с юго-восточной оконечности обширной низменной равнины с абсолютными высотами от 50 - 70 м у Волги до 150 - 160 м в ее северной части (рис. 2). Для этой равнины характерен бугристый и дюнный песчаный рельеф, образованный беспорядочно разбросанными холмами небольшой высоты и блюдцевидными и воронкообразными котловинами между ними. Формирование последних связано с эоловыми, суффозионными и карстовыми процессами. Проявление карста, распространенного на востоке Марийской низины, связано с залеганием под песками мощных пермских известняков и гипса (Мильков, 1953; Ступишин, 1961).

На северо-востоке низменная равнина сменяется увалами Вятского поднятия с максимальной высотой (284 м) в бассейне р. Вятки. В медианно вытянутом Вятском увале наивысшие отметки высот сосредоточены в осевой зоне, где обнажаются казанские известняки. На общее поднятие накладываются местные куполообразные поднятия пермских пород. Глубокие долины рек и развитая сеть балок расчленяют увал на сложную систему холмов, увалов и междуречных плато. В южной части поднятия заметную роль играют карстовые явления. В северной части рассматриваемой территории на водоразделах распространены дресвяные горы, или пуги - холмы самой разнообразной формы, сложенные окатанными галечниками из кварцита, змеевика, яшмы и других пород, перемешанных с песком и иногда сцементированные в конгломераты

(Мильков, 1953; Селивановский, 1961; Селивановский, Каштанов, 1961; Ступишин, 1961).

К югу и юго-востоку от увалов располагается Предкамское пермское возвышенное плато с развитым эрозионным ландшафтом. Абсолютные высоты плато 170-190 м, местами более 200 м. Оно расчленено зрелыми долинами рек на водоразделы с плакорными поверхностями. Пологие приводораздельные скаты асимметричны, покрыты делювиальными суглинками, мощность которых в районе Сорочьих гор достигает 40 м. На плакорах развит пермский элювий с обломками карбонатных пород (Ступишин, 1960 б). На участке от впадения р. Зай до устья Камы расположен Нижнекамский карстовый район (Ступишин, 1961).

В Заволжье южнее Камы в геоморфологическом отношении хорошо различаются низменная и возвышенная территории (рис. 2). Низменное Заволжье, сформированное в результате тектонического опускания и работы древней Волги, представляет собой пермско-плиоценовую равнину, покрытую толщей делювиальных суглинков четвертичного возраста, с абсолютными высотами 120-180 м, падающими к устью р. Б. Черемшан (Мелекесская мулда). Территория слабо расчленена балочными формами. Типичны плакоры с покровом из суглинков (Ступишин, 1960 б). Южнее г. Самары рельеф несколько меняется. За полосой молодых речных наносов Волги далеко на восток отходит низменная равнина, покрытая с поверхности сырцовыми глинами. Последние скрывают под собой морские акчагыльские и пресноводные домашкинские пески и глины верхнетретичного возраста. Редкое, но глубокое эрозионное расчленение (балки, долины рек) придает характер волнистой или мягкоувалистой равнины (Мильков, 1953).

Высокое Заволжье включает западную часть Бугульминско-Белебеевской возвышенности, с которой берут свое начало реки Ик, Ст. Зай, Шешма, Б. Черемшан, Сок, Б. Кинель, и северо-западные склоны Общего Сырта, с которых стекают р. Самара и большинство ее притоков. Коренные породы первой представлены красноцветными отложениями верхней перми, обнаруживающимися по крутым склонам резко асимметричных долин ее рек, которые рассекают возвышенность на ряд увалов, вытянутых в северо-западном и юго-восточном направлениях. Максимальная высота (372 м) лежит в районе г. Бугульма. Геологическое строение Общего Сырта, глубоко расчлененного долинами р. Самары и ее притоков, инос. Пермские породы здесь скрыты под осадками средней и верхней юры, а те в свою очередь на западе перекрыты морскими верхнетретичными отложениями (осадки акчагыльского моря). Коренные породы повсюду, за исключением самых высоких сыртов (выше 180 м), погребены под толщами сырцовых глин (Мильков, 1953). Максимальные высоты Общего Сырта лежат в верховьях рек Самара и Бузулук. В Высоком Заволжье реки продолжают врезаться в коренные породы; над оврагообразованием преобладает плоскостной смыв. В

верховьях Ика, Шешмы, Б. Черемшана, в среднем и нижнем течении Сока и низовьях Б. Кинели и Самары распространен карст (Милюков, 1953; Ступишин, 1961).

## 2.2. Климат

Климат Среднего Поволжья умеренно континентальный, заметно различающийся в северной и южной его частях. Рассматриваемая территория входит в три климатические зоны - зону южной тайги, лесостепную и степную зоны.

Для климата первой, располагающейся к северу от Камы и Волги, характерно короткое, прохладное лето и продолжительная многоснежная зима. Средняя температура января от  $-12,3$  до  $-14,8^{\circ}\text{C}$ , июля - от  $16,7$  до  $19,4^{\circ}\text{C}$ . Снежный покров лежит в среднем 160 - 180 дней. Его толщина от 35 - 40 см на юге зоны (Прикамье) до 50 - 70 см. Толщина льда на большинстве рек 50 - 60 см и только в низовьях рек Марийской низины она 25 - 40 см и здесь очень часты полыньи. Годовая сумма осадков 400 - 500 мм, редко ниже или выше. Гидротермический коэффициент, отражающий соотношение тепла и влаги 1,0 - 1,25 (обеспеченное увлажнение) и только в низовьях марийских рек он равен 1,3, что говорит о избыточном увлажнении.

Основная часть территории Среднего Поволжья лежит в пределах лесостепной климатической зоны. Лето здесь более продолжительное и теплое, с периодическими засухами с суховеями; зима короче и малоснежнее, с длительностью залегания снежного покрова 140 - 160 дней (Милюков, 1953). Средние температуры июля от  $18,8$  до  $23,0^{\circ}\text{C}$ , января - от  $-12,9$  до  $-14,7^{\circ}\text{C}$ . Толщина льда от 0 - 25 см до 60 - 120 см (ледовый режим отличается большим разнообразием). Годовая сумма осадков в среднем около 400 мм с варьированием от 400 - 500 мм на Приволжской возвышенности до 350 - 400 мм в бассейнах рек Сок и Б. Кинель. Гидротермический коэффициент от 1,0 - 1,2 (обеспеченное) до 0,7-0,9 (недостаточное увлажнение).

На крайнем юге и юго-востоке Среднего Поволжья имеет место климат степной зоны, для которого характерно жаркое лето с частыми засухами и суховеями и контрастно холодная зима. Среднеиюльские температуры равны  $21,0$  -  $21,9^{\circ}\text{C}$ . Средние температуры января от  $-13,4$  до  $-14,9^{\circ}\text{C}$ . Толщина снежного покрова 29-38 см, толщина льда от 0 (на 20% длины рек сплошной ледяной покров не образуется) до 50 - 75 см. Годовая сумма осадков 200 - 300 мм. Гидротермический коэффициент равен 0,6 (необеспеченное увлажнение) (Милюков, 1953; Физико-географическое..., 1964; Колобов, 1968; Корбутяк, 1968).

## 2.3. Гидрология и гидрохимия

Гидрологическая сеть, представляющая собой совокупность водотоков, водоемов и болот на какой-либо тер-

ритории, в разных частях Среднего Поволжья имеет существенные различия. Но характеризуя ее в целом, можно сказать, что это территория со слабой представленностью болот, малой озерностью, средней густотой рек и высокой плотностью искусственных водоемов.

### 2.3.1. Реки

Основой гидрографической сети является речная сеть. Как показывают подсчеты по имеющимся литературным данным (Материалы..., 1959; Площади..., 1960; Аверьянова, Петров, 1961; Доманицкий и др., 1971), ее средняя густота в пределах изучаемой территории равна  $0,3$  -  $0,35$  ( $0,33$ )  $\text{км}/\text{км}^2$  при преобладающих значениях этого коэффициента от 0,2 до  $0,5 \text{ км}/\text{км}^2$ . Однако даже беглого взгляда на картосхему речной сети Среднего Поволжья (рис. 4), на которую нанесены водотоки, протяженностью более 5 км, достаточно, чтобы увидеть крайне низкую насыщенность водотоками территории древней долины Волги (см. рис. 3), где коэффициенты густоты речной сети имеют значения  $0,0$  -  $0,1 \text{ км}/\text{км}^2$ , и высокую насыщенность ими в истоках рек Б. и М. Кокшаги (от  $0,4$  -  $0,8$  до  $1,8 \text{ км}/\text{км}^2$ ), в бассейне р. Вятки (от  $0,4$  -  $0,6$  до  $1,5 \text{ км}/\text{км}^2$ ) и, особенно, в северной части Приволжской возвышенности, где средние значения коэффициента для ряда речных бассейнов лежат в пределах  $0,6$  -  $0,8$ , а максимальные достигают 3-4 и более  $\text{км}/\text{км}^2$  (Площади..., 1960) и где отмечено 3 небольших (до 1 км) притока 9-го порядка, отсутствующие где-либо еще на изучаемой территории (Материалы..., 1959).

На упомянутой картосхеме (рис. 4) выделены и обозначены римскими цифрами географические районы, в пределах которых авторами справочного издания "Материалы по длинам малых рек Среднего Поволжья" (1959) обобщены данные по количеству притоков разной протяженности, средней длине рек и густоте речной.

В I-й район включена правобережная часть бассейна р. Суры от р. Барыш до устья. Густота речной сети здесь  $0,38 \text{ км}/\text{км}^2$ , средняя длина рек - 4,2 км, их общее число - 876, общая длина - 3712 км. 36 рек общей протяженностью 896 км (24,1 %) являются притоками 1-го порядка. Наиболее крупные из них р. Барыш - 236,9 км, р. Бездна - 97,7 км, р. Киря - 91,2 км и р. Выла - 55,4 км.

II-й район включает в себя правобережную часть бассейна Волги от устья р. Суры до устья р. Камы. Средняя длина рек - 4,2 км, общая протяженность - 9784 км, общее число - 2307, густота речной сети -  $0,38 \text{ км}/\text{км}^2$ . Доля притоков 1-го порядка 2,6%. Среди них длину более 50 км имеют р. Свияга - 428,5 км, р. Б. Цивиль - 172,2 км, р. Аниш - 60,7 км и р. Юнга - 60,2 км. Среди притоков 2-го порядка наиболее протяженными являются р. М. Цивиль - 134,2 км, р. Була - 127,7 км, р. Кубня - 193,5 км и еще 11 притоков р. Свияги с длиной от 50 до 100 км.

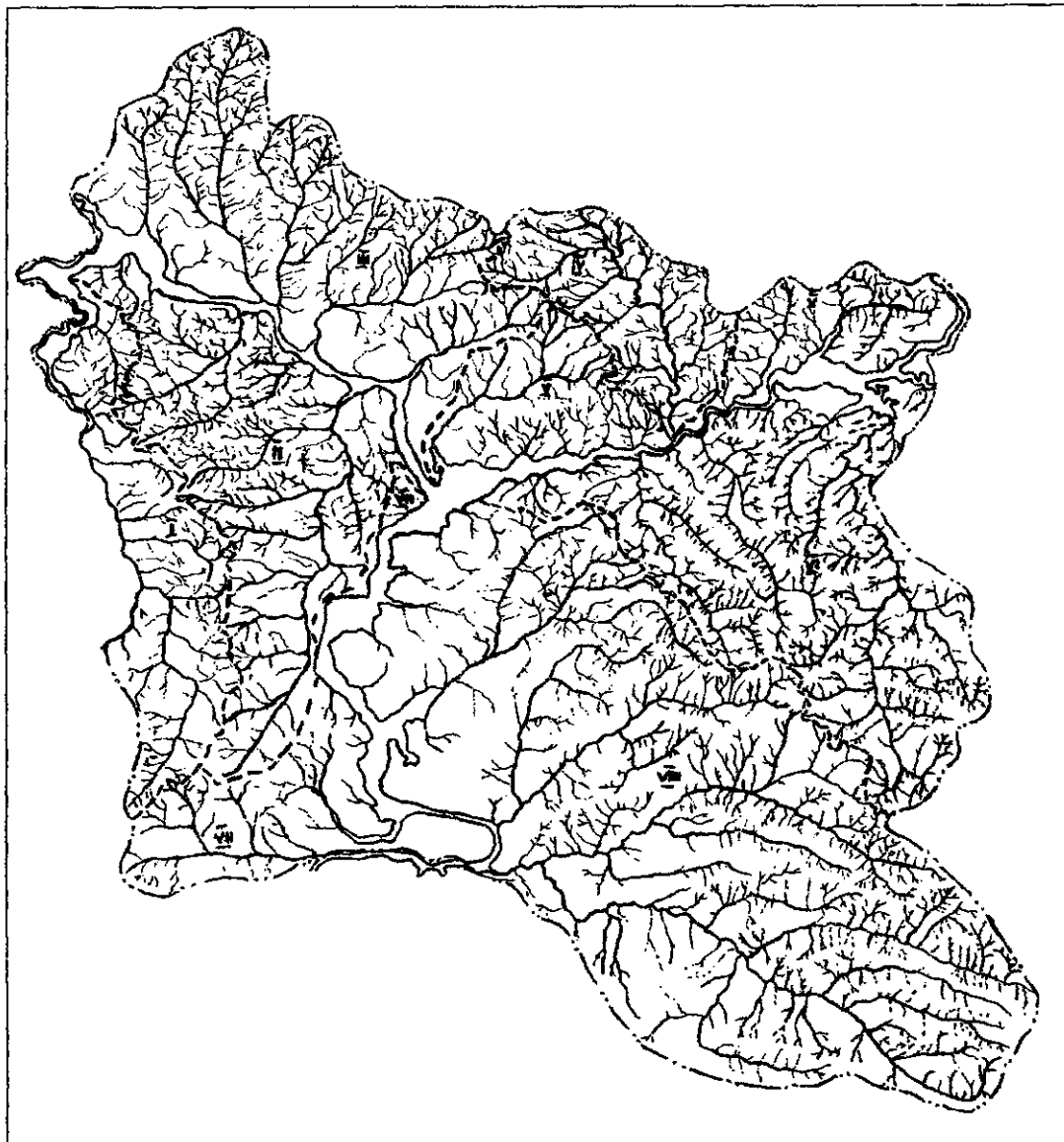


Рис. 4. Схема речной сети Среднего Поволжья (показаны притоки протяженностью более 5 км)  
I-VIII - номера географических районов (пояснения см. в тексте).

III-й район - это левобережная часть бассейна Волги от устья р. Рутки до устья р. Камы. Средняя длина 1600 рек этого района равна 5,5 км, общая длина - 8759 км. Густота речной сети - 0,34 км/км<sup>2</sup>. Притоков 1-го порядка 19 (1,2%), из них 5 имеют протяженность более 100 км: р. Рутка - 164,7 км, р. Б. Кокшага - 310,3 км, р. М. Кокшага - 219,4 км, р. Илеть - 211,1 км и р. Казанка - 172,2 км. Кроме них, наиболее крупными реками в районе являются притоки 2-го порядка р. Б. Кундыш - 203,8 км, р. М. Кундыш - 113,6 км и р. Юшут - 121,7 км.

IV-й район занимает правобережную часть бассейна р. Вятки от устья до р. Немды. Густота речной сети - 0,38 км/км<sup>2</sup>. Средняя длина рек - 4,3 км. Самыми крупными являются р. Шошма - 112,5 км, р. Шия - 69,7 км, р. Бурец - 50,3 км и приток Шошмы р. Кутоборка - 50,1 км. Левобережная часть Низовьев Вятки очень похожа на правобережную (рис. 4), поэтому он мною включена в данный район.

V-й район охватывает правобережную часть бассейна р. Камы без бассейна р. Вятки. Здесь, как и в предыдущем районе, доминируют реки до 50 км длины (99,2% по числу и 82% по сумме длин). 2 реки имеют протяженность более 100 км - это р. Тойма - 124,0 км и р. Меша - 271,2 км. Средняя длина притоков всех порядков - 4,4 км. Густота речной сети - 0,30 км/км<sup>2</sup>.

VI-й район располагается на левобережье р. Камы. Здесь отмечен 2141 приток от 1-го до 7-го порядков с суммарной длиной 11370 км. Средняя длина рек - 5,3 км. Густота речной сети - 0,35 км/км<sup>2</sup>. Наиболее крупные водотоки: р. Ик - 598,0 км, р. Шещма - 303,1 км, р. Степной Зай - 240,3 км и их притоки р. Усень - 154,0 км, р. Мензеля - 165,1 км и р. Кичуй - 124,9 км.

VII-й район - это правобережная часть бассейна р. Волги ниже устья р. Камы. В "Материалах..." (1959) его граница простирается лишь до г. Ульяновска (бассейны

нижерасположенных притоков не входят в территорию, охватываемую "Материалами"). Средняя длина всех водотоков самая низкая в регионе - 3,4 км; густота речной сети - 0,23 км/км<sup>2</sup>. Самые крупные притоки: р. Амгамка - 41,3 км, ее приток р. Мордовская - 28,1 км и приток этого притока р. Ишимовская - 19,6 км. Мною к данному району отнесены и бассейны правобережных притоков Волги ниже г. Ульяновска. Самые крупные здесь - р. Сызранка - 152 км, р. Уса - 106 км и их притоки р. Канарейка, р. Тамышевка и р. Тукшумка, имеющие длину немногим более 50 км. Густота речной сети 0,24 км/км<sup>2</sup> (Доманицкий и др., 1971; Ресурсы..., 1971; Дедков, 1959).

VIII-й район самый обширный в регионе. Он охватывает бассейны левобережных притоков Волги от устья р. Камы до устья р. Самары включительно (рис. 4). Водотоков, впадающих непосредственно в Волгу всего 11, наиболее значительны из них р. Самара - 632,6 км, р. Б. Черемшан - 464,8 км, р. Сок - 407,9 км и р. Актай - 127,7 км. Среди притоков 2-го порядка выделяются р. Б. Кинель - 469,9 км, р. Кондурча - 340,8 км, р. Ток - 323,8 км, р. Бузулук - 244,2 км, р. М. Уран - 222,8 км, р. М. Черемшан - 213,6 км, р. Боровка - 182,5 км, р. Б. Уран - 163,8 км, Б. Сульча - 124,3 км, р. Съезжая - 119,5 км и р. Сургут - 106,4 км. Большую протяженность имеют приток 3-го порядка р. М. Кинель - 222,3 км и приток 4-го порядка р. Кутулук - 150,2 км. Такое количество достаточно крупных водотоков дает самую большую в регионе среднюю длину притоков всех порядков, равную 7,3 км, и самый низкий коэффициент густоты речной сети - 0,23 км/км<sup>2</sup>.

В целом на территории Среднего Поволжья протекает 11,6 тыс. водотоков, из которых 8,8 тыс. (75,9 %) являются ручьями и ключами до 5 км длины, 1,5 тыс. (13,0%) - небольшими речками с длиной от 5 до 10 км, 1,25 тыс. (10,8 %) - малыми реками от 10 до 100 км, 39 (0,3%) - средними реками от 100 до 500 км длины и 2 - большими реками с длиной более 500 км (р. Самара и р. Ик). Это реки, бассейны которых целиком входят в территорию Среднего Поволжья. Кроме них в пределах региона располагается небольшой участок низовьев р. Иж, около 200 км нижнего течения р. Вятки и около 300 км р. Суры, по которой проходит западная граница изучаемой территории. С учетом их общая протяженность речной сети региона равна 62,2 тыс. км, из которых 1,7 тыс. км дают большие реки, 8,4 тыс. км - средние, 26,5 тыс. км - малые реки, 10,7 тыс. км - речки и 14,9 тыс. км - ручьи и ключи (категории длин водотоков даны по Доманицкому и др. (1971) с подразделением самых малых, имеющих длину менее 10 км, на ручьи и ключи до 5 км и речки с длиной от 5 до 10 км).

Основная часть годового расхода воды рек приходится на время половодья (от 50% в северной части изучаемой территории до 70 - 75% в южной) (Мильков, 1953). Летом поверхностный сток определяют, главным

образом, ливневые осадки. Меженные же расходы воды связаны с интенсивностью подземного питания рек (Петров, 1956). Это питание имеет значительные колебания как в пределах бассейна, так и по отдельным участкам одной и той же реки. При этом пестрая мозаичность распределения значений интенсивности подземного питания рек чаще всего обусловлена не метеорологическими условиями, а влиянием всех прочих физико-географических факторов стока.

Исключительным разнообразием величин подземного питания отличаются реки Марийской низины и западного склона Вятских увалов (марийские реки). Там, где напорные водоносные горизонты в районах поднятий выклиниваются непосредственно в русло (нижнее течение р. Юшут, р. Илеть и др.) или воды поступают через карстовые провалы (р. Рутка и др.) подземное питание превышает 100 л/сек с км<sup>2</sup>. Если же русло имеет связь с поглощающими формами карста (р. Ировка, р. Вонча) или расположена выше постоянных водоносных горизонтов аллювия (р. Вонча, р. Петъялка и др.), наблюдается снижение расхода воды или даже пересыхание рек. Чаще же всего модули подземного питания этих рек изменяются в пределах 0,5-7 л/сек с км<sup>2</sup>. Менее разнообразны и заметно ниже (0,25 - 1,0 л/сек с км<sup>2</sup>) величины подземного питания у притоков р. Вятки и правобережных притоков р. Камы.

В целом невысоки и модули подземного питания в бассейне р. Свияги, текущей в направлении, противоположном течению р. Волги, которая перехватывает часть подземных вод. Слабое подземное питание (0,5 л/сек с км<sup>2</sup>) в верховьях р. Свияги, ниже по течению, в безводных толщах юрских глин, снижается до нуля, а затем возрастает до 30 л/сек с км<sup>2</sup> в районе пермских отложений, по обильным трещинам которых происходит разгрузка глубоких водоносных горизонтов. Все притоки нижнего течения р. Свияги имеют низкое и неустойчивое подземное питание. Таким же низким и неустойчивым является грунтовое питание притоков р. Барыш, русла которых врезаются в отложения палеогена. Но сам Барыш имеет интенсивную и устойчивую приточность подземных вод (3 л/сек с км<sup>2</sup>).

Подземные воды в р. Ик поступают только в ее верхнем течении, тогда как на всем остальном протяжении реки подземное питание равно нулю. Большой устойчивостью и высоким уровнем характеризуется подземное питание р. Шешма и Степной Зай. Более разнообразны модули поступления грунтовых вод в бассейнах рек Б. Черемшан, Сок и Самара. На одних реках этой группы идет постепенное нарастание интенсивности подземного питания от истоков к устью (Бузулук, Б. Уран, Зиганск, Съезжая, Боровка), на других - повышается к среднему течению, а к устью вновь падает (р. Самара). Для большинства же рек характерно довольно беспорядочное чередование низких (0,25-0,5 л/сек с км<sup>2</sup>) и высоких (2-5 л/сек с км<sup>2</sup>) модулей подземного питания. В среднем течении р. Сок и р. Самары, в низовьях р. Кондурчи, р. Бузу-

лук и р. Б. Кинель имеет место отрицательное подземное питание (Петров, 1956; Аверьянова, 1957, 1959).

Обеспечиваемый грунтовыми водами межennyй сток рек зависит не только от условий питания, но и от интенсивности испарения, фильтрационных и аккумуляционных особенностей почв, степени заболоченности и залесенности территории, от наличия на реках прудов и водохранилищ (Петров, 1963).

Интересным гидрографическим показателем для изучаемой территории является извилистость ее речной сети, которая зависит прежде всего от прочности слагающих поверхность пород, их монолитности и от тектонических особенностей местности (Аверьянова, 1963). Высокие коэффициенты гидрографической извилистости (1,61 - 2,25) характерны для рек Марийской низменности, поверхность которых имеет низкие продольные уклоны и сложена рыхлыми, слабо сопротивляющимися боковой эрозии песчаными флювиогляциальными отложениями, а также для протекающих в сходных условиях рек лесостепного и степного Низменного Заволжья. Почти такими же высокими коэффициентами извилистости (1,61 - 2,0) характеризуются низовья и средние течения стекающих с Вятских увалов рек Илеть, Казанка и Меша. Верховья же этих рек, а также все правобережные притоки Вятки и Камы, стекающие с крутых и коротких водораздельных склонов, имеют сравнительно низкую извилистость (1,0 - 1,4). Для рек Приволжской возвышенности, благодаря большому разнообразию ее природных условий, характерно чрезвычайно пестрое распределение коэффициентов извилистости гидрографической сети при общем преобладании их сравнительно небольших величин (1,11 - 1,31). В широких пределах меняются коэффициенты извилистости рек Высокого Заволжья. На впадающих в Каму Ике, Степном Засе, Шешме и их притоках они лежат в пределах 1,0 - 2,0. На реках южной части Заволжья, Соке, Самаре и их притоках, значения коэффициентов извилистости большей частью равны 1,61 - 2,0 (Петров, Романова, 1961; Петрова, 1961; Аверьянова, 1963).

Как показывают литературные данные (Ресурсы поверхностных..., 1971) и собственные полевые материалы и наблюдения, определенным своеобразием в разных частях Среднего Поволжья отличаются долины, поймы, берега, морфология русел, грунты берегов и дна рек, скорость течения, химический состав воды. Так, долины средних рек Марийской низменности обычно прямые, слабо выраженные, с низкими, очень пологими, выпуклыми, большей частью облесенными склонами, часто незаметно переходящими в склоны водораздельных пространств. Поймы двусторонние, местами чередующиеся, от 300 - 400 м в верховьях до 5 - 6 км в нижнем течении, со многими пойменными озерами, преимущественно имеющие лесную растительность. Берега рек в верхнем течении низкие (0,5 - 1 м), к устью - до 3,5 м, крутые до обрывистых, супесчаные и песчаные, обычно по-

крытые ивняками или лесом. Средняя ширина русел наиболее крупных рек в их среднем течении обычно равна 20 - 35 м, но на Б. Кокшаге она достигает 50-70 м. В низовьях этой реки и в нижнем течении р. Илеть ширина русла равна 45 - 55 м. Средние глубины на плесах рек от 1 - 2 до 1,5 - 3,5 м. Максимальные глубины достигают 5 - 7 м. Глубины на перекатах колеблются в пределах 0,2 - 0,5 (до 0,7) м. Скорости течения на плесах от 0,1 и менее до 0,2 м/сек, на перекатах - от 0,2 - 0,4 до 0,6 - 1,0 м/сек. По химическому составу, воды рек относятся к гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевому типу с общей минерализацией на большинстве водотоков от 427 до 532 мг/л и общей жесткостью от 4,0 до 6,0 мг-экв (табл. 2), но есть реки (например, р. Рутка) с минерализацией воды менее 150 мг/л (Кравченко и др., 1982). Прозрачность воды 0,6 - 2,0 м. Грунты дна чаще песчаные и, на плесах и в заводях, песчано-илистые, реже илистые; на перекатах изредка встречаются песчано-гравийные, каменистые и глинистые грунты.

Долины средних рек Вятско-Камской возвышенности трапецидальные, хорошо разработанные и глубоко врезаемые, с шириной до 3 - 5 км. Склоны долин выпуклые. На р. Казанке они относительно симметричные, умеренно крутые, высотой до 30 - 50 м; на р. Меше - асимметричные: правый склон от умеренно крутого (10 - 20°) до крутого и обрывистого (50 - 90°), высотой до 40 - 55 м, левый - умеренно крутой или пологий, высотой 8 - 20 м, местами до 30 - 45 м. Растительность склонов чаще всего луговая. Поймы рек этого возвышенного района сплошные, двусторонние, местами чередующиеся, высоко расположенные, со средней шириной около 1 км. Но в среднем течении р. Мешы ширина поймы достигает 3,8 км и здесь, особенно в левобережной части, много стариц и озер.

Растительность пойм преимущественно луговая и кустарниковая, редко лесная. Берега рек крутые и очень крутые, высотой от 2 до 5 м, сложены глинистыми, суглинистыми и супесчаными грунтами, луговые либо поросшие кустарниками. Максимальная ширина русел средних рек от 15 - 25 м (р. Тойма и р. Казанка) до 40 м (р. Меша). Глубина на плесовых участках 1 - 2 (до 5) м, на перекатах - 20 - 60 см. Скорость течения 0,1 - 0,4 м/сек на плесах и от 0,2 - 0,5 (р. Тойма и р. Казанка) до 1 - 2 м/сек (р. Меша). Дно рек часто илистое (особенно на р. Казанке), песчано-илистое, песчаное; на перекатах р. Мешы нередко каменистое. Прозрачность воды от 0,1 - 0,3 до 1 м. Воды рек по химическому составу преимущественно гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевые с общей минерализацией от 490 до 640 мг/л и общей жесткостью 3,2 - 6,0 мг-экв. Но для среднего и нижнего течения р. Казанки характерна вода сульфатно-гидрокарбонатно-кальциевого типа с минерализацией 625 - 1000 мг/л и жесткостью 8,4 - 13,6 мг-экв, а для низовьев р. Тоймы - вода гидрокарбонатно-хлоридно-натриевого типа с минерализацией 980 мг/л и жесткостью 7,7 мг-экв.

Таблица 2. Химический состав воды рек Среднего Поволжья (средние значения)

Место отбора проб воды	n	CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , мг/л	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг/л	Жесткость, мг-экв	Ca <sup>++</sup> , мг/л	Mg <sup>++</sup> , мг/л	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , мг/л	Cl <sup>-</sup> , мг/л	Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup> , мг/л	Общая минерализация
Реки Марийской низменности										
М. Кокшага	3	0	268	4,4	61	16	64	33	52	494
Илеть	1	0	342	6,0	88	19	19	14	9	493
Реки Вятско-Камской возвышенности										
Илеть	2	6	226	6,4	116	27	86	14	41	510
Казанка	3	0	277	9,2	134	31	231	19	14	706
Меша	4	0	329	3,8	130	43	92	18	0	612
Тойма	3	1,2	316	6,4	99	18	77	99	72	681
Реки Приволжской возвышенности										
Барыш	4	0	218	3,7	60	8	43	16	24	369
Б. Цивиль	3	0	317	5,4	72	22	48	14	28	501
М. Цивиль	2	0	281	4,6	64	17	58	35	50	505
Свияга	17	0	281	3,3	125	37	86	24	0	553
Сызранка	3	0	219	3,9	60	8	58	14	31	390
Реки низменного лесостепного Заволжья										
Б. Черемшан	4	0	296	3,5	100	58	49	18	0	521
М. Черемшан	4	0	396	3,0	95	49	41	23	0	604
Б. Сульча	3	0	407	7,2	96	31	32	21	18	605
Реки возвышенного лесостепного и степного Заволжья										
Ик	21	53	286	6,1	217	8	453	278	152	1447
Шешма	3	0	358	8,3	101	37	115	42	30	683
Кичуй	3	0	334	9,3	120	40	90	246	112	942
Б. Черемшан	3	0	264	3,2	120	37	38	16	0	475
Сок	4	3	320	9,1	138	28	175	25	13	699
Сургут	3	0	399	9,7	136	36	185	28	25	809
Кондурча	4	0	387	8,1	100	36	120	28	33	695
Самара	3	0	309	5,5	53	37	154	33	80	666
Б. Уран	4	сл.	343	4,5	48	26	77	32	85	611
М. Уран	4	0	287	4,3	58	18	139	46	105	653
Сорочка	2	0	354	6,6	72	36	144	78	101	785
Сорока	2	0	366	5,2	68	22	88	64	78	686
Ток	4	сл.	372	7,0	98	25	173	35	84	787
Бузулук	3	0	293	8,8	84	56	288	64	87	872
Боровка	3	0	317	4,5	51	24	160	14	101	667
Съезжая	4	сл.	311	9,7	108	52	169	374	204	1218
Б. Кинель	5	0	298	9,8	163	42	219	151	116	989
М. Кинель	2	сл.	427	5,8	64	32	125	50	120	818
Мочегай	1	0,08	290	10,0	192	44	384	14	71	995
Бугурусланка	1	0,16	312	7,6	136	10	154	14	28	654

Долины большинства рек Приволжской возвышенности прямые, трапецидальные, асимметричные, глубоко врезаемые, с шириной до 1,5 - 2 км. Лишь долина р. Барыш ящикообразная и в среднем и нижнем течении р. Свияги неясно выраженная. Склоны долин от пологих (5 - 6°) до умеренно крутых (25 - 35°), преимущественно открытые, часто распаханые. Их высота чаще всего лежит в пределах 15 - 30 м, но в низовьях р. Свияги достигает 120 м. Поймы двухсторонние, местами чередующиеся, сплошные,

луговые, закустаренные или покрытые лесом, местами заболоченные. Ширина пойм в среднем течении от 300 - 600 м (р. Барыш) до 1 - 2 км (р. Свияга); в низовьях р. Свияги - 4,4 - 6 км. Берега рек высокие - обычно от 2 - 4 до 6 - 8 м при максимуме 14,7 м (р. Свияга, 133-й км от устья), чаще крутые и очень крутые, иногда пологие: суглинистые, супесчаные, песчаные, легко размываемые; на большом протяжении покрыты ивняками. Ширина русел большинства средних рек в среднем течении 10 - 20 м; на р.

Свияге - 35 - 45 м. Глубина на плесах от 1 до 4 (6) м, на перекатах - от 0,1 - 0,3 до 0,8 - 1 м. Скорость течения на перекатах от 0,5 - 0,6 до 1 - 1,2 м/сек, но на р. М. Цивиль - всего 0,1 - 0,3 м/сек. На плесах - от 0,1 и менее до 0,4 (р. Барыш) м/сек. Грунты дна рек преимущественно песчаные и супесчаные, на плесах заиленные, на перекатах нередко с мелкими камнями. На р. Барыш распространены и преобладают суглинистые и мелкопесчаные грунты. Прозрачность воды низкая - от 0,2 - 0,3 до 0,5 - 0,6 м. По химическому составу воды рек относятся к гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевому типу. Общая их минерализация колеблется в пределах 270-480 мг/л на р. Барыш, 450 - 535 мг/л - на рр. Б. и М. Цивили, 435 - 750 мг/л - на р. Свияге. Общая жесткость соответственно равна 2,4 - 4,8, 4,4 - 5,6 и 2,1 - 5,7 мг-экв. (табл. 2).

Долины большинства рек низменной части лесостепного Заволжья слабо выраженные. На малых реках их ширина 200 - 400 м, на средних - 2-6 км, а в низовьях р. Б. Черемшан она достигает 8 км. Высота склонов долин 20 - 30 м при крутизне 20 - 40°. Поймы наиболее крупных рек этого района двусторонние, шириной 2 - 4 км; на р. Б. Черемшан пойма пересечена многочисленными озерами и старицами и почти вся покрыта лиственным лесом и кустарниками; на р. М. Черемшан в устьевой части она заболочена, в среднем и верхнем течении закустарена и облесена. Берега рек крутые, высотой 2-6 м, сложенные суглинками и супесями, умеренно размываемые. Ширина русел малых рек 2 - 10 м, средних - от 20 до 60 м. Глубины на плесах 2 - 4(6) м, на перекатах - 20 - 80 см. Скорости течения на плесах от 0,1 и менее до 0,2 м/сек, на перекатах - от 0,2 до 0,6 м/сек. Дно рек песчано-илистое, песчаное с галькой и илистое. Прозрачность воды колеблется в широких пределах - от 0,4 - 0,6 м на открытых участках рек до 2 - 2,5 м на участках с облесенной поймой. По химическому составу вода рек гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевого типа с общей минерализацией 470 - 690 мг/л и жесткостью от 2,8 до 8,4 мг-экв.

Долины рек возвышенного лесостепного и степного Заволжья хорошо выраженные, широкие, асимметричные, трапецидальные. Правые склоны долин обычно высокие (до 90 - 140 м) и крутые, левые - низкие и пологие. В лесостепной зоне склоны долин нередко облесены или закустарены, в степной они обычно открытые. Пологие склоны очень часто бывают распаханые. Поймы рек двусторонние, с преобладающей шириной от 1 - 2 до 3 - 6 км, но на отдельных реках они чередующиеся по берегам, с шириной 0,5 - 1 км; обычно луговые или закустаренные, но нередко и облесенные даже в пределах степной зоны. В поймах наиболее крупных рек много стариц и озер, местами поймы заболочены. Берега чаще всего крутые и очень крутые, реже обрывистые, иногда умеренно крутые, редко - пологие. Их высота различна - от 1 - 2 м до 4 - 9 и даже до 12 - 15 м (р. Б. Кинель). Сложены суглинками, глинами, супесями, песками, в связи с чем интенсивность размыва от умеренной до очень

высокой. Береговая растительность луговая или кустарниковая, изредка лесная. Ширина русел рек колеблется в широких пределах - от 5 - 10 (25) м на р. Б. Уран до 40 - 70 м на р. Самаре. Глубины на плесах от 1 до 10 м, на перекатах - от 10 - 20 см до 1 - 1,5 м. Скорость течения на плесах обычно менее 0,1 м/сек, на перекатах - от 0,1 - 0,3 до 1,1 - 1,3 м/сек. Грунты дна рек песчаные, глинистые, каменистые, илистые или в той или иной мере заиленные. Прозрачность воды от 0,3 - 0,6 до 1 - 2 м. Химический состав ее весьма разнообразен. Наряду с преобладающим гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевым типом часто встречаются сульфатно-гидрокарбонатно-кальциевые и сульфатно-хлоридно-кальциевые воды (особенно они характерны для р. Ик). Кроме того на отдельных участках большинства рек воды имеют высокое содержание натрия, концентрации которого превышают уровни содержания в воде кальция (на р. Съезжей такие типы воды доминируют). Общая минерализация воды имеет широкий спектр - от 470 до 2060 мг/л, но преобладают воды с минерализацией 600 - 900 мг/л. Эти данные вполне соответствуют материалам П. П. Воронкова (1956), по которым общая минерализация воды рек лесостепного и степного Заволжья в летнюю межень лежит в пределах 500 - 1000 мг/л. Наиболее высоким содержанием в воде минеральных веществ отличается р. Ик (от 1040 до 2060 мг/л), наиболее низким - р. Б. Черемшан (от 470 до 550 мг/л). В таких же широких пределах (2,8 - 12,0 мг-экв) варьирует общая жесткость воды при средних ее величинах порядка 5 - 7 мг-экв.

### 2.3.2. Озера

Согласно сводки А. П. Доманицкого и др. (1971), территория Среднего Поволжья почти полностью входит в район с озерностью 2-3% и количеством озер на 1000 км<sup>2</sup> площади в пределах 25 -50, а числом озер с площадью водного зеркала более 1 км<sup>2</sup> меньше 1 на 1000 км<sup>2</sup>. Все это говорит о низкой озерности территории. К тому же озерность заметно снижается от северных районов к южным и от низменных территорий к возвышенным (Ступишин, Лаптева, 1976). Это относится как пойменным и террасным озерам, так и водораздельным, которые в южных районах лесостепи и в степных районах практически отсутствуют. А из учтенных и показанных в единственной для этой территории "озерной" монографии (Озера ..., 1976) озер пойм Волги и Камы многие сейчас затоплены водами водохранилищ, ряд водораздельных озер и озер террас речных долин исчезли из-за заиливания, заболачивания и высыхания, из-за скоротечности эволюции и активной жизни малых и средних рек в массе исчезают и вновь появляются их старицы. В связи с этим, анализируя озерность территории, придется больше пользоваться относительными величинами, чем конкретными цифрами.

По оценкам авторов упомянутой монографии (Озера

...1976). наиболее высокой озерностью на рассматриваемой территории выделяется Марийская низменность. Здесь же наиболее разнообразны морфология озерных котловин и их генезис. Между долинами рек разбросаны многочисленные озера карстового и суффозионно-карстового происхождения, междонные озера с верховодной грунтовой подпиткой, на месте разработки торфяников осталось много небольших озер-копаней. На террасах долин и в поймах рек очень много стариц, заполненных водой карстовых провалов, а также стариц, осложненных карстом. Карстовые провалы встречаются и на руслах рек, образуя русловые озера (известно 5 таких озер). Из 96 достаточно изученных озер междуречий Марийской низменности 19 имеют карстовое происхождение, 38 - междонное и 18 - междонное с карстом (для остальных озер происхождение не установлено) (Лаптева, Ступишин, 1976). Много провальных озер и в долинах рек. На террасах нижнего течения р. Иетья находятся такие большие карстовые озера как Кичиер, Яльчик, Глухое, Кожла-Сола, Бездонное, Югедем, Ватингер, Плер, Мал. Плер, Голубое и ряд небольших, но глубоких провальных водоемов.

Озера с котловинами карстового происхождения чаще всего имеют округлую форму или, если они образовались при слиянии нескольких карстовых провалов, лопастную (оз. Яльчик) и четковидную (оз. Пужаньер). Междонные и междонно-провальные озера обычно сильно вытянутые, вытянуто-овальные, часто с измененной конфигурацией из-за заболачивания, образования сплавин и зарастания.

Глубина карстовых озер достигает 20 - 30 м и более (оз. Табашкинское - 53 м, оз. Яльчик - 35 м, оз. Глухое - 30 м, Глубокое - 21,5 м и т.д.). Подобные же глубины отмечаются и на озерах междонных с карстом (оз. Ср. Кумьяр - 35 м, оз. Бакшаньяр - 25 м). Для большинства междонных озер характерны максимальные глубины порядка 2-4 м и лишь на 2-х наиболее крупных они значительно больше (оз. Шарское-Лисино - до 12 м, оз. Ширгяр - 12,5 м).

Наиболее крупными озерами Марийской низменности являются: расположенные на междуречье Ветлуги и Рутки двойное междонное оз. Шарское-Лисино (площадь 50,2 - 62,5 га), оз. Большое (междонное, 93 га), оз. Когояр (междонное с провалом, 57,7 га), оз. Водопойное (междонное, 45,1 га); расположенные на междуречье Рутки и Бол. Кокшаги оз. Бакшаньяр (междонное с провалом, 82 га), оз. Шульер (карстовое, 80 га), оз. Посьяр (междонное, 78 га), оз. Сорочье (междонное, 69,7 га), оз. Когояр Юксарский (междонное, 57,7 га), оз. Ниж. Кумьяр (междонное, 45,3 га); русловое на р. Бол. Кокшаге оз. Бол. Марьер (118,2 га), расположенные на междуречье Бол. Кокшаги и Мал. Кокшаги оз. Бол. Мартин (междонное, 66,5 га), оз. Таир (междонное с провалом, 54 га), оз. Чурхан (карстовое, 48 га); расположенные в низовьях р. Иетья оз. Яльчик (карстовое, 149,6 га) и оз. Кичиер (карстовое, 135 га) (Лаптева, Ступишин, 1976).

По характеру питания озера относятся к смешанному

типу с обязательными составляющими из атмосферного и грунтового. Некоторые озера питаются за счет речных вод. По водному балансу озера относятся к бессточным, сточным и озерам с перемежающимся стоком. И первые, и вторые - это в большинстве своем карстовые озера. Но первые имеют только грунтовое питание, расходующееся на испарение и на подземный отток, а вторые расположены на руслах рек, чьи воды дополняют подземное питание. Озера с перемежающимся стоком - это озера междонные и междонные с карстом. Расположенные на плоской, заболоченной низменности они весной и в первой половине лета сбрасывают талые воды. Со второй половины лета сток с этих озер обычно прекращается. В зависимости от водности года уровень воды в озерах колеблется в пределах от 0,3 до 1 м. При обильных дождях на многих озерах длительное время или весь вегетационный сезон бывают затопленными прибрежные кустарники и деревья, кочкарные и моховые болота.

Цветовая гамма воды озер разнообразна - встречаются как абсолютно прозрачные, так и зеленоватые до изумрудно-зеленых, желтовато-коричневые до темно-вишневых воды. Большинство карстовых озер имеют прозрачную или зеленоватую воду. Цвет воды в озерах, расположенных среди болотных массивов обычно красноватый или коричневатый. Прозрачность воды колеблется от 20 см до почти 10 м. Озера, получающие питание в основном за счет болотных вод, имеют прозрачность воды менее 1 м (Кожлаер - 0,2 м, Мал. Касьяр - 0,23 м, Линево - 0,4 м и т.д.) и редко до 1,5 - 2 м (Когояр Юксарский - 1,5 м, Юксары - 2 м). Большую прозрачность имеют воды провальных озер, расположенных в сухих, не заболоченных лесных массивах (Нужьяр - 9,6 м, Карасьяр - 8 м, Ср. Кумьяр - 7 м и т.д.). Активная реакция среды варьирует в широких пределах (от 3,48 на оз. Васьяр до 7,73 на оз. Бол. Касьяр), но pH воды большинства озер имеет значения порядка 5,2 - 6,9 (Лаптева, Ступишин, 1976).

По химическому составу вода озер Марийской низменности достаточно разнообразна и относится к двум гидрохимическим формациям (Максимович, 1955) - гидрокарбонатной и сульфатной. Первая представлена пятью типами вод (гидрохимическими фациями): гидрокарбонатно-сульфатно-хлоридными с минерализацией от 19 до 23,4 мг/л (соответственно оз. Нужьяр и оз. Ср. Кумьяр), гидрокарбонатно-сульфатно-кальциево-хлоридными с минерализацией 19,5 (оз. Кошаер) - 206 мг/л (оз. Шешьер), гидрокарбонатно-кальциево-сульфатными с минерализацией от 26,5 (оз. Бакшаньяр) до 160,5 мг/л (оз. Глухое), гидрокарбонатно-кальциево-магниевыми с минерализацией от 80 (оз. Мал. Касьяр) до 315 мг/л (оз. Пезмучаш) и гидрокарбонатно-кальциево-натриево-кальциевыми водами с минерализацией 110 (оз. Юрдур) - 220 мг/л (оз. Ожакиер). Вторая - сульфатно-кальциево-гидрокарбонатными (оз. Югедем, минерализация 1917 мг/л) и сульфатно-кальциево-магниевыми

водами (оз. Соленое, минерализация 4247 мг/л). Четкой зависимости типов воды и величин ее минерализации, варьирующих в таких широких пределах (от 19 до 4247 мг/л), от происхождения озерных котловин не прослеживается. Во всяком случае карстовые озера имеют практически все приведенные типы воды и весь размах варьирования минерализации (Лаптева, 1967; Лаптева, Ступишин, 1976).

В эволюционном отношении озера Марийской низменности находятся в стадии зрелости и усыхания. Многие озера находятся в состоянии заболачивания, которое происходит либо путем наступления на озеро слявины (Ниж. Кумьяр, Кужгуб, Кинта-Цоклимаяр, Пужаньер, Мочальное, Кичиер и др.), либо путем заторфования берегов и дна (Сорочье, Абажъяр, Глубокое, Пиявочное и др.). С другой стороны, на ряде карстовых озер отмечается некоторое увеличение их площади, происходящее, видимо, за счет образования свежих провалов и просадок (Лаптева, Ступишин, 1976).

Заметно ниже озерность возвышенной территории, расположенной к востоку от Марийской низменности. В возвышенной части Вятско-Камских увалов почти все озера сосредоточены в долинах рек, где их плотность довольно высока (особенно к низовьям рек), тогда как на высоких водораздельных плато озер почти нет. Больше же всего озер в этой части Среднего Поволжья расположено на низких водоразделах Волга - Казанка - Меша в пределах второй и третьей террас древней волжской долины (см. рис. 2). Здесь, как и на западном склоне Вятского вала (в долинах Илети и ее притоков Ашита, Ировки, Петьялки, Убы) располагается обширная карстовая зона (Ступишин, 1967) с большим количеством карстовых воронок, значительная часть которых занята озерами. В связи с этим на данной территории подавляющее большинство озер - это либо старицы (их примерно в 20 раз больше, чем других озер), либо карстовые и осложненные карстом озера (суффозионно-карстовые, карстово-суффозионные, гидрогенно-карстовые, долинно-карстовые и т.д.). По данным А. В. Ступишина (1976) на татарской части территории Лесного Заволжья сосредоточено около 50 % озер Татарстана. То есть озерность Вятско-Камских увалов ниже озерности Марийской низменности, но несомненно выше озерности лесостепных и степных районов Среднего Поволжья.

Морфометрические характеристики озер во многом отражают генезис их котловин. Карстовые озера как правило имеют округлую форму. Многие суффозионные с карстом озера вытянуты в длину, образуют цепочки или имеют сложную конфигурацию. Старичные озера обычно вытянуты по направлению к руслу реки или подковообразны. Подавляющее большинство озер имеют площадь меньше 1 га и максимальные глубины до 2,5 м. Но на ряде провальных озер глубины в пределах 10-20 м и больше (Осиновское - 24,1 м, Архирейское - 22 м, Раифское - 19,8

м, Черное - 18,1 м, Глубокое - 16,4 м, Щучье - 15 м, Чистое - 14,2 м, Ковалевское - 13,3 м, Моховое - 11,5 м, Салмыковское - 10 м, Провальное - 9,3 м) (Петрова, Четанова, 1976а). Наиболее крупными озерами территории являются: Ковалевское (протяженность - 4 км, ширина - до 600 м, площадь - 132,6 га, по форме - лопастное медиально вытянутое), Архирейское (вытянутое, 2400 x 480 м, 67,1 га), Лебяжье (неправильное, 2640 x 476 м, 42,9 га), Раифское (продолговатое, 1465 x 320 м, 33,2 га) (Четанова, 1976; Петрова, Четанова, 1976а). Самыми большими старицами являются расположенные в пойме р. Камы у г. Елабуга Большое Источное озеро (91,4 га), оз. Грязное (59,1 га) и оз. Боки (51,2 га) (Петрова, Четанова, 1976 а).

Питание озер разнообразно: у карстовых - оно главным образом грунтовое, у суффозионных с карстом - большей частью атмосферное и за счет верховодки. У последних в половодье уровень воды обычно повышается на 0,5 - 3 м, а в сухие периоды сильно падает. Небольшие озера часто пересыхают, причем происходит это в основном не за счет испарения, а за счет оттока в водоносные горизонты. Старичные озера по условиям питания подразделяются на 3 категории. Одни питаются тальными водами и уровень воды в них точно следует за уровнем ее в реке. Другие получают подземное питание и уровень воды в них всегда выше, чем в реке в межень. Третьи - промывные, постоянно имеют подпитку из реки через проток (Петрова, Четанова 1976 б).

Большинство озер территории светло-водные или вода в них слабо окрашена в зеленоватые и желтовато-коричневые тона. В глубоких озерах она имеет высокую прозрачность, в мелких - в летний период прозрачность падает, иногда вплоть до 5 - 10 см. Наибольшей прозрачностью отличается вода оз. Голубого. Его ярко-голубая вода, имеющая высокое содержание сульфатов, позволяет видеть дно на максимальной для озера глубине (около 10 м) (Петрова, Четанова, 1976 б).

По ионному составу вода озер относится к 8 типам. Около половины озер имеют гидрокарбонатно-хлоридно-кальциевую воду. Особенно много их в бассейнах рек Казанки, Ашита, Мешы, Шошмы. На Волго-Мешинском междуречье преобладают озера с гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевой водой. Нередко встречаются озера с гидрокарбонатно-хлоридно-натриевой и гидрокарбонатно-хлоридно-магниевой водой, реже - с водой гидрокарбонатно-магниевой, гидрокарбонатно-сульфатно-натриевой, сульфатно-гидрокарбонатно-кальциевой и хлоридно-гидрокарбонатно-натриевой. Минерализация воды колеблется от очень малой (менее 100 мг/л) до высокой (1000 мг/л) без резкого преобладания какой-либо из групп. В таких же широких пределах варьирует общая жесткость воды (от очень мягкой - 4,2° Н до жесткой - 16,8 - 25,2° Н). Карбонатная жесткость обычно близка к общей, но иногда наблюдается и их значительные различия. Иногда общая жесткость обу-

сложена только сульфатами и хлоридами кальция и карбонатная жесткость равна нулю. В одном из озер Ковалевской группы отмечена минимальная общая жесткость, равная  $0,3^0$  Н (Петрова, Романова, 1976).

Основная часть территории Вятско-Камских увалов находится в зоне сильного смыва, размыва и оврагообразования, потому ее озера подвержены сильному заилению. Но на невысоких водоразделах древней волжской долины эти процессы выражены менее интенсивно и наиболее крупные и интересные озера территории в зону сильного заиливания не попадают (Петрова, Четанова, 1976в).

Озерность Приволжской возвышенности значительно снижена из-за отсутствия недренированных поверхностей, что обусловлено наличием густой и глубоко врезанной речной сети в условиях возвышенного рельефа. На водоразделах лишь изредка встречаются небольшие блюдцевидные озера просадочного, суффозионно-просадочного и суффозионно-карстового типа, а также копани (Семенова, 1976; Бурлаков, 1976). В Чувашии, занимающей северную половину Приволжья, было зафиксировано 113 водораздельных озер, из которых уже ко времени обследования территории из-за интенсивного развития эрозийных процессов в полностью заиленном состоянии находилось 46. Три четверти учетных озер водоразделов Чувашии сосредоточено в восточной части республики (Петрова и др., 1976). Но в долинах рек, особенно в долинах Волги, Суры, Свияги и Бол. Цивили довольно много стариц, нередко небольшие карстовые, суффозионные и суффозионно-карстовые озера (Ступишин, Лаптева, 1976; Семенова, 1976; Бурлаков, 1976). Преобладают озера с незначительной площадью. Так, по данным И. И. Семеновой (1976) в пределах Чувашии, 61,1 % от общего числа озер этой республики составляют озера с площадью до 0,5 га, у 86,5 % озер площадь не превышает 5 га. Самые крупными здесь являются карстовые озера Белое (17,5 га), Кюльхири (14 га) и Тени (8,9 га) и суффозионное озеро Шихазаны (8 га). Подавляющее большинство озер в этой части Приволжья (88,4 %) имеют глубины до 2,5 м, причем у 31,4 % озер они меньше 0,5 м. Только у 4 озер Чувашии глубина более 10 м: у оз. Сютколь, расположенного в верховьях бассейна р. Сормы (14,8 м), оз. Аль (бассейн р. Уты, 12,2 м), оз. Кюльхири (Вурнарский р-н республики, 11,7 м), озеро без названия на левобережье р. Сормы (11,2 м). Все эти озера имеют карстовое происхождение (Семенова, 1976).

Сходную картину по размерам и максимальным глубинам озер в пределах южной половины Приволжской возвышенности дает В. П. Бурлаков (1976). По его данным на территории Ульяновской области, основная часть которой располагается в Приволжье, 90,3 % озер имеют площадь до 5 га, а у 36,6 % она не достигает 0,5 га. Площадь лишь 5 озер превышает 20 га, но в Приволжье расположено только 3 из них: оз. Белолесье (Майнский р-

н, 217,4 га), оз. Белое (Николаевский р-н, 96 га) и оз. Кряж (Барышский р-н, 56 га). Все они занимают блюдцевидные западины на водораздельных плато и имеют суффозионное происхождение. У 94,8 % озер максимальные глубины не превышают 2,5 м. Наиболее глубокими являются озера Зимнее (12,5 м), Конопляное (9 м), Круглое (6,5 м), Белое (6,2 м). Глубина самого крупного озера области - Белолесье - не превышает 3 м. Наибольшие глубины у карстовых и суффозионных озер, наименьшие - у просадочных (Бурлаков, 1976).

Размеры пойменных озер, наиболее детально изученных на чувашской территории Приволжья, в подавляющей своей массе (97,3 %) не превышают 2,5 га, причем 40,4 % имеют площадь до 0,1 га. Площадь самого крупного пойменного озера здесь (оз. Шиблево, пойма р. Алатырь) достигает 10,3 га (Семенова, 1976). Самые крупные пойменные озера Ульяновского Приволжья лежат в волжской долине у подножья Жигулей: оз. Змеиное (сейчас это Затон Змеиный) - 47 га, примерно таких же размеров вытянувшееся на несколько километров оз. Каменное, оз. Бол. Шелехметское - 28 га и оз. Иордана - 27 га (Ерофеев, 1995 а, б; Павлов, 1995).

По химическому составу вода озер Приволжской возвышенности относится к 9 типам: гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевому, гидрокарбонатно-хлоридно-кальциевому, гидрокарбонатно-сульфатно-магнелиевому, гидрокарбонатно-сульфатно-натриевому, гидрокарбонатно-хлоридно-натриевому, гидрокарбонатно-хлоридно-магнелиевому, сульфатно-гидрокарбонатно-натриевому, сульфатно-гидрокарбонатно-кальциевому и сульфатно-хлоридно-кальциевому. В целом характерно преобладание в воде гидрокарбонатов. Доминирование сульфатов отмечено лишь в 3 озерах Приволжья: оз. Сютколь (сульфатно-гидрокарбонатно-кальциевый тип), безымянное озеро в бассейне р. Бол. Карлы (сульфатно-хлоридно-кальциевый тип) и одно озеро на территории Ульяновской обл. (Семенова, 1976; Бурлаков, 1976).

Минерализация вод большинства озер лежит в пределах 200 - 500 мг/л. Наибольшая минерализация отмечена в озере, расположенном в долине р. Мень (приток р. Суры) - 821,3 мг/л, а также в 2-х озерах долины р. Бол. Цивиль - 720 и 750 мг/л. Наименьшая - от 48 до 100 мг/л - для ряда озер верховьев р. Свияги, верховьев р. Сызранки и среднего течения р. Барыш (Бурлаков, 1976; Семенова, 1976). Общая и карбонатная жесткость большинства озер находится в пределах 5 -  $20^0$  Н. Наиболее низкая общая жесткость воды отмечена для некоторых озер, расположенных у д. Тулкино в Терентьевском р-не Ульяновской обл. ( $1,1^0$  Н), максимальная ( $35,3^0$  Н) - для одного из озер бассейна р. Бол. Карла (Чувашия). Обычно карбонатная жесткость совпадает с общей, но иногда бывает на 1,9 -  $4,5^0$  Н меньше или несколько превышает ее. Подавляющее большинство озер имеют мутную воду (прозрачность редко превышает 70 см). Высоко прозрачная она лишь в глубоких

карстовых озерах и некоторых озерах сухих лесных ландшафтов. Цвет воды от светло-желтого до желтого, реже встречаются озера с зеленоватой водой; pH воды в пределах 5,6 - 8,4, но у большинства озер активная реакция водной среды близка к нейтральной или является слабощелочной (pH=7,1-7,6) (Бурлаков, 1976; Семенова, 1976).

В лесостепном и степном Заволжье низменная его часть является территорией наиболее насыщенной озерами (Петров и др., 1976; Петров, Четанова, 1976; "Зеленая книга"..., 1995). Но эта насыщенность заметно ниже, чем на низменных территориях лесного Заволжья (Ступишин, Лаптева, 1976), что связано с засушливостью слабо облесенной территории, поверхность которой покрыта мощным чехлом песчано-глинистых плиоцен-четвертичных отложений. Малые реки здесь не создают большой озерности. Но по левобережью затопленных долин Камы и Волги возникли ингрессивные берега с большим количеством лагун, которые нередко превращаются в озера (Ступишин, Лаптева, 1976). В лесостепной и степной самарской части Низменного Заволжья сохранилось много волжских озер-стариц и стариц р. Самары. Среди первых наиболее известны Мастрюковские озера - древние волжские старицы, на 7 км вытянувшиеся по неширокой линии второй надпойменной террасы Волги между г. Тольятти и г. Самара (Виноградов, Устинова, 1995). Целая система террасовых стариц р. Самары, названных Яицкими озерами и имеющих общую площадь в 53 га, расположена у г. Самара (Матвеев, Титавник, 1995). Богата старицами и долина среднего и нижнего течения р. Бол. Черемшан. Вместе с тем, в долинах рек и изредка на водоразделах распространены озера и не старицевого происхождения. В пределах татарской части рассматриваемой территории их зафиксировано около 200, что примерно в 3 раза меньше числа имеющихся здесь пойменных озер (Петрова, Четанова, 1976 а). Основная часть водораздельных и террасных озер является либо антропогенными, либо суффозионно-карстовыми. Первые, представленные различного рода копанями и обводненными карьерами, сосредоточены главным образом в прикамской части территории, не имеющей достаточно развитой речной сети. Суффозионно-карстовые озера занимают вторую и третью террасы Камы, распространены в долинах Бол. и Мал. Черемшанов, отмечены для водоразделов ряда малых рек. Особенно в этом отношении выделяется междуречье Бездна - Акташ, где располагается цепочка продолговатых озер: Долгое (глубина до 10 м), Круглое, Травяное, Провал (Упкан), Уличное, Глубокое, Казанское (все с глубинами от 2 до 5 м). Возникновение этих озер связывают с суффозионно-карстовыми процессами в песчаной толще. Участок карстоподобных форм находится и на левом склоне долины р. Актай. Здесь около 400 котловин неправильной формы, из которых более 50 заполнены водой. Обычно эти озера имеют диаметр около 50 м и глубину 1-3 м (Петров и др., 1976).

По химическому составу вода более чем 50% озер лесостепного и степного Низменного Заволжья относится к гидрокарбонатно-хлоридно-кальциевому типу. Вполовину меньше озер с гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевым типом воды. Для 18% озер характерны гидрокарбонатно-хлоридно-натриевые воды, для 6% - хлоридно-сульфатно-кальциевые и гидрокарбонатно-хлоридно-магниевые типы вод. Кроме этого встречаются озера с гидрокарбонатно-сульфатно-натриевым, сульфатно-гидрокарбонатно-кальциевым, сульфатно-гидрокарбонатно-натриевым и хлоридно-сульфатно-натриевым типом воды (Петрова, Романова, 1976). Минерализация озерных вод варьирует в широких пределах - от величин меньше 100 мг/л до более чем 2000 мг/л, но преобладают озера с общей минерализацией воды порядка 100 - 500 мг/л. Самые высокие значения этого показателя характерны для мелких и небольших озер, концентрация ионов в которых, очевидно, увеличивается в результате интенсивного прогревания и испарения воды. Наиболее распространены озера с мягкой и умеренно жесткой водой (4,2-16,8° Н), но одно из озер долины среднего течения р. Сульчи имеет очень высокую жесткость, равную 74° Н. В некоторых озерах общая жесткость обусловлена наличием сульфатов и хлоридов кальция и магния и карбонатная жесткость равна нулю. Для большинства же озер общая и карбонатная жесткость имеют близкие значения. Активная реакция водной среды чаще всего близка к нейтральной, но у ряда озер она имеет пониженные, а иногда и очень низкие значения (pH воды оз. Черного в бассейне р. Бол. Сульча равно 3,7, pH воды озера в истоках р. Мал. Сульча - 4,5). Небольшая часть озер имеет чистые прозрачные воды, обычно же вода мутная, окрашенная в желтый цвет, который нередко приобретает вследствие фекального загрязнения (Петрова, Романова, 1976).

Озерность лесостепного и степного Высокого Заволжья в регионе наиболее низка. На водораздельных поверхностях Бугульминско-Белебеевской возвышенности и Общего Сырта озер нет. Все они сосредоточены в долинах рек, где помимо достаточно многочисленных озер-стариц, в местах выхода на поверхность гипсов, доломитов и известняков распространены карстовые озера. Скопления таких озер отмечены для верхней и средней части бассейна р. Ик и для среднего течения р. Сок; встречаются они и в долинах других рек (Петрова, Четанова, 1976 а; Ступишин, Лаптева, 1976; "Зеленая книга"..., 1995). Почти все провальные озера имеют округлую или овальную форму, небольшие размеры, но нередко большие глубины. Глубина самого глубокого озера данной территории равна 28 м при площади 0,03 га (Петрова, Четанова, 1976 а). Наиболее крупным нестаричным озером Высокого Заволжья является оз. Молочка (27 га), расположенное на р. Черной - притоке р. Сургут и подпитываемое группой серноводных источников (Матвеев и др., 1995).

Для пойменных озер характерны вытянутая, лопа-

ная и серповидная формы, особенно хорошо выраженные в поймах Камы, Ика, Сока, Бол. Кинеля и Самары. Наиболее крупные камские старицы сейчас затоплены или подтоплены водами Нижнекамского водохранилища. Последние постепенно приобретают вид лагунообразных озер.

По химическому составу вода озера Высокого Заволжья во многом сходна с озерами Низменного лесостепного и степного Заволжья. Но в карстовых озерах в целом наблюдается более высокая минерализация воды. Следует также отметить, что для озер бассейнов р. Степной Зай и р. Кичуй характерны воды с высокими концентрациями ионов хлора, а в бассейнах рек Сок и Сургут распространены серноводные озера (Петрова, Романова, 1976; "Зеленая книга"..., 1995).

### 2.3.3. Водохранилища

На территории Среднего Поволжья около десятка малых и три крупных водохранилища (Чебоксарское, Куйбышевское и Нижнекамское).

**Куйбышевское водохранилище.** Самым большим и наиболее полно и ярко проявляющим физико-географические особенности Среднего Поволжья является Куйбышевское водохранилище - центральный, осевой водоем, начинающийся в лесной зоне и заканчивающийся у южной границы лесостепи, верхними Волжским и Камским отрогами связывающий запад и восток территории. Согласно классификации К. К. Эдельштейна (1991) оно относится к типу сложных пойменно-долинных водохранилищ.

Наполнение водоема началось в конце октября 1955 г. и продолжалось по май 1957 г. Сейчас протяженность его акватории по судовому ходу около 500 км по Волге и 276 км - по Каме; площадь водоема 5900 км<sup>2</sup> (до создания Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ площадь его на 550 км<sup>2</sup> была больше, протяженность превышала нынешнюю по Волге и Каме соответственно на 110 км и 74 км). Объем водохранилища при нормальном подпорном уровне (НПУ = 53,0 абс. м БС) равен 56 км<sup>3</sup>, максимальная глубина - 40 - 41 м, средняя глубина - 9 м, наибольшая ширина (район слияния Волги и Камы) около 40 км. Площадь водосбора 1210 тыс. км<sup>2</sup>, из которых на Волгу, Каму, проходящие через каскад вышерасположенных водохранилищ, и Вятку приходится 1098 тыс. км<sup>2</sup>, на боковые притоки - 102 тыс. км<sup>2</sup> (Боровкова и др., 1962; Буторин, 1969; Фортунатов, 1983; Голубева и др., 1990; Бамбуров и др., 1991; Мозжерин, 1991).

При создании водохранилища были затоплены русла и поймы Волги и Камы, а также низкие надпойменные террасы Камы ниже впадения р. Шешмы и Волги ниже устья Камы. Прибрежная зона, ограниченная глубиной разрушения волн максимальной высоты, занимает на водохранилище около трети всей акватории. В этой полосе наблюдается интенсивная переработка берегов и жога

водохранилища, связанная как с волнением, так и со значительными колебаниями уровня воды. Около 16% площади водоема (1040 км<sup>2</sup>) имеют глубины до 2 м. Почти на половине всей акватории имеет место глубоководная зона, совпадающая с руслами Волги и Камы. Главным образом в этой полосе идет транзит водных масс через водохранилище и аккумуляция твердого стока (Буторин, Успенский, 1984; Мозжерин, 1991).

Берега Куйбышевского водохранилища сложены легкоразмываемыми четвертичными аллювиальными и делювиальными супесями и суглинками, лессовидными породами, третичными и меловыми тонкими песками, а также средне размываемыми нижнемеловыми и верхнеюрскими глинами, породами верхнетатарской песчано-глинистой толщи, четвертичными щебнистыми и галечными отложениями. Первые в основном представлены на низком левобережье, вторые наряду с трудно размываемыми породами слагают высокий правый берег. Длина абразионных берегов сейчас равна примерно 1000 км (Выхристюк, 1991).

Водохранилище представляет собой череду сменяющих друг друга расширений и сужений. По последним обычно проводят границы районов при районировании водохранилища (Дзюбан, 1960; Боровкова и др., 1962). Опираясь на ранее предложенные схемы и учитывая изменения, связанные с режимом работы Чебоксарской ГЭС (Папченко, 1991 а), а также различия участков Камского плеса до устья р. Шешмы и выше него, считаю необходимым рассматривать на водохранилище: I - Приплотинный, II - Новодевиченский, III - Ульяновский, IV - Ундорский, V - Нижне-Тетюшский, VI - Верхне-Тетюшский, VII - Волжско-Камский, VIII - Камский, IX - Волжский плесы, X - Волжский и XI - Камский подпорные районы.

Сложную конфигурацию водохранилища, связанную с геоморфологическими особенностями долины Волги, отражает и большой коэффициент извилистости береговой линии равный 8,8 (Широков, 1962). При этом правый крутой, с небольшим числом заливов, берег изрезан довольно слабо, а отлогий левый, у которого прежде располагались широкие волжская и камская поймы и при котором сейчас сосредоточены основные площади мелководий и скопления островов, - сильно (Голубева и др., 1990).

Питание водохранилища на 93% (230 из 246 км<sup>3</sup> воды, поступающей за год) происходит за счет волжских вод (46,5%), проходящих через плотину Чебоксарского гидроузла, камских вод (41,2%), сбрасываемых Нижнекамским водохранилищем, и стока р. Вятки (12,3%). Гидрорежим водоема характеризуется сезонным регулированием стока. В весенний период он наполняется до НПУ, а в остальное время идет сработка воды, при которой объем использованных вод значительно превышает объем их поступления, в результате чего в отдельные годы площадь водохранилища зимой уменьшается почти наполовину (Боров-

кова и др., 1962; Буторин, Выхристюк, 1983).

Наполнение водоема различно не только в разные сезоны года, но и по годам. В одни годы уровень воды уже в конце мая достигает своего максимума (1962, 1963, 1966, 1983 гг.), в другие (1964, 1967, 1973, 1975 - 1977, 1984 гг.) - до второй половины июля все мелководные участки остаются в обсохшем состоянии. Особенно низкий уровень был в течении всего вегетационного периода 1984 г., когда в конце апреля вода поднялась до отметки 51,8 м, а потом стала падать и в середине июня была на отметке 50,2 м. Такие низкие летние уровни являются исключением. Обычно же за летне-осенний период, длившийся 140-180 дней, уровень воды понижается в среднем на 0,6 м, реже - на 1,3 - 1,8 м. Но бывают годы, когда водный уровень на протяжении всего лета остается очень высоким и только осенью начинает понижаться (1978, 1979 гг.) (Голубева и др., 1990). К концу зимы уровень понижается на 4 - 5 м, в результате чего заливы по затопленным рекам и зоны переменного подпора полностью освобождаются от воды (Бамбуров и др., 1991). В целом, в водном балансе Куйбышевского водохранилища выделяется две фазы водности - маловодная (1957-1976 гг.) и многоводная (1977-1990 гг.). Кроме этого, в безледный период часто наблюдаются резкие и иногда очень сильные (до 2,5 м) колебания уровня, связанные со сгонно-нагонными явлениями, вызываемыми действием ветров. Длительность таких явлений от нескольких часов до нескольких дней (Буторин, Выхристюк, 1983). В последние годы эту сложную картину уровенного режима Куйбышевского водохранилища стали дополнять ритмичные сильные суточные колебания водного уровня, связанные с накоплением и последующим попуском накопленной воды Чебоксарским гидроузлом. Особенно резкие перепады уровня (до 2 м) наблюдаются на самом верхнем участке водохранилища. Ниже г. Зеленодольска эти перепады сглаживаются. Средняя скорость стоковых течений в водохранилище равна 2-10 см/сек (Буторин, Выхристюк, 1983). Высота воли обычно бывает небольшой (до 0,5 м), но при сильном ветре она превышает 0,75 м и в наиболее широких участках достигает 2,5-3 (3,7) м. (Мозжерин, 1991).

Безледный период на водохранилище продолжается 6,5-7 месяцев. Ото льда водоем очищается 20 апреля - 16 мая. В конце мая - начале июня на всех участках водохранилища температура воды достигает 15-19°. В конце июля - августе она поднимается до 24 - 25 (28)°. Нулевой отметки в северных районах она достигает 14 - 17 ноября (Боровкова и др., 1962; Голубева и др., 1990).

Средняя прозрачность воды на водохранилище колеблется по годам от 0,77 до 1,05 м, по участкам - от 0,76 (Волжский отрог) до 1,22 м (Приплотинный плес). Минимальная прозрачность в мае достигает 10-15 см, повышаясь до 30-60 см в летнее время, максимальная в мае колеблется от 60 см в Камском отроге до 210 см в Приплотин-

ном плесе, повышаясь летом соответственно до 190 и 280 см (Буторин, Выхристюк, 1983).

Химический состав воды водохранилища неоднороден. Он различен по плесам и меняется во времени. Минерализация воды в межень небольшая - от 200 до 350-400 мг/л (Мозжерин, 1991). Наиболее высокую минерализацию во все сезоны года имеет вода Камского отрога (168-674 мг/л), волжские воды менее минерализованы (130-352 мг/л). В районе г. Тетюши, в зоне смешения волжских и камских вод, минерализация воды принимает средние значения. В целом вода водохранилища относится к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе. Но если тип волжской воды гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевый, то в камских водах над гидрокарбонатами преобладают хлориды или сульфаты и варианты типов воды более разнообразны. Активная реакция водной среды лежит в нейтрально-щелочной области с колебанием в течение года от 7,3 до 8,2 в поверхностном слое и от 7,0 до 8,0 - в придонном слое. Цветность воды по плесам колеблется в пределах от 18 до 72° Н (Гусева, Выхристюк, 1983). Содержание биогенных элементов в воде на разных участках водохранилища и в разные годы колеблется в значительных пределах. Особенно пестра картина распределения в водоеме различных форм азота. Преобладает азот органических веществ. Его концентрация в верхнем слое воды изменяется от 0,61 до 2,5 мг/л. Минеральный азот, по отношению к общему, составляет 30-40 %. В отличие от азота, минеральный фосфор по акватории водохранилища распределен относительно равномерно. Лишь в Камском отроге содержание фосфора понижено, что связано бедностью фосфором камских вод. Органический фосфор, являющийся преобладающей формой этого химического элемента, имеет несколько повышенные значения в верховьях водохранилища и в Черемшанском заливе - 0,040 - 0,055 мг/л, на других участках его содержание равно 0,032 - 0,037 мг/л. Железо в воде водоема присутствует в небольших количествах - 0,03 - 0,49 мг/л. Режим кремния в течение года довольно динамичен. Отчетливо проявляются межгодовые различия его содержания в поверхностном слое воды. Средняя многолетняя концентрация кремния равна 2,22 мг/л с колебаниями по годам от 1,09 до 3,69 мг/л (Буторин, Выхристюк, 1983). В целом, содержание биогенных элементов, особенно нитратного азота и фосфатного фосфора, до 70-х годов имело тенденцию к постепенному снижению, а затем - к росту (Выхристюк, Выхристюк, 1993).

Содержание органических веществ, так же как и биогенных, значительно различается по годам и сейчас имеет тенденцию к постепенному повышению. Перманганатная окисляемость варьирует от 5,8 до 10,8 мг О/л, биохроматная - от 24,3 до 44,2 мг О/л, что соответствует 12-33 мг/л сухого беззольного органического вещества. Основная часть биогенных (40-60 %) и органических ве-

ществ (около 80 %) поступает в водохранилище с весенними водами главных притоков, причем в волжских водах преобладают минеральные формы азота и фосфора, в камских - их органические соединения, а также железо и кремний (Гусева, Выхристюк, 1983).

Скорость аккумуляции биогенов в донных отложениях Куйбышевского водохранилища в 1,5-6 раз выше, чем в других водохранилищах каскада. По углероду она равна 407 тыс. т/год, по азоту - 41,9 тыс. т/год и по фосфору - 16,7 тыс. т/год (Законнов, 1993). Верхний слой донных отложений представлен песками, песчаными, серыми и коричневыми тонкодисперсными глинистыми илами (Буторин, Выхристюк, 1983).

**Чебоксарское водохранилище.** Располагается по Волге выше Куйбышевского и нижней своей третью входит в границы Среднего Поволжья. Согласно различным литературным источникам по проекту объем этого водоема должен был быть равен 13,8 - 13,85 км<sup>3</sup>, площадь водного зеркала 2190 - 2270 км<sup>2</sup>, протяженность 330 км, максимальная ширина 16 км, максимальная глубина 20 м, средняя глубина 6,1 м (Авакян и др., 1987; Мозжерин, 1991 а). Заполнение водохранилища началось в мае 1980 г. и к концу этого года уровень воды был поднят на 6,5 м, а в половодье 1981 г. - еще на 2-2,5 м до отметки 63 абс. м вместо проектных 68 м (Олигер, 1991; Охапкин, Литвинов, 1994). При таком уровне, который сохраняется до сих пор, зона выклинивания водохранилища простирается на 100 - 120 км от плотины, площадь водоема равна 1270 (Литвинов, Законнова, 1986) - 1800 км<sup>2</sup> (Олигер, 1991). Его максимальная ширина не превышает 10 км, а преобладающая равна 2 - 3 км. Средняя глубина 4,7 м, максимальная - 21 м. Полный объем - 6,0 км<sup>3</sup> (Литвинов, Законнова, 1986). Мелководья, доля которых около 33 % от всей площади (Олигер, 1991), сосредоточены главным образом в заливах по р. Суре и р. Ветлуге, возле этих заливов и к низу от них по левобережной части водоема, где затоплена не только пойма, но и низкие участки надпойменной террасы Волги.

Площадь водосбора данного сложного пойменно-долинного водохранилища 604 тыс. км<sup>2</sup>. Среднегодовой коэффициент водообмена 20,9, т. е. это водохранилище с очень высоким уровнем обмена воды. Оно аккумулирует сток 28 рек. Основную роль в его питании играют волжская вода, поступающая через Горьковский гидроузел (54,73 км<sup>3</sup>, или 44% общего притока воды в водохранилище), воды р. Оки (49,0 км<sup>3</sup>, или 40 %), р. Ветлуги (7,5 %) и р. Суры (6 %). Весной приток волжской воды сокращается до 25 % и увеличивается в другие сезоны до 54 - 60 %. Ока в апреле-мае дает 48 - 57% приточности, в остальные месяцы - не более 30 - 35 %. Влияние водных масс Ветлуги и Суры на водный баланс водохранилища наиболее ощутимо весной (Литвинов, Законнова, 1986; Охапкин, Литвинов, 1994).

Условия формирования вод левобережных и правобережных притоков водохранилища существенно различаются, в связи с чем заметно разнятся свойства их водных масс. Для правобережных притоков характерна более высокая минерализация воды (330 - 630 мг/л), небольшое содержание растворенной фракции железа (9,7 % от общей его концентрации, равной 0,41 мг/л), низкая цветность. Для правобережных - повышенная цветность, высокое содержание органических веществ, большой процент растворенного железа (17 - 60 % от 0,63 - 0,98 мг/л), низкая (от менее чем 100 до немногим более 300 мг/л) минерализация (Шахматова и др., 1980, 1981; Степанова, 1988; Охапкин, Литвинов, 1994). Эти различия и многоводность основных притоков определяют наличие и существование в течение всего года в водохранилище нескольких генетически разнородных водных масс: волжской, окской, сурской, ветлужской и собственно водохранилищной, образующейся в результате смешения и трансформации первых четырех (Охапкин, Литвинов, 1994).

В целом для водохранилища свойственна вода гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевого типа с общей минерализацией около 200-300 мг/л (от 100-200 мг/л для волжской и ветлужской водных масс до 300-580 мг/л для окской и сурской воды), прозрачностью летом от 50-100 до 120-180 см, цветностью 40-50 (от 10 до 90) град., летней температурой 17-25,3° С (в отдельные годы - до 29,3° С), высоким содержанием биогенных веществ (общий фосфор 0,067-0,239 мг/л, общий азот 0,59-2,53 мг/л) и самым большим в волжском каскаде водохранилищ содержанием органических веществ (БПК<sub>5</sub> 1,21- 3,08 мг О/л, ХПК 14,0-23,6 мг О/л) (Романенко, 1984; Тухсанова, Яценко, 1985; Литвинов, Законнова, 1988; Охапкин, Литвинов, 1994). Отношение общего азота к общему фосфору равно 8,3 - 13,1. Это, а также высокая продуктивность фитопланктона, позволяет относить Чебоксарское водохранилище к эвтрофным водоемам. Однако типично эвтрофным является лишь речная часть водохранилища, тогда как его озерная часть мезотрофна (Охапкин, 1994).

Режим уровня воды в Чебоксарском водохранилище гораздо более стабильный по сравнению с Куйбышевским. Здесь не выражены периоды зимней сработки воды, летние уровни незначительно колеблются возле отметки 63,5 м, пики половодья обычно не превышают отметки 64,0 м и редко достигают 64,5 м. Средний годовой приток воды в водохранилище за период с 1981 по 1990 гг. составил 118,89 км<sup>3</sup>, а сброс - 116,9 км<sup>3</sup>. Водность выше средней была в 1981, 1985, 1986 и 1990 гг., ниже средней - в 1982, 1984, 1987 - 1989 гг. (Охапкин, Литвинов, 1994).

Существует несколько вариантов районирования акватории Чебоксарского водохранилища (Тарасова и др., 1985; Литвинов, Законнова, 1988; Охапкин, 1994; Охапкин, Литвинов, 1994). Учитывая их и касаясь только той части водохранилища, которая входит в границы Средне-

го Поволжья, считаю возможным выделить четыре района: I - Приплотинный (от плотины Чебоксарской ГЭС до сужения у с. Ильинка), где имеет место водная масса собственно водохранилища; II - Ветлужский (от с. Ильинка до с. Юрино), где доминируют водные массы р. Ветлуги; III - Волжско-Сурский (от с. Юрино до с. Фокино), где наряду с волжской водной массой большую роль играет вода р. Суры; и IV - Сурский, представляющий собой залив по р. Суре. Выше, при нынешнем уровне наполнения водохранилища, уже начинается зона подпора, которую возможно следует выделить в качестве пятого - Волжского подпорного участка.

**Нижнекамское водохранилище.** Расположено на северо-востоке исследуемой территории и почти целиком входит в его границы. Заполнение водохранилища началось весной 1979 г. К середине лета уровень воды был поднят на 3 м и с тех пор сохраняется почти постоянным. В настоящее время, когда уровень находится на отметке 62 абс. м БС, влияние подпора водохранилища по р. Каме заметно только до с. Вятское, находящееся в 30 км выше впадения р. Белой. Площадь акватории водоема при этом равна примерно 1 тыс. км<sup>2</sup>. Наиболее широкая часть водохранилища приходится на место впадения в Каму р. Иж и р. Ик. В большом заливе по р. Ик образовалась обширная система островов, заливов и проток. Участок камской поймы, расположенный выше устья этого притока только подтоплен водами водохранилища. Здесь под водой находятся лишь самые низкие участки поймы (Горшков, Аюпов, 1989; Горшков и др., 1992).

По мнению Ю. М. Махотина (1985), при существующем уровне водохранилища можно разделить на три района: верхний плес - от зоны выклинивания до устья р. Белой, центральный плес - от устья Белой до устья р. Ик и плотинный плес - от устья р. Ик до плотины ГЭС. Но на мой взгляд, акваторию этого сложного пойменно-долинного водоема следует разделить на 7 районов: I - Приплотинный, II - Центральный озеровидный, III - Ижский, IV - Икский, V - Камский речной, VI - Бельский и VII - Камский подпорный.

По проекту, согласно разным источникам, Нижнекамское водохранилище должно иметь площадь от 2580 до 2650 км<sup>2</sup>, протяженность 110 - 300 км, общий объем 12,9 - 13,0 км<sup>3</sup>, максимальную ширину до 20 км, максимальную глубину до 25 м, коэффициент обмена 6,9 раз в год, объем стока в замыкающем створе 88,6 км<sup>3</sup> (Степанов, Шевелев, 1967; Былинкина и др., 1982; Авакян и др., 1987).

Гидрохимические исследования на трассе водохранилища, проведенные в 1987 г., показали, что прозрачность воды в начале лета была в пределах 30-70 см, pH - 8,03 (7,2 - 8,10), цветность - 40-50 град., перманганатная окисляемость - 10,0 (7,2 - 13,0) мг О<sub>2</sub>/л, бихроматная окисляемость - 42,2 (34,7 - 51,5) мг О<sub>2</sub>/л, отношение ПО/БО 100 - 23 (21 - 25), БПК<sub>5</sub> при 20° С - 2,05 (1,65 - 2,74) мг

О<sub>2</sub>/л, содержание растворенного органического вещества - 7,6 (6,1 - 8,7) мг С/л, содержание кислорода - 10,88 мг/л, насыщение кислородом - 95 % (85 - 110 %), содержание СО<sub>2</sub> - 2,4 (1,5 - 2,9) мг/л. Содержание биогенных веществ было заметно ниже, чем в воде Чебоксарского водохранилища: общий фосфор - 0,049 (0,031 - 0,074) мг/л, общий азот - 0,71 (0,64 - 0,75) мг/л, растворенное железо - 0,08 (0,04 - 0,11) мг/л, кремний - 0,6 (0,5 - 0,8) мг/л. Общая минерализация воды колебалась в пределах 182 - 483 мг/л. Преобладали гидрокарбонатно-хлоридно-кальциевый и гидрокарбонатно-хлоридно-натриевый типы воды, но отмечались и типы воды с преобладанием сульфатов (Былинкина и др., 1982). В водохранилище, как и в реке сохраняется неоднородность химического состава воды и вместе с тем наблюдается увеличение содержания солей. Ведущим компонентом остался гидрокарбонатный ион. В пять раз увеличились показатели жесткости. Существенные изменения отмечены в составе биогенных элементов: на первоначальном этапе становления водохранилища происходило значительное увеличение содержания азота, фосфора и железа по сравнению с условиями не зарегулированного стока Камы, сейчас содержание биогенных веществ стало снижаться. Насыщение воды кислородом близкое к норме, активная реакция воды слабощелочная. По температурному режиму водохранилище достаточно холодноводное: в июне средняя температура воды равна 15,3° С, в июле - 18,8° С, в августе - 16,4° С, сумма температур на 200° С ниже, чем в Куйбышевском водохранилище (соответственно 2700 и 2900° С) (Махотин, 1985).

Еще два водохранилища Среднего Поволжья согласно классификации А. Б. Авакяна и В. А. Шарапова (1977) следует отнести к средним. Это водохранилище-охладитель Зайнсской ГЭС, созданное в 1962 г. на р. Степной Зай (лесостепное Заволжье), и Кутулукское водохранилище на р. Кутулук (приток р. Б. Кинель), заполненное в 1941 г.

Из описания, приведенного в работе В. М. Катанской (1979), следует, что площадь водного зеркала Зайнского водохранилища при НПУ равна 21,3 км<sup>2</sup>, полный его объем - 73,5 млн. м<sup>3</sup>, длина - 13 км, максимальная ширина - 2,5 км, максимальная глубина - 11 м, средняя глубина - 3,4 м, амплитуда колебания уровня воды 2,8 м, коэффициент водообмена 2,6, высота волн до 0,3 м, прозрачность воды 1,5 м. Тепловая нагрузка на водоем умеренная (в пределах 92 - 153 ккал/м<sup>2</sup> час), замерзание его в верхней и средней части наблюдается в среднем 16 ноября, в приплотинной части часто в течение всей зимы остаются не замерзшие пространства; вскрытие водоема приходится на 10 апреля. По составу ионов вода Зайнского водохранилища относится к хлоридному классу группы натрия и имеет высокую минерализацию. По форме водохранилище широко продолговатое в нижней трети и постепенно сужающееся к верховьям. Правый берег водоема возвышенный, обрुшаемый, с глинистыми, местами от-

весно обрывающимися в воду склонами; левый - низменный. от него идет широкая полоса мелководного прибрежья с постепенным падением глубин от уреза воды. У правого берега отмели различной ширины чередуются с глубоководными участками. Грунты дна на мелководьях главным образом песчаные и илисто-песчаные. В некоторых местах на дне много шлака (Катанская, 1979).

Согласно описания В. В. Соловьевой (1995), Кутулукское водохранилище при НПУ имеет полный объем 0,105 км<sup>3</sup>, площадь в 21,5 км<sup>2</sup>, длину - 13,7 км, ширину - от 1,4 до 2,5 км. Средняя глубина воды в нем равна 4,7 м, максимальная - 16 м. Площадь водосборного бассейна 889 км<sup>2</sup>, длина береговой линии 58 км. Водохранилище представляет собой вытянутый водоем с мало изрезанной береговой линией и в большей части с приглубыми берегами. Температура воды в водохранилище летом доходит до +25° С. Уровень минерализации воды непостоянен и в течении лета колеблется в пределах от 300 до 500 мг/л (Стяжкина, 1954). Питается водоем в основном за счет талых вод (89 %) - весной в водохранилище поступает 105 млн. м<sup>3</sup> воды, доля речных вод около 11 %, роль грунтового питания незначительна (Соловьева, 1995).

Кроме этого, в лесостепном и степном Заволжье существует ряд небольших и малых водохранилищ. Это Карабашское водохранилище в верховьях р. Степной Зай, Кондурчинское в верховьях р. Кондурчи, Чубовское на р. Падовке (приток р. Б. Кинель), Ветляное на р. Ветлянка (приток р. Съезжей, бассейн р. Самары). Некоторые данные по ним приведены в табл. 3.

Таблица 3. Некоторые данные по трем небольшим и одному малому водохранилищам Среднего Поволжья (по: Соловьева, 1995)

Показатели	Водохранилища			
	Конд.	Вет.	Черн.	Чуб.
Площадь акватории, км <sup>2</sup>	6,93	8,33	4,55	0,35
Длина, км	7,0	7,0	6,0	1,5
Максимальная ширина, км	2,5	-	1,0	0,25
Максимальная глубина, м	11,5	12,0	11,6	8,0
Средняя глубина, м	3,81	-	-	-
Площадь водосбора, км <sup>2</sup>	388	366	196	0,22

Примечание: Конд. - Кондурчинское, Вет. - Ветляное, Черн. - Черновское, Чуб. - Чубовское

Есть малое водохранилище и в Приволжье. Оно было создано в 1929 г. на устьевом участке р. Сызранки при Сызранской ГЭС - одной из первых гидроэлектростанций плана ГОЭРЛО. Первоначально это водохранилище имело объем 30 млн. м<sup>3</sup> и глубину до 10 м. Сейчас его объем менее 5 млн. м<sup>3</sup>, площадь акватории не превышает 1 км<sup>2</sup> (Дубинина, Шитова, 1995).

Если исходить из положения, согласно которого к

водохранилищам следует относить все искусственные водоемы емкостью более 1 млн. м<sup>3</sup> (Авакян и др., 1987), то в их число падает довольно много крупных прудов Среднего Поволжья. Более 30 таких прудов в Самарской обл. (Соловьева, 1995), 24 - в Чувашии (Николаев, 1993), около 50 в Татарстане, есть они в Марий Эл и Ульяновской обл., а всего в регионе около 150. Но если считать водохранилищами лишь водоемы, уровеньный режим которых постоянно регулируется гидротехническими сооружениями (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1991), то и крупные пруды, и выше приведенные средние, небольшие и малые водохранилища ближе к обычным прудам, чем к крупным водохранилищам, так как у всех них регулирование уровня сводится к пропуску излишков воды в паводки.

### 2.3.4. Пруды

Прудовое хозяйство на Средней Волге богато и разнообразно. Оно неоднократно перестраивалось. До конца 30-х годов нашего столетия на реках региона была много мельничных прудов. Затем их отчасти сменили, отчасти дополнили многочисленные мини-водохранилища при сельских ГЭС. Так, по данным Г. Н. Петрова и Р. А. Сафиуллина (1961) в 1924 г. число мельниц только в Татарии достигало 800, в 50-х годах их число сократилось до 500, но при этом было построено 233 ГЭС. А уже в 1958 г. в этой республике работало только 175 мельниц и 39 сельских ГЭС (Петров, Сафиуллин, 1961). Через два года, с приходом "большого" электричества почти все они были заброшены, плотины разрушены, водоемы спущены (Николаев, 1993). Но остались, и очевидно дополнились новыми, более 800 прудов, построенных для целей водоснабжения, полива, рыбоводства и птицеводства

В целом на территории Среднего Поволжья при паспортизации к 1956 г. было учтено 5782 пруда (табл. 4). Среди них 779 мельниц и ГЭС, предназначенных же для водоснабжения, орошения и рыбоводства прудов, которые не были ликвидированы после электрификации деревни, было 3626 и, судя по приведенным в таблице цифрам, их дополняли еще 1377 прудов невыясненного назначения, большинство из которых очевидно были прудами-однолетками и копанями. Наибольшей насыщенностью прудами выделялись территории Марийской республики и Чувашии, на каждую 1000 км<sup>2</sup> которых приходилось соответственно по 35 и 33 пруда. наименьшей - территория Оренбургской обл., где было по 5,7 пруда. Не намного больше эта величина для Ульяновской обл. - 6,4. В Татарстане и Самарской обл. она тогда равнялась соответственно 28,7 и 29,3 (Петров, Сафиуллин, 1961).

Следующий бум по строительству прудов пришелся на 70-е - 80-е годы и был он связан с появлением большого числа крупных животноводческих комплексов и с почти повсеместным созданием поливных культурных паст-

Таблица 4. Прудовое хозяйство Среднего Поволжья в 1956 г. (по: Петров, Сафиуллин, 1961)

Республика или область	Число прудов	Площадь зеркала, км <sup>2</sup>	Объем, млн. м <sup>3</sup>	Назначение прудов			
				Водо- снабжение	Мельницы и ГЭС	Рыбо- водство	Орошение
Мари Эл	709	8,13	7,6	407	181	29	-
Татарстан	1950	51,30	89,4	800	477	9	5
Чувашия	607	4,44	7,0	367	23	212	5
Ульяновская	239	6,30	1,5	192	14	24	10
Самарская	1574	42,42	62,1	919	46	-	1
Оренбургская	703	32,05	47,0	512	38	29	105
Всего:	5782	144,64	214,6	3197	779	303	126

биц и сенокосов. Вместо разрушенных мельниц и ГЭС возникла масса новых водоемов различных размеров, созданных главным образом на балках, оврагах, ручьях и небольших речках. Наиболее активно этот процесс шел в Чувашии и в закамских районах Татарстана. В Чувашии, например, повторная паспортизация в начале 70-х годов выявила 3916 прудов, основная их часть (79,6 %) имела ежегодно обновляемые земляные плотины и площадь менее 0,5 га и лишь 0,5 %, т. е. 20 прудов были капитальными и имели площадь в 10 га и более (Водообеспеченность ..., 1973; Петрова и др., 1976). По данным Статистического Управления Чувашской республики за 1985 г. в ней числилось 460 прудов. А уже к 1990 году было зарегистрировано 783 капитальные плотины, из которых 75 создавали пруды с объемом более 500 тыс. м<sup>3</sup> и 24 - более 1 млн. м<sup>3</sup> (Николаев, 1993). Таким образом, сейчас в Чувашии около 5 тыс. разнообразных прудов, небольших запруд и копаней (более 270 на 1000 км<sup>2</sup>) и она является самой прудонасыщенной территорией Среднего Поволжья.

В Марий Эл новое прудовое хозяйство здесь создавалось гораздо меньшими темпами и к 1988 г. в республике числилось лишь 145 прудов с капитальными плотинами. Создание временных прудов здесь не распространено, но почти в каждой деревне имеется копань или небольшая запруда на речке или ручье, что позволяет оценить численность малых искусственных водоемов в Марий Эл примерно в 1 тыс.

К сожалению точных цифр по современному прудовому хозяйству других республик и областей Среднего Поволжья найти не удалось, но наши экспедиции по прудам региона, предпринятые в 1988 - 1990 гг., позволяют считать, что общее число прудов по сравнению с концом 50-х годов (Петров, Сафиуллин, 1961) в Татарстане утроилось и их здесь сейчас не менее 2,5 тыс., из которых около 1300 имеют капитальные плотины. Примерно столько же прудов в Самарской обл. около 1 тыс. - в Ульяновской обл. и около 1,5 тыс. - на северо-западе Оренбургской обл. Всего в регионе, таким образом, сейчас около 13,5 тыс. прудов, запруд и копаней, из которых около 6 тыс. прудов имеют капитальные плотины. Суммарная площадь всех водоемов этого типа около 675 км<sup>2</sup>.

Интересна гидрохимия прудов, особенно прудов лесостепных и степных. Небольшие речные пруды имеют как правило тот же тип воды и ту же ее жесткость и минерализацию, что и питающие их водотоки. Но уже летняя вода крупных и даже средних речных прудов отличается от летних речных вод и соответствует их весенней, паводковой воде, т. е. в 1,5 - 2 раза она менее минерализована и жестка, в ней господствуют карбонаты даже если в речных водах в это время лидерство у них перехватывают сульфаты или хлориды. В прудах, построенных на балках и оврагах в лесной зоне характеристики весенних и летних вод почти не различаются. Но в лесостепной и особенно в степной зонах, где жарким, сухим летом идет интенсивное испарение воды и подобные пруды высыхают наполовину и больше, жесткость и минерализация воды в них повышаются часто на много больше, чем в 2 раза, выпадают в осадок карбонаты и их замещают хлориды и сульфаты в сочетании с ионами натрия и магния (Воронков, 1955).

### 2.3.5. Болота

На территории Среднего Поволжья болота заметную роль играют лишь в низменном лесном Заволжье. Здесь заболоченность местами достигает 30 %. В возвышенной же части лесного Заволжья болота занимают не более 2 % территории, в низменном лесостепном Заволжье их доля равна 0,7 %, в возвышенном лесостепном Заволжье - 0,4 %, в Приволжье - 0,25 %, в степном Заволжье болота почти не выражены (Баранов, 1948; Кац, 1948, 1971; Благовещенский, Благовещенская, 1978).

Наиболее крупные верховые и переходные болота (Ардинское, Шамьяно-Куплангский массив, Юринское) расположены в южной части Марийской низины и сосредоточены на территории, ограниченной с севера водоразделом р. Рутки и р. Б. Кокшаги, с востока - долиной р. Б. Кокшаги, с юга - Липшинской возвышенностью и с запада - долиной р. Рутки. Кроме этого большие массивы заболоченных лесов с пятнами сфагновых и низинных болот характерны для водораздельных пространств низины. В речных долинах обильны притеррасные болота и заболоченные старицы. В бассейне р. Иеть, особенно в ее ни-

зовьях. широко распространены различные типы болот, связанные с карстовыми провалами.

Заболоченность Вятско-Камской возвышенности в пределах исследуемой территории связана главным образом с бассейном р. Иеть, с участками древней долины Волги (Зеленодольский р-н Татарстана) и долиной р. Вятки. В лесостепной полосе территории болота в основном пойменно-долинные низинного типа. Верховых болот здесь нет. Переходные сфагновые болота - достаточно редкое явление. Наиболее крупный болотный массив, имеющий их, расположен на побережье Нижнекамского водохранилища между устьями р. Белой и р. Ик. Это болото Кулигаш, площадь которого около 98 км<sup>2</sup>. Оно представляет собой сложную мозаику аллювиальных образований, сформировавшихся в результате отступления русла р. Ик, возможно впадавшей в р. Белую, но отложениями последней отодвинутого своим устьем далеко на запад. Сейчас это система гряд и озер, окруженных сфагновыми болотами (Баранов, 1948).

Небольшие сфагновые болота вокруг суффозионных водораздельных озер или на месте них изредка встречаются в сосновых лесах Ульяновского и Самарского Приволжья (Благовещенский, Благовещенская, 1978; Новоженин, 1995; Новоженин, Плаксина, 1995; Павлов, 1995; Особо охраняемые ..., 1997), а также в лесах Присурья (Матвеев и др., 1979).

## 2.4. Почвы

Географами и почвоведом, работы которых связаны со Средним Поволжьем, хорошо показана большая пестрота почвенного покрова этого региона, обусловленная разнообразием растительности, климата, подстилающих пород и рельефа территории (Мильков, 1953; Физико-географическое..., 1964; Сафиуллин, 1966; Фаткуллин, 1968; Ливеровский, 1974 и др.). Опираясь на их исследования можно сказать, что доминирующими в почвенном покрове являются разные варианты дерново-подзолистых, серых и черноземных почв. Дополняют их пойменные, болотные и засоленные почвы, а также разнообразные почвенные разновидности.

Серые лесные почвы сплошной полосой идут от устья р. Суры по правобережью Волги, охватывая бассейны рек Б. и М. Цивилей. Кубня, низовья Свияги, затем продолжают в лесном Заволжье по правобережью Камы и вдоль р. Вятки поднимаются далеко на север. К северу от этой полосы господствуют дерново-подзолистые почвы, к югу - различные варианты черноземов. На Марийской низине, особенно в ее западной части, большие площади занимают болотные почвы. Отдельными пятнами они встречаются в бассейнах рек Б. и М. Кокшаги, Б. и М. Кудыши. В верховьях р. Иеть распространены болотно-подзолистые почвы. Для долин крупных и средних рек характерны аллювиальные пойменные почвы. По механи-

ческому составу почвы низменных территорий лесного Заволжья легкие (песчаные и супесчаные), на возвышенных территориях преобладают суглинки.

Особенно большой пестротой отличаются почвы Приволжской возвышенности. Помимо светло-серых, серых и темно-серых лесных почв, доминирующих в ее северной части, здесь встречаются крупные и мелкие пятна разных вариантов дерново-подзолистых почв (наиболее крупный массив дерново-слабоподзолистых почв расположен в бассейне правобережных притоков р. Суры рек Бездна и Люля). Широкое распространение также имеют выщелоченные черноземы на супесях и суглинках, проникающие на север до междуречья Б. и М. Цивилей. В средней части бассейна р. Свияги встречаются также тучные оподзоленные черноземы на юрских глинах. В долинах средних рек (Свияга, Барыш и Сызранка) распространены долинные черноземы, или лугово-черноземные почвы на песчаном аллювии, местами заболоченные или засоленные. В бассейне Барыша, в верховьях Свияги и по правобережью Сызранки отмечены районы (Масленников, 1994) с распространением выщелоченных черноземов с высоким содержанием карбонатов. Южнее Сызранки становятся многочисленными солониды и солонцеватые почвы. В полосе, непосредственно примыкающей к Волге, крупные площади заняты смытыми каменистыми почвами.

В лесостепном Заволжье безраздельно господствуют разнообразные черноземы. На низменных его территориях преобладают выщелоченные, слабовыщелоченные, обыкновенные, мощные и среднемощные черноземы с пятнами слабоподзолистых серых почв, развитые преимущественно на суглинках. На плакорах Бугульминско-Белебеевской возвышенности господствуют карбонатные черноземы на щебнистом элювии, местами засоленные. Распространены также обыкновенные, тучные, среднетучные и выщелоченные черноземы на карбонатном элювии, глинистых и суглинистых грунтах. Местами (по Шешме и Заю) встречаются слабоподзолистые серые почвы на делювиальных и элювиальных суглинках. По долинам Сока, Самары и ряда их наиболее крупных притоков идут луговые черноземы.

На степных склонах Общего Сырта преобладают южные (малотучные) и типичные черноземы на легких суглинках и песках. В речных долинах обычны карбонатные и долинные черноземы. Часто встречаются пятна щебнистых почв и степные солонцы.

## 2.5. Растительность

Растительный покров Среднего Поволжья, так же как и почвенный, очень разнообразен. В нем четко прослеживается широтная зональность. К северу от Волги и Камы располагается лесная зона. К югу от р. Самары и в ее верховьях лежит типичная безлесная степь. Между лесной и степной зонами расположилась широкая полоса ле-

лесах, где лесная растительность сочетается со степной.

Такое проведение зональных границ не является общепринятым. Географы (Милюков, 1953, 1956; Ступишин, 1960; Физико-географическое..., 1964) в отличие от геоботаников (Кузнецов, 1928; Марков, 1948; Растительный покров..., 1956; Растительность..., 1980) проводят северную границу лесостепи восточнее Казани не по Каме, а по линии Казань - устье р. Вятки. Еще более различны мнения о границе степи. В ботанико-географическом обзоре европейской части бывшего СССР (Растительность..., 1980) она проводится по р. Б. Кинель. Ф. Н. Милюков (1956) относит ее на 200 км к югу в бассейн рек Чагра и Б. Иртыш. У А. В. Ступишина (Ступишин, 1960; Физико-географическое..., 1964) эта граница занимает промежуточное положение и проходит по р. Самаре. Так ее прежде проводил и Ф. Н. Милюков (1953). Она же принята и в данной работе, поскольку именно отсюда начинаются безлесные пространства степи.

Анализ республиканских и областных физико-географических карт и картосхем из геоботанических сводок (Растительный покров..., 1956; Растительность..., 1980), по которым виден характер размещения лесов на территории Среднего Поволжья, показывает, что снижение лесистости территории идет не с севера на юг, а с северо-запада на юго-восток. Наибольшую облесенность имеет Марийское Заволжье (Данилов, 1957; Чистяков, 1957) - около 52 %, а также Чувашское, Ульяновское и Самарское Приволжье - 28 - 29 % (Физико-географическое..., 1964; Природа Чувашии..., 1979; Масленников, 1994). Занимающая центральную часть Среднего Поволжья территории Татарстана облесена немногим более 14 % (Марков, 1948). Лесистость южной части лесостепного Заволжья менее 10 %. Степь безлесна. Общая облесенность изучаемой территории 18 %.

Лесная зона Среднего Поволжья представлена 3 зональными типами растительного покрова: южно-таежными лесами, подтаежными сложными еловыми и широколиственно-еловыми лесами и северными широколиственными лесами (рис. 5).

Южно-таежные леса занимают крайне северную часть изучаемой территории. Они располагаются в верховьях рек Рутка, Б. Кундыш, Б. Кокшага, М. Кокшага, Юшут, Илеть, а также небольшим языком проникают в пределы среднего течения р. М. Кокшага и охватывают верхние 2/3 бассейна р. М. Кундыш. Большая часть их сведена, земли распаханы либо заняты вторичными березняками и осинниками. Наиболее крупные массивы южно-таежных лесов сохранились в верховьях Илети, Юшута и М. Кундыша. Центральное место среди равнинных темнохвойных лесов южной тайги занимают пихтово-еловые неморально-кисличные леса (Растительность..., 1980), древесный ярус в которых слагают ель сибирская *Picea obovata* Ledeb., гибридная ель финская *P. x fennica* (Regel) Kom. и пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. В них повышена роль неморальных трав и высоко их видовое разнообразие. Все-

гда хорошо выражена синюзия кислицы *Oxalis acetosella* L..

Широкое распространение в южной тайге имеют также широколиственно-еловые леса с пихтой. Древесный ярус в них сложен теми же видами ели. К ним примешивается пихта (от единичных экземпляров на западе до 20 % в бассейне р. Вятки). Кроме этого, в таких лесах обычно бывает хорошо развит подлесок из липы *Tilia cordata* Mill., рябины *Sorbus aucuparia* L., жимолости *Lonicera xylosteum* L. и калины *Viburnum opulus* L.. Для этих лесов характерен густой травяной покров, слагаемый большим числом видов и часто состоящий из 2 - 3 подъярусов.

Южнее пихтово-еловых неморально-кисличных лесов полностью замещаются широколиственно-еловыми, образующими подтаежную полосу. В западной части этой полосы на Средней Волге располагается подзональная группа еловых и пихтово-еловых сложных неморально-травяных лесов. В бассейнах рек Вятки и Камы она сменяется подзональной группой собственно широколиственно-пихтово-еловых сложных неморально-травяных лесов (Растительность..., 1980). Последние являются самым южным типом темнохвойных лесов, а первые - переходной полосой от южной тайги к широколиственно-хвойным лесам. В еловых и пихтово-еловых сложных лесах роль широколиственных пород менее значительна, чем в широколиственно-пихтово-еловых. Широколиственные породы, представленные главным образом липой, реже кленом *Acer platanoides* L. и ильмом *Ulmus glabra* Huds., преобладают во втором и третьем подъярусах древостоя и только иногда выходят в первый, образуя в нем примесь. В травяном покрове при широком распространении неморальных видов все еще заметна роль бореальных.

Третью, самую южную полосу зональных типов растительного покрова Лесного Заволжья занимают северные широколиственные леса с небольшим участием ели (рис. 5). По мнению М. В. Маркова (1948) здесь они имеют вторичный характер и возникли на месте уничтоженных хвойных лесов, которые некогда занимали всю территорию Татарстана к северу от Камы. Господствуют смешанные широколиственные леса с преобладанием липы и дуба *Quercus robur* L. Из других древесных пород в липово-дубовых лесах этой территории в качестве примеси встречаются *Ulmus glabra*, *U. laevis* Pall., *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula* L. и, иногда, *Picea abies* и *P. x fennica*. Негустой подлесок в них создают *Euonymus verrucosa* Scop., *Lonicera xylosteum*, *Corylus avellana* L.. В травяном ярусе господствуют *Carex pilosa* Scop. и *Aegopodium podagraria* L. (Марков, 1948; Растительность..., 1980).

Наиболее высокая облесенность в пределах лесной зоны Среднего Поволжья наблюдается там, где господствуют бедные почвы, развитые на песках. Это характерно для Марийской низменности. Здесь почти не осталось коренных, типичных для зоны темнохвойных лесов. Их за

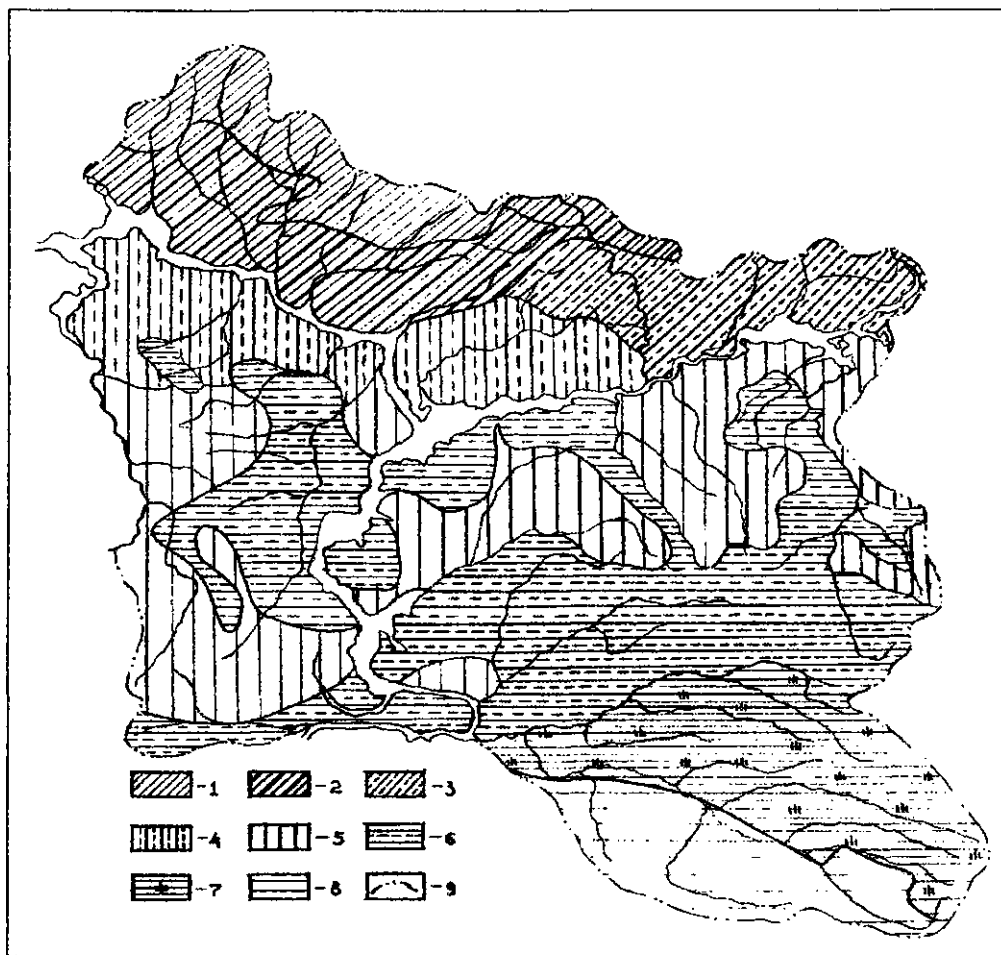


Рис. 5. Зональные типы растительного покрова Среднего Поволжья

(по: Растительность..., 1980, фрагмент рис. 2 в измененном масштабе).

- 1 - южно-таежные леса; 2 - сложные еловые леса; 3 - широколиственно-еловые леса; 4 - северные широколиственные (с небольшим участием ели) леса; 5 - южные (без ели) широколиственные леса; 6 - луговые степи; 7 - богаторазнотравно-ковыльные степи; 8 - разнотравно-ковыльные степи. 9 - границы Среднего Поволжья.

меняют сосновые и вторичные березовые и осиновые леса, покрывающие около 65 - 77 % данной территории (Чистяков, 1957). В западной ее половине, в бассейнах Ветлуги, Рутки, Б. Кундыша и, отчасти, Б. Кокшаги, располагаются сосновые леса южно-таежной группы, причем большая часть их заболочена. В восточной половине (бассейны Б. Кокшаги, М. Кокшаги, М. Кундыша и Юшута) господствуют сухие и заболоченные подтаежные сосновые леса (Грибова, 1984). К востоку от Марийской низменности сосновые леса распространены меньше. Здесь они не образуют крупных массивов и представлены главным образом подтаежными широколиственно-сосновыми лесами, характеризующимися смешанным составом флоры, образованной бореальными, неморальными и лесостепными видами (Растительность..., 1980).

Еще чаще, чем сосновые встречаются вторичные березовые и осиновые леса. В полосе южной тайги чаще всего развиваются зеленомошные осиново-березовые леса с наличием подлеска из *Tilia cordata*, *Acer platanoides*,

*Sorbus aucuparia* и с богатым травостоем. В подтаежной полосе, на месте широколиственно-хвойных лесов возникают мелколиственные леса со значительной примесью клена, дуба, липы и густым подлеском из лещины. В травяном покрове преобладают виды, характерные для широколиственных лесов и вместе с тем всюду встречаются растения еловых лесов (Исаченко, Лукичева, 1956). На месте сведенных липово-дубовых лесов возникают снытьевые березняки, снытьевые осино-березняки и снытьевые осинники, в подлесках которых обычно бывает представлена липа и кустарники, характерные для липово-дубовых лесов (Марков, 1948).

Если в Лесном Заволжье широколиственные леса занимают небольшую площадь и имеют вторичное происхождение, то на Приволжской возвышенности и в Лесостепном Заволжье это основной тип лесных насаждений. В северной части Приволжья в широколиственных лесах господствует дуб, образующий так называемые нагорные дубравы. В более южных его районах и к востоку от Волги

в верхнем древесном ярусе таких лесов усиливается роль липы. Здесь распространены дубово-липовые и липовые леса с участием *Acer platanoides* и *Ulmus glabra*. Среди липовых лесов бывают участки смешанного леса, в котором первый разреженный ярус образуют береза *Betula pendula* Roth, дуб, осина, а иногда и сосна *Pinus sylvestris* L., тогда как липа, клен, ильм входят во второй более сомкнутый ярус. Особенно хорошо развиваются липа и клен, их много в подросте. Подлесок в широколиственных лесах составляют *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea* L., *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Padus avium* Mill., *Rhamnus cathartica* L., *Frangula alnus* Mill., *Rosa majalis* Herzm. Травяной покров разнообразен и варьирует в зависимости от особенностей почв, увлажнения и условий освещения (Марков, 1948; Сочава, Семенова-Тян-Шанская, 1956). Березняки и осинники, замещающие сведенные дубово-липовые и липовые леса, в подлеске и в подросте обычно содержат липу. В их травяной покров, из-за большей освещенности, проникает много сухлуговых и степных трав. С продвижением на юго-восток, как в дубняках и липняках, так и в замещающих их мелколиственных лесах, появляются заросли степных кустарников (*Cerasus fruticosa* Pall., *Amygdalus nana* L., *Caragana frutex*, *Spiraea crenata* L.) (Марков, 1948).

Большую роль в лесостепных районах играют не только широколиственные, но и широколиственно-сосновые и сосновые леса. Здесь они характеризуются значительным участием в травяном покрове степных и лугово-степных растений, а в подлеске - степных и южно-боровых кустарников, чем отличаются от сосновых лесов лесной зоны. Наиболее крупные массивы остепненных и сложных боров с дубом и липой в подлеске характерны для восточного склона Приволжской возвышенности, Жигулевских гор и расположенного на крайнем юге изучаемой территории "Бузулукского бора" (Сукачев, 1931; Растительность..., 1980; Хиров, Моисеев, 1995).

Вторая составляющая растительного покрова лесостепи - остепненные луга, луговая степь и богаторазнотравно-ковыльная степь - в естественном виде на территории Среднего Поволжья почти не сохранилась. Остались лишь небольшие участки этой растительности в малодоступных для пахоты местах. Распространение остепненных лугов связано главным образом с северной частью Приволжской возвышенности и севером Закамья. Луговая степь характерна для центральной и южной частей Приволжья и для Заволжья от левобережья р. Б. Черемшан и верховьев р. Шешма и р. Ст. Зай до правобережья р. Сок (рис. 5).

Граница между остепненными лугами и луговыми степями, а также различия между ними не являются достаточно четкими. В целом первые отличаются большей мезофильностью - они ксеромезофильны, тогда как вторые мезоксерофильны. В травостое остепненных лугов преобладают коротко- и длиннокорневищные злаки:

*Bromopsis inermis* (Leyss) Holub, *Agrostis vinealis* Schreb., *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Festuca rubra* L., *Poa angustifolia* L., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Anthoxanthum odoratum* L., *Festuca pratensis* Huds. Очень обильно ксеромезофильное и мезофильное разнотравье (Марков, 1948; Растительность..., 1980). Для травостоя луговых степей, характеризующегося максимальной среди степной растительности видовой насыщенностью и большой густотой, свойственно господство плотнодерновинных степных злаков: *Festuca valesiaca* Gaud., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Stipa pennata* L., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski при участии рыхлодерновых и корневищных злаков; обильно очень разнообразное лугово-степное (Растительность..., 1980).

Богаторазнотравно-типчаково-ковыльные степи присущи южной части Бузульминско-Белебеевской возвышенности и восточной части Общего Сырта. На исследуемой территории они занимают пространство между р. Б. Кинель и р. Самара (рис. 5). Для этих степей характерно преобладание различных видов ковылей, а также *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Helictotrichon desertorum*. Богатое разнотравье представлено прежде всего бобовыми и сложноцветными, их дополняют многочисленные представители других семейств. Широко распространены здесь также заросли степных кустарников (Растительность..., 1980).

Безлесные районы Среднего Поволжья, расположенные в верховьях р. Самары и к югу от нее, были некогда заняты сейчас почти не сохранившейся разнотравно-типчаково-ковыльной степью, характеризующейся доминированием *Stipa zalesskii* Wilensky, *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. capillata* L., *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata* (Растительность..., 1980).

Азональные типы растительного покрова Среднего Поволжья представлены водной, болотной и пойменной растительностью. Первая из них является предметом настоящего исследования и будет подробно рассмотрена в специальном разделе работы. Здесь же дадим краткую характеристику двум последним.

Согласно схемы районирования болот Н. Я. Каца (1948, 1971), рассматриваемая территория относится к трем провинциям, границы которых совпадают с границами лесной, лесостепной и степной зон.

На севере территории располагается "Камско-Ветлужская провинция хвойных и хвойно-широколиственных лесов, эвтрофных и олиготрофных сфагновых болот" (Кац, 1971). Для этой провинции типичны сосново-сфагновые и в особенности сосново-кустарничково-сфагновые болота. В целом по провинции торфяники занимают 1 - 2 (3) % (Кац, 1971), но в пределах Марийской низменности заторфованность местами достигает 30 %, тогда как в бассейне р. Вятки и р. Камы она не превышает 2 % (Кац, 1948). На распространенных в провинции со-

сново-кустарничково-сфагновых болотах сосна имеет высоту 0,6 - 0,7 и выше и достигает высоты 5 - 10 м. В кустарничковом ярусе доминируют *Andromeda polifolia* L. и *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., реже *Ledum palustre* L.. Среди мхов преобладают *Sphagnum magellanicum* Brid. и *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens. На болотах более влажных, расположенных в глубоких котловинах, наряду с кустарничками большую роль играют пушицы (*Eriophorum vaginatum* L., *E. polystachion* L., *E. gracile* Koch), образуя сосново-кустарничково-пушице-сфагновые сообщества, а также осоки (*Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. rostrata* Stokes и др.), формируя переходные болота с участием пушицы или без нее. На них, помимо сосны, в сложении древесного яруса участвует *Betula pubescens* Ehrh. Кроме этого нередко можно встретить небольшие площади кустарничково-пушице-сфагновых и кустарничково-осоково-сфагновых болот и тех же болот, но без кустарничкового яруса. Достаточно распространены мезотрофные и эвтрофные лесные березово-сосновые, березовые и словые осоково-разнотравные болота со сфагновыми и зелеными мхами, а также черноольховые болота. Присутствуют здесь и низинные осоковые, гипново-осоковые и тростниково-осоковые болота, обычно связанные с зарастающими старицами и карстовыми провалами (Баранов, Ослопрививаев, 1938; Кац, 1948; Растительность..., 1980).

К югу от рассмотренной располагается "Средне-волжско-Закамская провинция лесостепи, тростниковых и крупноосоковых болот" (Кац, 1971), занимающая Приволжскую возвышенность, низменное и высокое Заволжье. Заторфованность этих территорий соответственно равна 0,25, 0,7 и 0,4 %. На Приволжской возвышенности торфяники преимущественно пойменные и балочные, в Заволжье - притеррасные и старичные, но изредка встречаются и на водоразделах, где связаны с котловинами и карстовыми воронками. Преобладают, как и всюду в лесостепи, тростниковые и крупноосоковые болота. Реже встречаются черноольшаники, заболоченные березняки и ивняки. Изредка можно встретить переходные болота с сосной, пушицей, андромедой и сфагнумами (Кац, 1971). На Приволжской возвышенности на долю последних приходится около 12 % заболоченных площадей. При этом наиболее крупные сфагновые ценозы связаны со сплавиными озерами, расположенными в суффозионных котловинах на водораздельных возвышенностях с высотой 200-300 м над уровнем моря (Благовещенский, Благовещенская, 1978; Благовещенский, 1992). Крупный осоково-тростниково-сфагновый с ивами торфяной массив (болото Кулигаши) есть в долине р. Камы (Баранов, 1948, 1957). Сейчас он частично затоплен водами Нижнекамского водохранилища.

Крайний юг и юго-восток Среднего Поволжья лежит в пределах "Провинции южных степей и пустынь Европейской части СССР с тростниковыми и солеными

болотами" (Кац, 1971). Торфообразование здесь происходит лишь в малых размерах и связано с речными поймами и заболачивающимися озерами, где развиваются высоко-травные (чаще всего тростниковые) болота. Более характерны для этой территории эфемерные болота, формирующиеся в западинах степных водоразделов. Во влажные годы в них преобладает лугово-болотная, прибрежно-водная или мокро-солончаковая растительность, которая в сухие годы сменяется лугово-степными ценозами (Кац, 1948).

Для пойменной растительности характерны неоднородность и динамичность, вызванные эрозивно-аккумуляционной деятельностью рек. В нестабильных условиях среды развиваются быстро сменяющиеся во времени и пространстве сообщества, которые должны быть отнесены к категории серийных. Поэтому для общей характеристики растительного покрова пойм обширных территорий ее нагляднее всего представлять в виде рядов серийных сообществ (Сочава, 1962).

Для так называемых неморальных пойм, к которым относятся поймы рек Лесного Заволжья, характерен следующий ряд сменяющих друг друга в пространстве (по элементам поймы) и во времени сообществ: ивняки (*Salix acutifolia* Willd., *S. triandra* L., *S. viminalis* L.) → дубовые (*Quercus robur*) леса → черноольховые (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) леса. Заросли ив располагаются в притеррасной части поймы и в межривных понижениях ее центральной части; здесь же присутствует вяз (*Ulmus laevis*), а также развиваются дубовые леса с травяным покровом из *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Urtica dioica* L., *Equisetum pratense* Ehrh. и др. На возвышенных участках поймы доминируют дубовые леса с примесью *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, *Acer platanoides*. В их подлеске обычны *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Euonymus verrucosa*. В травяном ярусе преобладает *Convallaria majalis* L., который дополняют *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Melica nutans* L., *Aristolochia clematitis* L. и многие другие лесные и луговые травы (Растительность..., 1980).

Вторичная растительность неморальных пойм представлена лугами. На высоких элементах поймы - это преимущественно красноовсянничевые луга, в сложении которых, кроме *Festuca rubra*, большое участие принимают *Poa pratensis*, *Festuca ovina* L., *Trifolium pratense* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Achillea millefolium* L. s. l., виды рода *Alchemilla* L. и многие др. На наиболее сухих участках в травостое лугов появляются *Poa angustifolia*, *Galium verum* L., *Medicago falcata* L., *Amoria montana* (L.) Sojak, *Filipendula vulgaris* (L.) Maxim., *Festuca valesiaca*; изредка встречаются остепненные луга с преобладанием *Agrostis vinealis* или *Poa angustifolia*, сообщества со значительным участием *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., луга с большим участием или преобладанием *Festuca valesiaca*.

На средних уровнях поймы широко распространены лисохвостные (доминирует *Alopecurus pratensis* L.), бело-

полевицевые (*Agrostis gigantea* Roth) луга и луга с доминированием обоих этих видов; встречаются луга с доминированием *Festuca pratensis* и с *Bromopsis inermis*. На склонах грив и в межгрядных понижениях обычны болотномятликовые (*Poa palustris* L.) и двукосточниковые (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch.) луга. На низких уровнях поймы господствуют остроосочники (*Carex acuta* L.). На низком и среднем уровнях притеррасной части поймы часто встречаются щучковые сообщества (*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.) (Марков, 1956; Тутанасев, 1968; Растительность..., 1980).

Неморальными являются и поймы наиболее облепленной части лесостепной полосы Среднего Поволжья (поймы рек Приволжской возвышенности и северной части лесостепного Закамья), но здесь ряд сменяемых друг друга сообществ более сложный: ивняки (*Salix acutifolia*, *S. triandra*, *S. viminalis*) → ветловые (*S. alba* L.) леса → осокоревые (*Populus nigra* L.) леса → вязовые (*Ulmus laevis*) леса → дубовые (*Quercus robur*) леса → черноольховые (*Alnus glutinosa*) леса, т. е. появляются дополнительные элементы в виде ветловых, тополевых и вязовых лесов. Первые из них распространены на низких гривах прирусловой части поймы и в межгрядных понижениях по берегам стариц и озер. Чаще всего это чистые насаждения, либо насаждения с примесью вяза. В подлеске редкие *Salix viminalis* и *S. triandra*. В травяном покрове доминируют *Agrostis stolonifera* L. и *Phalaroides arundinacea*, нередко *Urtica dioica*, *Lythrum salicaria* L., *Bromopsis inermis*. Вторые занимают вершины и склоны песчаных прирусловых грив. В их слабо развитом подлеске встречаются типичные для прируслового вала виды ив, *Rosa majalis*, *Frangula alnus*, *Ribes nigrum* L. В травяном ярусе доминируют *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*. Разнотравье многовидовое, но малообильное. Третьи располагаются на вершинах плоских грив, на их склонах и в неглубоких понижениях переходной зоны между прирусловой и центральной частями поймы. Помимо вяза, в древесном ярусе встречаются одиночные старые осокори. В подлеске немало *Rosa majalis* и *Frangula alnus*, в травяном покрове доминирует *Bromopsis inermis*, обильно разнотравье (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Urtica dioica*, *Rubus caesius* L., *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin, *Filipendula ulmaria*); изредка встречаются снытьево-страусниковые вязовники (Марков, Фирсова, 1955; Миркин, 1971; Растительность..., 1980).

В притеррасных черноольховниках постоянно присутствует *Ulmus laevis*, в подлеске много *Padus avium*, *Viburnum opulus* L., *Rubus idaeus* L., *Ribes nigrum*, *Frangula alnus*, в травяном покрове господствует влаголюбивое крупнотравье. Наиболее низкие участки занимают чистые черноольховые леса с *Carex cespitosa* L. (Марков, Фирсова, 1955; Растительность..., 1980). Для дубовых лесов, располагающихся на высоких участках центральной и

притеррасной частей поймы, характерно постоянное присутствие в древостое вяза и липы. В подлеске обычны *Padus avium*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*, *Rosa majalis*. В травяном покрове много *Convallaria majalis*, *Rubus caesius* L., *Heracleum sibiricum* L., *Glechoma hederacea* L., *Lysimachia nummularia* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Galium physocarpum* Ledeb., *Carex praecox* Schreb. Кроме таких ландышевых дубрав, широко распространены травяные дубравы с преобладанием *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Rubus caesius*, либо с доминированием папоротников *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (Шенников, 1930; Марков, Фирсова, 1955; Растительность..., 1980).

Луга высоких уровней пойм лесостепных рек остепнены. Наиболее распространены типчаковые (доминирует *Festuca valesiaca*) луга с *Koeleria delavignei*, *Agrostis vinealis*, *Poa angustifolia* и большим количеством видов разнотравья. Нередки также луга с господством *Poa angustifolia* и повышенным участием степных элементов; иногда разнотравье господствует над злаками. На ровных сниженных гривах формируются разнотравно-злаковые (на основе *Festuca rubra* и *Poa pratensis*) и разнотравно-крупнотравяные (с доминированием *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Agrostis gigantea*) мезофитные сообщества. Луга средних уровней обычно разнотравно-крупнотравяные с доминированием *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense* L., *Agrostis gigantea*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*; в прирусловой части поймы в них значительна также примесь *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. Для этих лугов характерно высокое обилие бобовых и крупного разнотравья. Луга низких уровней обычно представлены остроосокковыми, двукосточниковыми и крупнотравно-осокковыми лугами (Шенников, 1930; Марков, 1955; Растительность..., 1980).

Реки степного и лесостепного Поволжья к югу от р. Б. Черемшан имеют субаридные поймы. Для них характерен следующий эколого-динамический ряд сообществ: ивняки (*Salix triandra*, *S. viminalis*) → осокоревые и ветлово-осокоревые (*Salix alba*, *Populus nigra*) леса → вязово-дубовые (*Quercus robur*, *Ulmus laevis*, *Tilia cordata*) леса в сочетании с луговыми разнотравно-типчаковыми (*Festuca valesiaca*) степями → березово-черноольховые (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*) леса. В поймах рек южной части лесостепи и в степных районах леса выражены слабо. Центральная часть пойм занята галофитными степными сообществами, сочетающимися с зарослями степных кустарников (Тимофеев, 1971 а, б; Растительность..., 1980). Для вторичной растительности высоких уровней прирусловых частей пойм свойственны луга со значительным участием *Carex praecox*, которой сопутствуют в зависимости от условий либо *Alopecurus pratensis*, либо *Bromopsis inermis*, либо *Poa angustifolia*. В центральных частях пойм распространены луга из *Poa angustifolia* со степными видами трав (*Festuca valesiaca*, *Koeleria*

*delavignei*, *Filipendula vulgaris* Moench, *Amoria montana* и др.). На лугах среднего уровня доминирует *Bromopsis inermis*, содоминантами которого выступают *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Carex praecox*. Распространены также пырейные луга с участием степных видов трав. Луга низкого уровня представлены осоковыми (*Carex acuta*, *C. riparia* Curt., *C. cespitosa*), ситняговыми (*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.) и полевищевыми (*Agrostis stolonifera*) сообществами; для засоленных участков характерны бескильничевые (*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.) луга и сообщества с преобладанием *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (Новопокровский, 1931; Сидорук, 1941; Миркин, 1968 а, 1971; Тимофеев, 1971а; Растительность..., 1980).

## 2.6. Природное районирование Среднего Поволжья

Территория Среднего Поволжья подразделялась на районы неоднократно. Районирование носило как комплексный физико-географический, так и частный характер, т. е. было геоморфологическим, климатическим, гидрологическим, гидрохимическим, биогеохимическим, почвенным, геоботаническим, флористическим, сельскохозяйственным, охотоведческим и т. д. (Кузнецов, 1928; Марков, 1948; Мильков, 1953, 1956; Петров, 1956; Материалы ..., 1959; Солнцев, 1960; Ступишин, 1960; Физико-географическое ..., 1964; Зарипов, 1965; Колобов, 1968; Корбутяк, 1968; Воронков, 1970; Сусликов, Семенов, 1981; Папченков, 1982, 1985а, 1991б; Абрамов, 1984; Почвы Чувашии ..., 1987; Геоботаническое ..., 1989; Папченков, Дмитриев, 1993; Плаксина, 1994 и др.).

Наиболее детальным было районирование А. В. Ступишина и коллектива авторов под его руководством (Ступишин, 1960; Физико-географическое..., 1964), согласно которого в пределах Горьковской, Кировской, Ульяновской, Самарской областей, Марийской, Чувашской и Татарской республик было выделено 73 физико-географических района, из них 40 приходится на исследуемую мною территорию. Такая детализация безусловно хороша сама по себе, так как выявляет все территориальные особенности региона, но использовать это множество небольших районов на практике крайне сложно. На мой взгляд гораздо более приемлемыми в практическом отношении и одновременно не теряющими естественности будут районы, выделенные на основе использования бассейнового принципа в сочетании с комплексной оценкой природных условий в пределах выделяемой в качестве района территории. При этом от бассейнового принципа проведения границ необходимо отходить всякий раз, когда он не позволяет выделить достаточно однородную по физико-географическим параметрам территорию, когда "заставляет не замечать" очевидных природных рубежей, т. е. бассейновый принцип должен быть доминирующим но не безусловным.

При таком подходе, на исследуемой территории выделяется 16 природных районов (рис. 6). Они по сути своей физико-географические, поэтому могут быть увязаны с ландшафтными (физико-географическими) провинциями и зонами Ф.Н. Милькова (1953) и А.В. Ступишина (1960) и использована система названий последнего. В пределах крупных водохранилищ границы районов проводятся по центральной части их акваторий

Для описания районов используются те же материалы и литературные источники, что и при характеристике природных условий всей территории, поэтому ссылки на авторов цитируемых работ в данном разделе будут делаться лишь в случае использования каких-то новых сведений.

### Лесная зона

#### Лесная провинция Низменного Заволжья

1. Верхне-Кокшагский природный район. Западная, северная и восточная границы района совпадают с границей Среднего Поволжья на этом участке и проходят у истоков Рутки, Б. Кокшаги, М. Кокшаги и их притоков (Б. Кундыш, Б. и М. Ошла). Южная же граница пересекает бассейн р. Рутки в верхней его трети, бассейн р. Б. Кокшаги - примерно посередине и бассейн М. Кокшаги - в нижней трети (несколько выше впадения р. М. Кундыш). Разделение этих бассейнов на два района обусловлено прежде всего тем, что по этой линии проходит граница древних отложений Волги. Данный пограничный раздел очень хорошо прослеживается, например, на характере изменений русла р. Б. Кокшаги. До этого рубежа Б. Кокшага - это классическая средняя река с широким руслом, протяженными и глубокими плесами, короткими перекатами. А здесь, как бы наталкиваясь на преграду, русло сужается с 45 - 50 м до 20 - 25 м и река превращается в стремительный поток, в почти сплошной перекат с глубиной в 1,5 - 2 м. Только километров через 30 вновь начинают появляться спокойные плесы, которые, однако, до самого устья так и продолжают уступать в общей протяженности многочисленным и долгим перекатам. Все это говорит о том, что выше этой линии раздела речные долины сформировались давно (по мнению Милькова, 1953, их разработка началась еще в ледниковый период), а ниже - относительно недавно.

Поверхность района представляет собой равнину с господствующими абсолютными высотами 140 - 150 м и отдельными холмами ("путами") до 176 м. Сложена она пестроцветными глинами, песками, песчаниками, мергелями и известняками татарского яруса верхнего отдела пермской системы, перекрытыми с поверхности четвертичными делювиальными суглинками. Расчленена всеюм небольшими речек, формирующих основные водотоки района и питаемых многочисленными источниками из водоносных горизонтов татарских пород. Местный эрозионный врез до 30 м и более. Густота речной сети в пределах

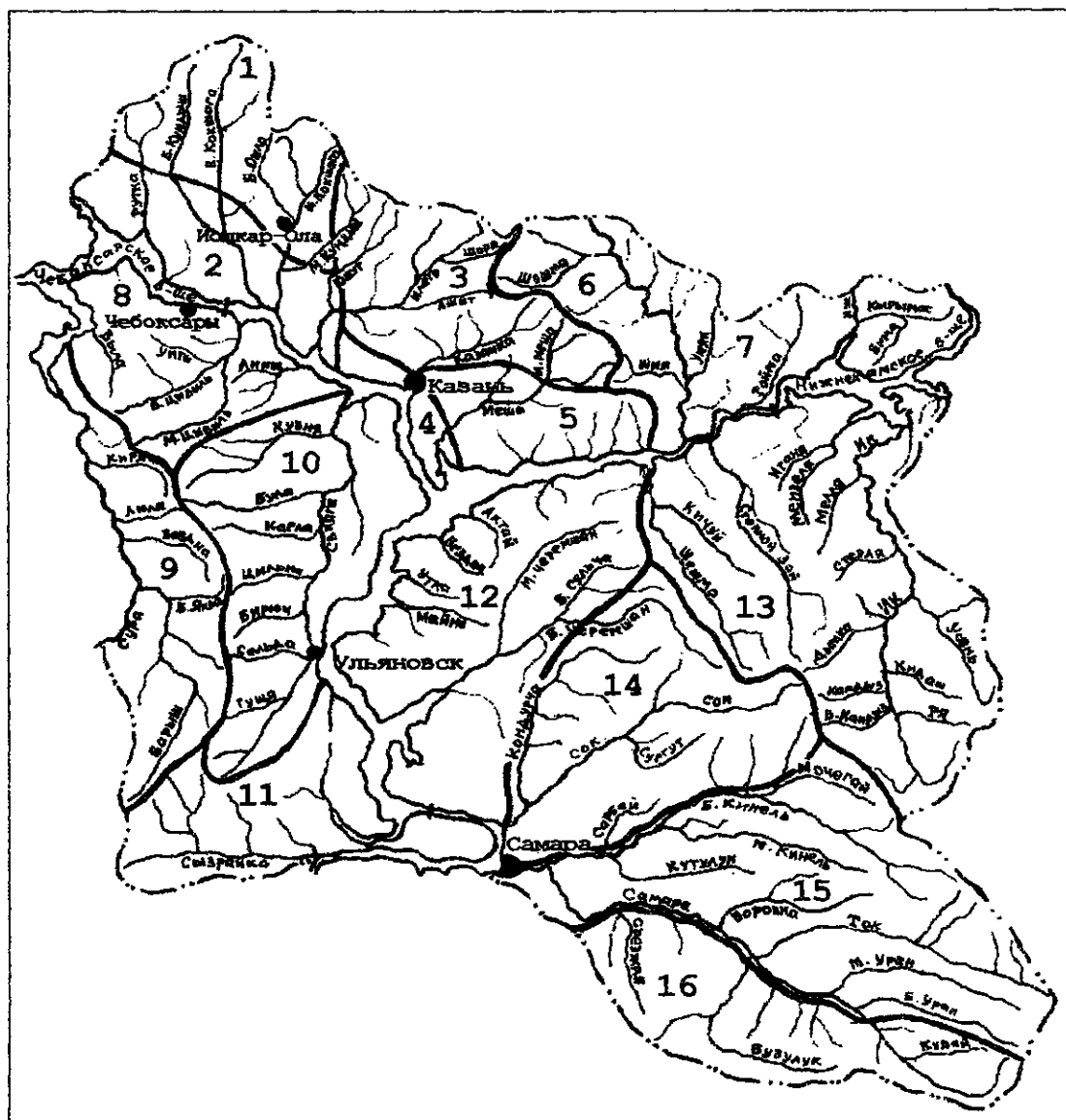


Рис. 6. Природное районирование территории Среднего Поволжья.

Природные районы: 1 - Верхне-Кокшагский, 2 - Нижне-Кокшагский, 3 - Казанский, 4 - Террасно-Волжский, 5 - Прикамский, 6 - Вятский, 7 - Вятско-Камский, 8 - Цивильский, 9 - Присурский, 10 - Свяжский, 11 - Усинско-Сызранский, 12 - Черемшанский, 13 - Шешминско-Икский, 14 - Сокский, 15 - Кинельско-Самарский, 16 - Бузулукско-Самарский.

0,42 - 0,46 км/км<sup>2</sup>. Озерность равнины незначительна и представлена небольшим числом донных озер суффозионного происхождения и карстовых озер. Заболоченность водораздельных пространств из-за хорошей дренированности территории почти не выражена, но высока заболоченность речных долин. Широкие долины рек хорошо сформированы, имеют развитую пойму и надпойменные террасы. Ширина речных русел местами достигает 50-70 м (р. Б. Кокшага). Протяженные плесы имеют глубину до 5-7 м и скорость течения до 0,2 м/сек; глубина коротких перекатных участков 20-70 см, скорость течения на них от 0,2 до 0,5 м/сек. Для русел небольших рек характерны ямовидные расширения. Грунты дна рек песчаные, песчано-илистые, илистые, песчано-гравийные. Прозрачность воды от 0,6 до 2 м, она обычно имеет низкую цветность, общую жесткость порядка 2,8-4,8 мг-экв., ми-

нерализацию 300-600 мг/л, по составу ионов относится к гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевому типу.

Для климата района характерен несколько пониженный уровень осадков - 450 - 500 мм в год, тогда как на окружающих район территориях годовая норма осадков 500 - 600 мм. Гидротермический коэффициент несколько больше 1. Почвы района дерново-подзолистые, в речных долинах - болотные. Территория района имеет высокий уровень хозяйственной освоенности. Лишь в верховьях Б. Кокшаги сохранились небольшие массивы южно-таежных еловых и пихтово-еловых лесов, большая же часть района занята сельскохозяйственными землями и, отчасти, вторичными березовыми и еловыми лесами. Распаханность почв достигает 70-80 %.

2. Нижне-Кокшагский природный район. Северная граница района описана выше, западная - совпадает с гра-

нищей Среднего Поволжья, восточная - с границей провинции, южная - охватывает левобережные мелководья Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ. По рельефу район является древней поверхностью выравнивания низменного левобережья Волги с абсолютными высотами 80 - 140 м. Максимальные высоты связаны с Липшинской возвышенностью (144,7 м абс. высоты), расположенной на междуречье нижнего течения р. Б. Кокшаги и Волги. Поверхность аккумулятивной низменной равнины имеет донно-бугристый рельеф, сформированный под влиянием эоловых процессов в послеледниковое время. Рельефообразующими породами являются древнеаллювиальные и флювиогляциальные рыхлые, слоистые, нецементированные пески, и супеси большой мощности, залегающие на размытой неровной поверхности коренных пород пермского возраста. Пески и глины, являясь хорошими аккумуляторами влаги, способствуют высокому уровню стояния грунтовых вод и заболачиванию. Для междуречий района типична высокая степень заболоченности и наличие большого числа разнообразных озер. Особенно сильно заболочена нижняя часть междуречья р. Рутки и р. Б. Кокшаги. Реки слабо врезаны, их долины плохо разработаны и часто трудно бывает понять, где кончается склон долины и начинается водораздел. Речные русла сильно меандрируют, для них свойственны протяженные мелководные песчаные перекаты. Густота речной сети здесь несколько ниже, чем в предыдущем районе и равна 0,37 - 0,42 км/км<sup>2</sup>.

Сельскохозяйственная освоенность района всего 10 - 15 %. В почвенном покрове доминируют дерново-подзолистые почвы, много (особенно в бассейне р. Рутки) болотных торфяно-подзолисто-глеевых почв. В бассейне р. Б. Кокшаги распространены дерново-слабоподзолистые и дерново-среднеподзолистые песчаные почвы. В растительном покрове господствуют сосновые южно-таежные и сосновые сухотравные подтаежные леса, а также вторичные березовые и осиновые на месте сосновых. На юге района обычны сфагновые и осоково-сфагновые болота с типичной болотной растительностью.

Лесная провинция Вятско-Камской возвышенности

3. Казанский природный район. Западная граница идет по окончаниям отрогов Вятских увалов и совпадает с границей провинции, северная и восточная - по водоразделу между притоками бассейна Волги и бассейна Вятки, южная - охватывает верховья р. Меши, пересекает долину этой реки ниже впадения р. М. Меши, выходит на водораздел между бассейнами Казанки и Меши и идет по нему до границы следующего района. Таким образом, в Казанский район входят верхняя и средняя части бассейна р. Илети, почти весь (кроме приустьевой части) бассейн р. Казанки и верхняя часть бассейна р. Меши.

В геоморфологическом отношении район не однороден. Наиболее высокая его часть приближена к западной границе и представлена южной оконечностью Вятско-

го увала с преобладающими абс. высотами более 200 м и максимальной высотой 276 м над уровнем моря. К западу от увала идут его отроги с высотами 70 - 120 м, к востоку располагается возвышенное, сильно изрезанное речными долинами, оврагами и балками слабоволнистое водораздельное плато с абс. высотами 170 - 190 м. На увале и его западном склоне сильно развиты карстовые процессы, связанные с выщелачиванием карбонатно-сульфатных пород высокоподнятых верхнепермских отложений.

На покровных суглинках и супесях развиты дерново-слабо- и среднеподзолистые почвы. Сельскохозяйственная освоенность района 10-15 % на западных отрогах Вятского увала, 40-50 % - в бассейне р. Казанки и 60 - 70 % - в бассейне р. Меши. В естественном растительном покрове Вятского увала и на его склонах доминируют еловые и липово-еловые леса, на возвышенной водораздельной равнине - леса елово-пихтовые с дубом и липой.

Климат района характеризуется неравномерным количеством осадков в разных его частях, которое варьирует в пределах 403 - 509 мм в год. Гидротермический коэффициент в теплое время года (апрель - октябрь) равен 1,3 - 1,4, но в период с мая по июль он имеет величину 0,65 - 0,7 (бассейн р. Казанки и р. Меши), что говорит о недостатке влаги в этот период. Речная сеть развита достаточно хорошо: ее густота равна 0,34 - 0,41 км/км<sup>2</sup>. Глубина вреза сформированных асимметричных долин средних рек большей частью равна 70 - 90 м (от 40 - 45 м в низовьях р. Казанки до 130 м в верховьях р. Илети). Глубина вреза малых рек 30 - 35 м. Ширина речных русел до 45 - 55 м, глубина на плесах 1,5 - 3,6 м, на перекатах - 0,4 - 1,0 м. Скорости течения соответственно 0,1 - 0,2 и 0,4 - 1,0 м/сек. Грунты дна песчаные, иногда глинистые, на плесах заиленные. Прозрачность воды рек бассейна р. Илети до 1,5 и более м, в бассейне же р. Казанки и р. Меши, где развиты эрозионные процессы и плоскостной смыв, она обычно не превышает 1 м. Речные воды преимущественно гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевого типа с общей жесткостью 4,8 - 8,0 мг-экв. и минерализацией 470 - 550 мг/л (метами до 1000 мг/л). Озерность района не высока и связана главным образом с речными долинами. В связи со слабой обводненностью водораздельных пространств, в бассейнах Казанки и Меши построено довольно много прудов, регулирующих сток ручьев и небольших речек, задерживающих талые воды по оврагам и балкам.

4. Террасно-Волжский природный район. Небольшой, но очень своеобразный район, узкой полосой тянувшийся вдоль побережья Куйбышевского водохранилища от административной границы между Марий Эл и Татарстаном до берега Волжско-Камского плеса этого водохранилища между его заливом по р. Меше и устьем речки Брысы. Кроме приустьевых участков р. Казанки и р. Меши здесь всего шесть водотоков: р. Сумка - приток Волги, впадающий сейчас в водохранилище у западной границы

района, 4 небольших притока р. Казанки и один - р. Меши. Все эти водотоки в той или иной мере пересыхающие или пропадающие и вновь появляющиеся (последнее наблюдается в низовьях р. Сумки). Для района характерно также наличие так называемых "сухих речек", становящихся водотоками лишь весной и после ливней. Другой гидрологической особенностью района является многочисленность карстовых и суффозионно-карстовых озер.

Территория района в геоморфологическом отношении - это 2-я и 3-я надпойменные волжские террасы, сложенные аллювием и флювиогляциальными отложениями и расположенные на высоте 60-80 и 120 м над уровнем моря. Почвы средне- и слабоподзолистые на песчаном и легкосуглинистом субстрате. Сельскохозяйственная освоенность территории 40 - 50 % на севере района и более 70 % - к югу от г. Казани. Нераспаханные территории заняты сосновыми борами, дубравами и березово-широколиственными лесами. В западинах и карстовых провалах встречаются верховые и переходные сфагновые болота. По климатическим показателям район подобен предыдущему.

5. Прикамский природный район. Его границы охватывают бассейн р. Меши ниже впадения М. Меши и бассейны притоков Камы между устьем р. Вятки и устьем р. Меши (реки: Омарка, Кривой Ключ, Берсут, Суша, Бетька, Ошняк, Брысса и несколько речек и ручьев без названия). Густота речной сети 0,34 - 0,47 км/км<sup>2</sup>. Озерность низкая, связанная главным образом с долиной р. Меши. На притоках этой реки немало прудов. По рельефу район представляет собой расчлененную долинами рек равнину. На водоразделе левых притоков Меши и рек, впадающих в Каму, абс. отметки высот достигают 180 - 190 м, на большей же части района они лежат в пределах 130 - 150 м, а у Камы - варьируют в пределах 70 - 150 м, переходя в крутой склон камской долины высокими кручами, осложненными эрозионно-оползевыми явлениями.

Водоразделы в бассейне Меши сложены красочными отложениями татарского яруса: глинистыми известняками, известковистыми доломитами, глинами, мергелями, реже известняками и песчаниками с прослоями гипса. В бассейнах притоков Камы породы татарского и казанского ярусов перекрыты четвертичными отложениями - делювиальными суглинками различной мощности. В северной части района на карбонатном суглинистом элювии сформировались слабоподзолистые, преимущественно светло-серые почвы с дубравами. В долине р. Меши на песчаном аллювии господствуют сосновые леса. На слабоподзолистых серых и коричнево-серых тяжелосуглинистых и глинистых почвах пологой равнины, рассекаемой малыми притоками Камы, распространены сосново-дубовые леса. Сельскохозяйственная освоенность района 50 - 70 %. За год здесь выпадает 460 - 475 мм осадков. Гидротермический коэффициент 1,2 - 1,3, в мае - июле - 0,65.

6. Вятский природный район. В него входят бассей-

ны правобережных притоков р. Вятки рек: Гоньбинка, Илемаска, Шошма, Бурсец, Ошторма, Шия. Кумызанка, Ошма и ряда небольших речек и ручьев. По характеру рельефа район представляет собой возвышенное пермское плато с абс. высотами 170 - 190 м, сильно изрезанное гидрографической сетью, густота которой местами достигает 0,75 - 0,90 км/км<sup>2</sup>. Водораздельные пространства сложены пестроцветными песчано-мергелистыми породами татарского яруса, перекрытыми покровными элювиально-делювиальными суглинками четвертичного возраста. В связи с асимметричным строением Волго-Вятского водораздела впадающие в Вятку реки короткие, но глубоко врезаемые, с хорошо разработанными асимметричными долинами, склоны которых изрезаны овражно-балочной сетью. Озерность территории крайне низкая. Среднегодовое количество осадков, выпадающих здесь 420 мм. Почвы отличаются большим разнообразием, но преобладают серые, темно-серые, коричнево-серые и светло-серые лесные почвы. На высоких водораздельных поверхностях и склонах долин расположены еловые, липово-еловые, березово-осиновые леса, дубравы, у Камы встречаются чистые сосновые боры. Несмотря на большую эрозионную расчлененность, сельскохозяйственная освоенность района достигает 70 %.

7. Вятско-Камский природный район. Южная его граница охватывает правобережные мелководья Нижнекамского водохранилища, западная - идет по правобережью р. Вятки, северная - включает в территорию района левобережные притоки низовьев Вятки начиная с р. Шабанки, бассейн р. Тоймы, низовья р. Иж с его левым притоком р. Кырыкмас и выходит к Каме ниже устья р. Сарапулка. Поверхность района - это расчлененная равнина, ступенчато поднимающаяся от Вятки и Камы, поймы которых лежат на высоте 58 - 63 м, до 200 - 220 м на водоразделах. Речные долины врезаются на глубину до 130 - 150 м. Район со сложной тектоникой (его пересекает или частично захватывает целый ряд пермских структур), сложным геологическим строением и разнообразной литологией. Известняки сакмарского яруса нижней перми, песчаники уфимской свиты, нижнеказанские песчано-глинистые и верхнеказанские пестроцветные отложения, песчаники татарского яруса с прослоями доломитовых мергелей, глины и доломитов, разнообразные аллювиальные третичные отложения перекрыты четвертичными суглинками значительной мощности. В его недрах имеются большие запасы нефти.

Также не однороден и почвенный покров. На выровненных водоразделах и пологих склонах распространены светло-серые лесостепные почвы развитые на элювиальных и лессовидных перигляциальных и делювиальных суглинках с выщелоченными карбонатами. На склонах водоразделов и склонах долины Камы распространены коричнево-серые и дерново-карбонатные почвы. К востоку от долины р. Иж на элювии верхнеказанских и татарских отложений, а также на отложениях высокой вятской тер-

расы развиты почвы дерново-слабо- и среднеподзолистые. Естественная растительность представлена словопихтовыми, смешанными и сосновыми лесами, лугами пойм и склонов. Распаханность территории 60 - 80 %. Среднегодовое количество осадков 362 - 453 мм. Гидротермический коэффициент 1,2, в мае-июне - 0,6. Весенние процессы здесь начинаются позже, чем в других частях Среднего Поволжья. Густота речной сети 0,40 - 0,60 км/км<sup>2</sup>. Озерность не высока и связана главным образом с поймой р. Вятки.

#### Лесостепная зона

Лесостепная провинция Приволжской возвышенности

8. Цивильский природный район. Северо-западная и северная граница охватывает мелководья правобережий Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ, юго-восточная, южная и юго-западная - бассейны рр. Аниш, Б. и М. Цивили и Выла. Это северная окраина Приволжской возвышенности со средними абс. высотами 160 - 180 м и максимальными высотами 215 - 227 м. Поверхность района представляет собой всхолмленную возвышенную равнину, круто обрывающуюся у долины Волги на севере. Для нее характерно чередование невысоких плоских асимметричных водоразделов и глубоко (от 60 м в центре до 100 - 150 м по окраинам) врезанных асимметричных долин. Рельефообразующими породами здесь являются породы пермской и юрской систем, перекрытые чехлом четвертичных отложений. На водоразделах северной и восточной частей района наиболее распространены розово-красные глины, пестроцветные мергеля, доломиты и известняки татарского яруса, а в долинах - известняки и доломиты казанского яруса нижней перми. Для западной и южной частей - характерны серые и темно-серые юрские песчано-глинистые отложения.

Району присуща очень густая (2 км/км<sup>2</sup>) речная и овражно-балочная сеть. Именно здесь встречаются притоки 9-го порядка. Реки, протекая в узких, глубоко врезанных долинах, имеют небольшую, обычно до 1 - 1,5 м, глубину и ширину от 1 до 15 м. В межень многие из них становятся очень мелководными. Скорость течения на перекатах не более 1 м/сек. Прозрачность речных вод из-за интенсивной эрозии склонов долин обычно не более 1 м. На реках, оврагах и балках очень много постоянных и временных прудов и небольших запруд. В районе немало пойменных озер (особенно по р. Б. Цивиль), на водоразделах нередко карстовые озера.

Годовое количество осадков колеблется от 410 до 480 мм. Более половины их выпадает в теплый период; часто в виде ливней, усиливающих процессы эрозии. Преобладающими почвами на севере района являются светло-серые и серые дерново-подзолистые. В центральной и южной части - различные разновидности серых лесных почв. В междуречье Б. и М. Цивилей расположен массив сильно и средне выщелоченных черноземов. По механиче-

скому составу почвы тяжелосуглинистые и глинистые. Растительность лесостепная. Леса, а это главным образом дубравы, занимают около 10 - 11 % территории. Распаханность достигает 70 %. Травянистая растительность занимает поймы, лога и неудобные для пахоты склоны.

9. Присурский природный район. В него входят низовья р. Суры с верхней частью Сурского залива Чебоксарского водохранилища и бассейны правых сурских притоков рек: Барыш, Кувалда, Бездна, Люля, Кармалка, Киря, Алгашка, Мыслец, Куматка, Уревка, Хондор, Черная, Кислая. Восточная граница района проходит вершинам Цивильско-Сурского, Свияжско-Сурского и Барышско-Сызранского водоразделов, максимальные высоты которых лежат в пределах 240 - 270 м на севере и до 350 м на юге. Поверхность района - это расчлененная многочисленными реками и речками на ряд мелких водоразделов холмистая равнина со средними абс. высотами 140 - 240 м, переходящая на юге в высокое плато с высотами 280 - 330 м и имеющая общий наклон с юга на север и с востока на запад. Наиболее возвышенные участки сложены песками, песчаниками, опоками, трепелами и доломитами палеогена. Основная часть территории - отложениями меловой системы, а северная ее оконечность и долина Суры до устья р. Бездны - юрскими песчано-глинистыми отложениями. Покровные четвертичные толщи, довольно мощные в северной части района, постепенно истончаются к верховьям Барыша. Глубина вреза рек от их низовьев к верховьям повышается с 25 - 60 м до 110 - 170 м. Густота речной сети по отдельным бассейнам варьирует в широких пределах (0,17 - 0,79 км/км<sup>2</sup>) и в среднем равна 0,42 км/км<sup>2</sup>. Озерность связана главным образом с поймами Суры и Барыша. Но нередки озера и на облесенных водоразделах. В северной половине территории много прудов. В присурских лесах встречаются болота.

Годовая сумма осадков 470 - 500 мм. Гидротермический коэффициент 1,1 - 1,2. Почвы дерново-слабоподзолистые в северной половине района и серые и темно-серые лесные - в южной; развиты они на песках и супесях. Характерна высокая облесенность (от 34 - 47 % на севере и на юге до 65 % в центре). Лесная растительность представлена широколиственно-сосновыми, сосновыми и вторичными березово-осиновыми насаждениями. Распаханность невелика - от 5 - 20 % в центре до 38 % в бассейне р. Барыш.

10. Свияжский природный район. В его границы целиком входит бассейн р. Свияги и Свияжско-Волжский водораздел до г. Ульяновска (рис. 6). Примерно 2/3 поверхности района занимает пологий восточный склон Свияжско-Сурского водораздела, расчлененный на более мелкие водоразделы левыми притоками Свияги рр. Кубней, Булой, Карлой, Цильной, Бирючем, Сельдой, Гушей и др. Средние абс. высоты этой поверхности 140 - 180 м на севере и 180 - 240 м на юге. Максимальные высоты, связанные с останцами верхнего эрозионного плато, меняют-

ся соответственно с 220 - 230 м до 280 - 320 м. Средние высоты узкого Свияжско-Волжского водораздела, занимающего около 1/3 территории, 180 - 210 м, максимальные - около 220 м. Он круто обрывается к Волге береговыми горами, сильно изрезанными оврагами и короткими волжскими притоками. В связи с распространением здесь легко карстующихся верхнепермских пород казанского и татарского ярусов, рельеф осложнен карстовыми провалами. Нижнее плато Свияжско-Волжского водораздела сложено глинами верхней юры и нижнего мела, перекрытыми мощными четвертичными делювиальными отложениями. Верхнее плато сформировано отложениями палеогена.

Годовая сумма осадков 390 - 410 мм. Гидротермический коэффициент около 1,1. Густота речной сети небольшая - от 0,15 до 0,33 км/км<sup>2</sup>. Озерность, наоборот, в пределах Приволжской возвышенности наиболее высокая: многочисленные старичные озера свияжской поймы дополняются здесь значительным числом небольших, преимущественно карстовых и суффозионно-карстовых озер. На притоках Свияги построено большое число капитальных и временных прудов. Для малых водотоков района характерны высокие паводки и низкие меженные уровни; при жарком и сухом лете некоторые из них пересыхают. Почвенный покров характеризуется доминированием в северной и в наиболее облесенной южной части района разных вариантов серых лесных почв, а в наиболее засушливой центральной - господством выщелоченных, тучных и карбонатных черноземов. Расположенная к северу от г. Ульяновска часть территории остепнена и почти полностью распахана. Леса, представленные преимущественно дубравами, занимают здесь от 7 - 8 до 10 - 11 %. В верховьях Свияги лесистость достигает 50 %. При этом леса, главным образом сосново-широколистные, сплошь покрывают верхнее плато, а нижнее - почти полностью распахано.

11. Усинско-Сызранский природный район. Западная граница, начинающаяся под г. Ульяновском, идет по Свияжско-Усинскому водоразделу, охватывает бассейн р. Сызранки и от ее устья поднимается на север по правобережью Саратовского, а затем Куйбышевского водохранилищ с охватом прилегающих мелководий последнего. Район возвышенно-равнинный с хорошо выраженным двухъярусным рельефом. Нижнее плато лежит на высоте 180 - 240 м, верхнее - на высоте 280 - 320 м с максимальными точками около 370 м (Жигули). В бассейне р. Сызранки оба плато сложены песчаниками, песками и опоками палеогена, перекрытыми маломощными песчано-суглинистыми делювиальными четвертичными отложениями, на которых развиты темно-серые и серые лесные, в разной степени оподзоленные почвы и (в меньшей степени и только на нижнем плато) почвы черноземного типа. В бассейне р. Усы и на Самарской Луке в сложении нижнего плато участвуют карбонатные отложения казанского яруса верхней перми с явлениями древнего карста. В сложении

верхнего плато - породы карбона, перми и юры; с ними связаны карстовые явления на Волжско-Усинском междуречье. Наряду с темно-серыми слабооподзоленными лесными почвами, здесь широко представлены оподзоленные, выщелоченные, карбонатные и долинные черноземы. Значительная часть района (от 25 - 30 % на Самарской Луке до 50 % в бассейнах р. Усы и р. Сызранки) занимают леса с преобладанием сосново-широколиственных насаждений. Сельскохозяйственная освоенность около 50 %. Годовая сумма осадков от 410 мм в бассейне р. Сызранки до 500 мм в Жигулях. Гидротермический коэффициент около 1,1. Для речной сети района характерна небольшая густота (0,16 км/км<sup>2</sup>) и низкая межень вплоть до частичного пересыхания летом. Озерность и насыщенность прудами низкие.

Лесостепная провинция Низменного Заволжья

12. Черемшанский природный район. Граница района совпадает с границей провинции (рис. 6). В него входят бассейны р. Б. Черемшан (кроме верховьев) и малых притоков Камы и Волги от устья Шешмы до устья Сока, а также обширные прибрежные и межостровные мелководья правобережья Куйбышевского водохранилища на значительном по протяжению участке между устьями выше названных рек. Это низменно-равнинный типично лесостепной район. Основную часть его территории занимает широкая сравнительно молодая Мелекесская впадина (мульда), заполненная осадками верхнего плиоцена и четвертичного времени, которые перекрывают глубоко размываемые древней Волгой породы перми. Территория слабо расчленена овражно-балочной и речной сетью. Густота последней около 0,20 км/км<sup>2</sup> с варьированием по бассейнам отдельных рек в пределах от 0,02 до 0,42 км/км<sup>2</sup>. В связи с развитием активных карстовых и суффозионных явлений здесь довольно много водораздельных озер, связанных с провальными структурами.

Годовая сумма осадков от 370 мм на юге до 400 - 420 мм на севере района. Гидротермический коэффициент 1,0 - 1,1. Нередки засухи. Почвы разнообразны: широко распространены как оподзоленные серые лесные, так и выщелоченные, слабовыщелоченные, обыкновенные, мощные и среднемощные черноземы. Сельскохозяйственная освоенность 50 - 70 %. Лесные массивы, в которых преобладают широколиственные породы, тяготеют к долинам рек, на Соко-Волжском междуречье встречаются сосновые боры.

Лесостепная провинция Высокого Заволжья

13. Шешминско-Икский природный район. Охватывает бассейн рр. Шешма, Степной Зай и Ик (рис. 6) и занимает северо-западную часть Бугульминско-Белебеевской возвышенности, отроги которой узкими возвышенными водоразделами доходят почти до Камы. Рельеф возвышенности очень контрастен: глубокие резко асимметричные долины делят плосковершинную возвышенность на обособленные плато, или "сырты". Южные склоны сыртов высокие и крутые, северные - более пологие, постепенно

понижающиеся к долине Камы. Неравномерная высота окраин сыртов образует ступенчатость рельефа. В бассейнах Шешмы и Ст. Зая две такие ступени, в бассейне Ика - три. Самая низкая из них занимает низовья Ика и бассейны притоков Камы до устья Ст. Зая и имеет абс. высоты 100 - 120 м. Вторая ступень, распространенная на большей части территории, расположена на высоте 150 - 250 м. Третья, господствующая в верховьях рек, поднята на высоту 250-380 м. Нижнюю и среднюю денудационную поверхности слагают верхнепермские песчаники с прослоями известняка. Верхнюю - казанские пестроокрашенные отложения белебеевской свиты, включающие в себя карбонатные породы, с которыми связан карст. Недр богаты нефтью и газом. Ведется активная их добыча, в связи с чем реки нередко испытывают нефтяное загрязнение.

Сумма годовых осадков от 400 - 410 мм на большей ее части до 460 мм в верховьях р. Ик. Гидротермический коэффициент 1,0. Нередки суховеи. Густота речной сети  $0,35 \text{ км/км}^2$  (от  $0,15$  до  $0,60 \text{ км/км}^2$ ). Озерность почти целиком связана с долинами рек. На водотоках создано большое количество прудов; есть среднее и малое водохранилища. Почвенный покров представлен главным образом различными вариантами черноземных почв, но на верхнем плато, характеризующимся большой облесенностью, велика доля серых и темно-серых лесных почв. Последние широко распространены и в нижней половине бассейнов Шешмы и Ст. Зая, где также много лесных массивов. Преобладающими лесами района являются широколиственные и березово-широколиственные; ближе к Каме нередко широколиственно-сосновые и сосновые леса. Распаханность до 70 %.

14. Сокский природный район. Западная и восточная границы района идут по водоразделам, очерчивая бассейн р. Сок и захватывая верховья р. Б. Черемшан; южная - проходит правому берегу долины р. Б. Кинель, включая правые притоки этой реки в данный район. Его поверхность, поднятая на высоту 270 - 320 м, - это возвышенная равнина с грядово-увалистым рельефом, представляющая собой пологий западный склон Бугульминско-Белебеевской возвышенности, отроги которой в виде Сокских и Кинельских гор доходят до нижнего течения рр. Сок и Б. Кинель. Глубина вреза широких, хорошо разработанных асимметричных речных долин 100 - 150 м. Территорию слагают пермские отложения татарского яруса, представленные красноцветной песчанистой толщей с прослоями пестрых мергелей, серых известняков и доломитов. В верховьях Сока также распространены известняки и гипсы казанского яруса. Речные террасы покрыты четвертичным аллювием, склоны водоразделов - очень тонким слоем элювиально-делювиальных четвертичных отложений. В недрах района много нефти, газа и серы; ведется разработка их запасов.

Среднегодовое количество осадков 400 - 450 мм.

Гидротермический коэффициент возрастает к северо-востоку с 0,7 до 1,0. На юге района часты суховеи. Густота речной сети  $0,26 \text{ км/км}^2$ . Озерность большей частью связана с долинами рек. Построено много прудов. В почвенном покрове преобладают тучные и обыкновенные черноземы. Широко распространены, но не образуют крупных массивов, карбонатные черноземы. Отдельными пятнами встречаются темно-серые лесные почвы, на которых растут дубовые и дубово-березовые леса. Лесная и кустарниковая растительность занимает около 18 % территории. Ее распаханность свыше 70 %. Лугово-степная растительность сохранилась лишь на непригодных для пахоты склонах.

15. Кинельско-Самарский природный район. В границы района входит бассейн р. Б. Кинель без расположенной ниже устья р. Мочегай правобережной его части, правобережная часть бассейна р. Самары, начиная с бассейна р. Б. Уран, и р. Самара ниже этого притока. Для рельефа характерно наличие широких асимметричных речных долин и асимметричных водоразделов, вытянутых в широтном направлении и представляющих собой северо-западные отроги Общего Сырта. Южные склоны водоразделов крутые и короткие, северные - более пологие и более протяженные. Поверхность имеет общий наклон с востока на запад с перепадом высот более 300 м (истоки рр. Б. Кинель, Ток, Б. и М. Ураны лежат на высоте около 400 м, а Кинельско-Самарский водораздел ниже р. Кутулук - на высоте 75 - 100 м). Сложена она отложениями татарского яруса верхней перми с сильным развитием песчаных и конгломератных толщ. Местами встречаются выходы известняков и мергелей казанского яруса. Большая часть поверхности занята мощными толщами неогеновых и четвертичных отложений. В недрах много нефти и газа.

По климату район входит в зону неустойчивого увлажнения. Среднегодовое количество осадков 350 - 400 мм. Гидротермический коэффициент 0,7. Густота речной сети  $0,25 \text{ км/км}^2$ . Почти все озера расположены в поймах рек. На малых водотоках построена масса прудов, на р. Кутулук давно существует небольшое водохранилище. Почвы района отличаются большой пестротой. Преобладают глинистые черноземы различных типов. Отдельными массивами встречаются лесные темно-серые слабооподзоленные суглинистые почвы (наиболее крупный такой массив связан с Бузулукским бором). По характеру естественного растительного покрова район занимает переходную полосу между лесостепью и степью, в которой господствует богаторазнотравно-ковыльная степь, сочетающаяся с небольшими лесными массивами и колками. Сельскохозяйственная освоенность свыше 70 %.

#### Степная зона

Степная провинция Низменного и Сыртового Заволжья

16. Бузулукско-Самарский природный район. В него входят верховья р. Самары и бассейны левобережных притоков этой реки. Низменная часть территории с абс.

высотой 50-150 м, расположенная по левобережью Самары ниже р. Съезжей, незначительна по площади, поэтому в особый район не выделяется. Основная часть поверхности района представлена возвышенным плато, рассеченным долинами рек и представляющим собой часть Общего Сырта. Западное его крыло имеет высоту 150 - 210 м, восточное - до 405 м. Рельефообразующими здесь выступают породы пермского и триасового возрастов, которые перекрыты третично-четвертичными, преимущественно глинистыми, отложениями. Почвы - обыкновенные, сред-

немощные и мощные черноземы. Климат засушливый. Сумма годовых осадков 350 - 400 мм на западе и до 450 мм на востоке. Но в условиях высокой летней температуры и частых продолжительных засухов этих осадки быстро расходуются. Гидротермический коэффициент меньше 0,7. Густота речной сети небольшая, озерность низкая. Поэтому здесь развито поливное земледелие, строятся пруды и малые водохранилища. Растительность типично степная. Лесов нет, но есть лесополосы. Сельскохозяйственная освоенность более 70 %

## Часть 2. Гидробиотическая характеристика водоемов и водотоков Среднего Поволжья

### Глава 3. Флора

Водные растения стали рассматриваться в качестве естественной биологической группы к концу прошлого столетия. Первую отечественную сводку по водным растениям мы находим в работе К. Ламперта (1900), посвященной жизни пресных вод. В ней он пишет: "...цветковые водяные растения не представляют ничего целого в систематическом отношении, ... однако необходимость приспособиться к определенным условиям водной жизни создает некоторые признаки, которыми они связываются в одну естественную биологическую группу" (с. 645). Все водные растения этим автором подразделяются на три группы: 1) растения с листьями, погруженными в воду, или подводные растения; 2) растения с листьями, плавающими на поверхности воды, - плавающие растения; 3) растения со стеблями и листьями, частично погруженными в воду и частично выступающими из воды в воздух.

Все дальнейшие классификации водных растений в том или ином виде включают в себя эти группы (Варминг, 1901; Раменский, 1909; Федченко, 1925, 1949; Лепилова, 1934; Поплавская, 1948; Шенников, 1950; Кутова, 1953; Потапов, 1954; Марков и др., 1955; Дулепова, 1958, 1962; Экзерцев, 1960б; Томилина, 1961; Марков, 1962; Катанская, 1963, 1981; Шаркинене, 1964; Богдановская-Гиенсф, 1974; Лукина, Никитина, 1975; Wetslake, 1975; Кочев, Йорданов, 1976; Корелякова, 1977; Распопов, 1977 а, 1978 а, 1985; Папченко, 1982, 1985 в; Чорна, 1982; Корелякова, Горбик, 1989; и др.). Разнообразие и обилие этих классификаций связано с их детализацией, а также с различиями в используемой терминологии и в представлениях об объеме понятия "водные растения".

К. Ламперт (1900) для всей Средней России отмечал лишь 80 видов водных цветковых растений. Но позже, как у нас, так и за рубежом (Walter, 1944), стала складываться тенденция отнесения к водным всех макрофитов, у которых хотя бы часть жизненного цикла в той или иной сте-

пени связана с водной средой, то есть не только чисто водных, но и пограничных болотных и сыролуговых. И уже Ю. В. Рычин (1948), который совместно с водными рассматривал и растения избыточно увлажненных местобитаний, для европейской территории СССР указывал 541 вид. Т. Т. Таубаев (1966) для водоемов Средней Азии и их сырых прибрежий привел 819 видов с учетом мхов и харовых водорослей. В. А. Экзерцев и Л. И. Лисицына в конспект Горьковского водохранилища включили 240 видов, среди которых были деревья и кустарники. В. П. Горбик и Щ. Гусак (1983) для водной и прибрежно-водной флоры верхней части Киевского водохранилища привели 207 видов макрофитов, в числе которых были и виды древесных растений. Кустарники вошли в список водно-болотной флоры Аграханского залива Каспия (Львов, 1977). Эта тенденция включения в списки макрофитов водоемов и водотоков большого числа растений побережий сохраняется до сих пор (Корелякова, Горбик, 1989; Лисицына, 1990; Клинкава, 1992; Кузьмичев, 1993; Лисицына и др., 1993; Папченко, 1993 а; Папченко, Соловьева, 1995 и др.).

С таким подходом можно не соглашаться, поскольку в водной среде по разным обстоятельствам, например, при создании искусственных водоемов или в результате сползания части берега в воду, могут оказаться типично сухопутные растения. С другой стороны, имеется большая группа растений, которые типично водными не являются, но часто ими называются, поскольку нередко встречаются в воде и несомненно входят в состав растительного покрова водоема. Многие гидробиотники, например, рассматривают в качестве водных растений ряд представителей рода *Carex* L., растущих по берегам водоемов и в воде, хотя это скорее обитатели сырых, чем водопокрытых грунтов. В то же время представители рода *Salix* L., у которых требования к влажности среды сходны с таковыми береговых осок, в списках растений водоемов встречаются редко.

Между тем ивы обычны на прибрежных отмелях рек, водохранилищ и озер, в дельтах крупных рек. Они входят в состав тростниковых и рогозовых сообществ, играют важную роль в зарастании кос, песчаных наносов (Таджигдинов, Бутов, 1972). В. Н. Беклемишев (1956) считал, что "... ивы, встречающиеся ... на внутриусловных отмелях наших больших рек, являются скорее земноводными формами, нежели наземными ...", так как они "... часто начинают вегетировать до обнажения занятой ими полосы, а именно - с того момента, когда из воды выходят верхушки" (с. 83). Все это дает основание рассматривать ивы среди макрофитов водоемов и водотоков.

Можно привести еще целый ряд видов растений, обычных для суши и в то же время с достаточно высокой степенью постоянства встречающихся в условиях водной среды: *Agrostis gigantea* Roth, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Potentilla anserina* L., *Tussilago farfara* L. и др. Водными эти растения не назовешь, но и отрицать возможность их произрастания в водоемах на незначительных глубинах тоже нельзя.

Рассмотрим описанные геоботаниками (Лепилова, 1934; Шенников, 1964; Раменский, 1971; Воронов, 1973 и др.) зоны зарастания водоемов. Если начать со свободной от высших растений зоны с большой глубиной, то следующей будет зона погруженных макрофитов, занимающая глубины от 3 до 6 м; затем, при глубине 2 - 3 м, идет зона прикрепленных растений с плавающими листьями; далее, при глубинах от 0,5 до 2 м, - зона крупных воздушно-водных растений, или высокотравных гелофитов (Папченков, 1982, 1985 в); от уреза воды до глубины 0,5 м располагается прибрежная мелководная зона со сложным набором макрофитов разных экологических групп, но с преобладанием низкотравных гелофитов и гигрогелофитов (Папченков, 1985 в). Однако водоем на этом не кончается - к нему относится и береговая зона (Лепилова, 1934), расположенная выше уреза воды и подразделяемая, в свою очередь, на периодически обсыхающую зону затопления и на зону прибой и заплеска, орошаемую брызгами воды (Раменский, 1971). Зона затопления "... тем шире, чем больше амплитуда колебания воды (приливы, отливы, сейши, подъем от нагонных ветров и от сезонных колебаний стока на площади водосбора). Другим обстоятельством, определяющим ширину зоны затопления, является отлогость берега. В пределах зоны затопления условия постепенно меняются - от низких точек, почти все время находящихся под водой, до высших, затопляемых редко и не надолго. Эта смена условий хорошо отражается растительным покровом, образованным смесью растений водных (переносящих временное обсыхание), земноводных и наземных" (Раменский, 1971, с. 278). Таким образом, прибрежная мелководная зона и береговая зона затопления являются тем местом, где водные макрофиты проникают на сушу, а растения суши - в водную среду.

При экологическом анализе флоры и экологических характеристиках растений водных объектов в настоящей работе будет использована следующая их классификация (Папченков, 1999):

**Группа экотипов. Настоящие водные растения.**

**Экотип I. Гидрофиты, или настоящие водные растения.**

Экогруппа 1. Макроводоросли и водные мхи.

Экогруппа 2. Гидрофиты, свободно плавающие в толще воды.

Экогруппа 3. Погруженные укореняющиеся гидрофиты.

Экогруппа 4. Укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями.

Экогруппа 5. Гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды.

**Группа экотипов. Прибрежно-водные растения.**

**Экотип II. Гелофиты, или воздушно-водные растения.**

Экогруппа 6. Низкотравные гелофиты.

Экогруппа 7. Высокотравные гелофиты.

**Экотип III. Гигрогелофиты.**

**Группа экотипов. Заходящие в воду береговые (околоводные) растения.**

**Экотип IV. Гигрофиты.**

**Экотип V. Гигромезо- и мезофиты.**

Представители настоящих водных растений, или виды "водного ядра" флоры, как их называет А.В. Щербаков (Щербаков, 1991; Тихомиров, Щербаков, 1993; Щербаков, Тихомиров, 1994), могут образовывать фитоценозы на всех доступных макрофитам глубинах. Наиболее глубоко проникают харовые водоросли и водные мхи (1-я экогруппа). В условиях водоемов и водотоков Среднего Поволжья они обычны в пределах глубин от 0,5 до 3 м и более. У ряда из них, особенно у видов 4-й экогруппы, развиваются наземные формы, но для прохождения всего жизненного цикла им необходима водная среда. Исключения составляют амфибии, включаемые в состав данного типа (*Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Callitriche* L. ssp.), у которых с равным успехом плодоносят как водная, так и наземная гигроморфная формы.

Сообщества с доминированием гелофитов располагается преимущественно у берегов до глубины 1,0 - 1,2 м, реже глубже. Наиболее глубоко проникают высокотравные гелофиты (средняя высота побегов 180 - 250 м). Низкотравные воздушно-водные растения (средняя высота побегов до 1 м) предпочитают глубины до 0,5 м, но некоторые из них, развивая стерильные гидрофильные формы, нередко встречаются и на более значительных глубинах.

Гигрогелофиты обычны для низких уровней береговой зоны затопления, часто встречаются на отмелях при глубине до 20 (40) см, многие из них характерны для окраин озерных сплавин, нередко они, укореняясь на топких берегах, наплывают на открытую воду.

Большинство гидробиотиков все растения с первого по третий типы относят к водным растениям. Это широкое

понимание данного термина будет использоваться и в настоящей работе. Б. Ф. Свириденко (Свириденко, 1997 а, б; Свириденко, Свириденко, 1997) называет такие растения гидромакрофитами или гидрофитным ядром водной ценофлоры.

Многочисленные представители гидрофитов занимают средние уровни береговой зоны затопления и часто встречаются в воде у низких топких берегов, входя в сообщества гело- и гидрогелофитов. Гипромезо- и мезофиты характерны для высоких уровней береговой зоны затопления и для зоны заплеска. В водной среде встречаются не часто.

Из всего сказанного следует вывод, что водные растения и растения водосмов - это разные по объему понятия.

### 3.1. Описание флоры

В настоящей работе к флоре водоемов и водотоков территории отнесены все виды макрофитов (т. е. макроскопических растений вне зависимости от их таксономической принадлежности), закономерно встречающиеся в условиях водной среды или водопокрытого грунта акватории этих водных объектов.

В приводимом ниже списке флоры (табл. 5) таксоны высшего порядка расположены в соответствии с системой, принятой в работе А. Л. Тахтаджяна (1974). Расположение семейств харовых водорослей и название их видов дано по М. М. Голлербах, Л. К. Красавиной (1983), моховидных - по М. С. Игнатову, О. М. Афоной (1992) и Н. А. Константиновой и др. (1992). При расположении классов и семейств сосудистых растений использована система А. Л. Тахтаджяна (1970, 1987). Номенклатура видов этой группы в основном соответствует сводке С. К. Черепанова (1995), кроме ситуаций, когда объем какого-либо вида понимается иначе, чем в данной работе, или когда принимаются более поздние номенклатурные изменения. Виды растений в пределах всех семейств и родов приведены в алфавитном порядке. Для каждого из них показан класс частоты встречаемости в разных типах водоемов и в водотоках, отмечен экотип, к которому вид принадлежит.

В данной работе принято "узкое", или типологическое понимание вида (Комаров, 1934, 1944; Северцов, 1988; Diamond, 1992; Magnus, 1992; Stowe, 1993; и др.). Видовой ранг придан всем гибридам растений и те из них, которые не имели бинарной номенклатуры, описаны в качестве новых гибридогенных видов (табл. 6). В связи со сказанным, к приводимому списку необходимы некоторые комментарии.

Род *Potamogeton* L. С ним связано наибольшее число известных на водоемах и водотоках Среднего Поволжья гибридов и видов незаслуженно сводимых в синонимы к другим. Обработка коллекции рдестов гербария Казанского госуниверситета (KAZ) (283 листа) и гербария ИБВВ РАН (IBW) (3 тыс. листов) показала, что к традиционно широко понимаемому у нас *P. gramineus* L.

(Юзепчук, 1934; Маевский, 1964; Мязметс, 1979; и др.), относится ряд близких видов: *P. gramineus* L. s. str., *P. graminifolius* (Fries) Fryer, *P. heterophyllus* Schreb., *P. wolfgangii* Kihlm., *P. biformis* Hagstr. и целая группа гибридов, многие из которых давно описаны как гибридные виды (Fischer, 1907; Fryer, Bennett, 1915; Hagström, 1916; Галинис, 1964, 1969; Preston, 1988, 1995; Wiegand, 1988; и др.).

Центр этой группы занимает *P. gramineus* L. s. str., от которого расходятся противлежащими парами 4-е вида. Первую пару образуют контактирующие между собой на Средней Волге северный *P. wolfgangii* Kihlm. и южный *P. biformis* Hagstr. Для них обоих характерно обилие плавающих листьев (особенно для *P. wolfgangii*). Различия же связаны с размером плодов (мелкие у первого и крупные у второго) и с формой погруженных листьев: у *P. wolfgangii* они ланцетные, на верхушке стянутые в острие, крупные и достаточно малочисленные, у *P. biformis* - небольшие, тупые, линейно-лопатчатые, многочисленные.

Вторую пару составляют встречающиеся вместе *P. heterophyllus* Schreb. и *P. graminifolius* (Fries) Fryer. У того и у другого плавающие листья часто отсутствуют (особенно у последнего). Основные различия в обилии и форме погруженных листьев: у *P. graminifolius* из-за длинных междоузлий и слабого ветвления они малочисленны, по форме ланцетные или ланцетно-лентовидные, тупые или приостренные, но без острия; у *P. heterophyllus* - из-за обильного ветвления многочисленные, большей частью некрупные, сложенные вдоль и серповидно изогнутые, оттянутые к тонкое острие. Хорошо различается эта пара и соцветиями: у *P. heterophyllus* они собраны по несколько штук на верхушке генеративного побега, их относительно короткие цветоносы обычно дуговидно изогнуты; у *P. graminifolius* цветоносы преимущественно длинные, прямые, по 1 (2) на верхушке побега.

Занимающий центральное положение *P. gramineus* s. str. отличается от всех приведенных выше видов прежде всего линейной формой длинных но узких погруженных листьев, часто оттянутых на конце в длинное острие, а также разнообразием их размеров на одном растении.

Юго-восточный *P. biformis*, описанный с болот Казахстана (Мязметс, 1979), по Куйбышевскому водохранилищу проник до границ Чувашии и Марий Эл и здесь гибридизирует с *P. gramineus*, образуя сочетающую в себе признаки родительских видов форму, которая подобно *P. biformis* имеет хорошо развитые кожистые плавающие листья и сходные мелкие погруженные листья боковых веточек, но ветвление относительно слабое и погруженные листья главных стеблей как у *P. graminifolius* - длинные, узколанцетные. Мною эта форма описана в качестве нового гибридного вида *P. x biformoides* Parph. (Папченко, 1997 а). Для него характерна сильно разветвленная погруженная часть и хорошо развитые плавающие листья. Пластинки последних плотные, кожистые, яйцевидные,

Таблица 5. Список флоры макрофитов водоемов и водотоков Среднего Поволжья

Таксоны	ГС	Экт	Водные объекты						Номера природных районов																	
			Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
Charophyta																										
Nitellaceae																										
Nitella flexilis (L.) Ag.	Пп	I	1	1	2	-	3	2	1	2	1	1	-	-	2	1	2	1	-	2	1	1	1	1	1	
N. hyalina (D. C.) Ag.	Пп	I	2	3	2	1	2	2	1	1	1	1	-	-	-	1	-	2	2	1	2	2	2	2	2	
N. mucronata (A. Br.) Miquel	Пп	I	1	2	2	1	2	2	1	2	1	1	-	-	2	1	2	1	-	1	1	1	-	-	-	
N. opaca (Bruz.) Ag.	ЕАп	I	1	3	1	1	3	2	-	-	1	1	1	1	-	2	1	2	1	2	2	2	2	1	1	
N. syncarpa (Thuill.) Chev.	Еп	I	-	1	2	-	1	2	1	2	1	1	-	-	1	-	2	1	-	1	1	-	-	-	-	
Tolypella prolifera (A. Br.) Leonh.	ЕСп	I	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	
Nitellopsidaceae																										
Nitellopsis obtusa (Desv. in Lois.) Gr.	Пп	I	1	2	1	-	1	2	1	2	1	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	
Characeae																										
Chara aspera Deth. ex Willd.	ЕАп	I	1	3	1	3	3	3	-	2	1	1	-	-	1	-	-	2	-	3	1	2	1	1	1	
Ch. braunii Gmelin	ЕАп	I	1	1	2	-	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2	2	1	1	
Ch. contraria A. Br.	ЕАп	I	1	3	2	3	3	3	1	2	1	2	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	
Ch. fragilis Desv.	Пп	I	-	3	2	-	2	3	2	3	2	2	-	-	1	1	1	1	2	2	2	2	2	3	3	
Ch. hispida L.	ЕАп	I	-	3	2	-	2	3	2	3	3	2	-	-	2	1	-	1	-	2	-	1	1	-	-	
Ch. tomentosa L.	ЕАп	I	1	4	2	1	-	3	1	3	3	2	-	-	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	
Ch. vulgaris L. emend. Wallr.	Пп	I	3	4	4	3	4	4	1	2	2	2	1	1	2	4	2	4	3	3	2	3	2	2	2	
Bryophyta																										
Sphagnaceae																										
Sphagnum cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.	Пп	I	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Sph. jensenii H. Lindb.	ГаБ	I	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Sph. majus (Russ.) C. Jens.	ГБт	I	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Marchantiaceae																										
Marchantia polymorpha L.	Гп	IV	3	3	3	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	
Ricciaceae																										
Riccia fluitans L.	Гп	I	2	2	2	3	1	3	2	3	1	3	-	-	2	-	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
Ricciocarpos natans (L.) Corda	Пп	II	-	2	1	2	-	2	-	1	-	1	-	-	-	1	1	-	1	-	-	-	1	-	-	
Bryaceae																										
Bryum creberrimum Tayl.	Пп	IV	1	1	1	-	-	1	-	1	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

ТАКСОНЫ	ГС	Экт	P	O	C	B	Π	O6	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>B. cyclophyllum</i> (Schwaegr.) Bruch et Schimp. in B.S.G.	Гп	IV	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>B. intermedium</i> (Brid.) Bland.	Пп	IV	1	1	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	
<i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.) Gaertn. et al.	Гп	IV	2	1	-	-	-	2	1	2	1	1	-	-	1	-	1	1	-	1	1	1	-	-	
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (Web. et Mohr) Andrews in Grout	Пп	IV	1	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	
Mniaceae																									
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T. Kop.	Га6	IV	1	1	1	-	-	1	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	
Bartraminaceae																									
<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	Пп	IV	1	1	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Fontinaliaceae																									
<i>Dichelyma falcatum</i> (Hedw.) Myr.	ЕCАп	III	1	1	1	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	Пп	I	3	2	1	1	-	3	3	3	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>F. hypnoides</i> Hartm.	Гп	III	-	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	
Cratoneuraceae																									
<i>Cratoneurum filicinum</i> (Hedw.) Spruce	Пп	III	2	1	1	-	-	2	-	-	1	1	1	-	-	1	-	2	1	-	2	1	1	-	
Helodiaceae																									
<i>Palustriella commutata</i> (Hedw.) Ochyra	Гп	III	2	1	1	-	-	2	-	-	1	1	1	-	-	1	-	2	1	-	2	1	1	-	
<i>P. decipiens</i> (De Not.) Ochyra	Гп	III	2	1	1	-	-	2	-	-	1	1	1	-	-	1	-	2	1	-	2	1	1	-	
Amblystegiaceae																									
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	Гп	III	2	2	-	-	-	2	1	2	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. stramineum</i> (Brid.) Kindb.	Гп	III	-	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	Пп	IV	2	2	2	1	-	3	2	3	2	2	-	-	2	-	3	1	1	1	1	1	1	-	
<i>Campylium hispidulum</i> (Brid.) Mitt.	Пп	I	-	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	Пп	IV	3	3	3	2	-	3	2	3	2	1	1	2	1	3	2	1	1	2	1	1	-	-	
<i>D. sendtneri</i> (Schimp. ex C. Muell.) Warnst.	Пп	IV	-	2	1	-	-	2	1	2	1	1	-	-	2	-	2	-	-	-	1	-	-	-	
<i>Hygroamblystegium fluviatile</i> (Hedw.)Loeske	Пп	I	1	2	1	-	-	2	1	2	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	
<i>Hygrohypnum duriusculum</i> (De Not.) Jamieson	Гп	III	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	
<i>H. luridum</i> (Hedw.) Jenn.	Пп	III	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	
<i>Leptodictium riparium</i> (Hedw.) Warnst.	Пп	III	4	3	3	3	2	4	3	4	3	3	2	2	3	3	4	3	2	3	3	3	2	1	
<i>Sarmenthypnum sarmentosum</i> (Wahlenb.) Tuom. et T. Kop.	Пп	III	1	1	-	-	-	1	1	2	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Guemb. in B.S.G.) Loeske	Пп	III	-	1	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
<i>W. fluitans</i> (Hedw.) Loeske	Пп	I	1	2	1	-	-	2	1	2	-	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
Brachytheciaceae																									
<i>Brachythecium rivulare</i> Schimp. in B.S.G.	Пп	III	3	2	1	1	-	3	2	3	2	2	2	1	2	3	3	2	1	2	2	2	2	1	



Таксоны	ГС	Экт	P	O	C	B	П	O6	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
<i>C. submersum</i> L.	ЕА6м	I	1	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1		
Ranunculaceae																										
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach	ЕА6см	I	2	3	2	3	-	3	2	3	2	3	1	1	2	2	2	3	2	3	2	2	2	i		
<i>B. divaricatum</i> (Schränk) Wimm.	Гбсм	I	3	3	2	3	1	3	1	3	1	3	1	1	1	2	2	2	2	3	3	2	2	2		
<i>B. kauffmannii</i> (Clerc) V. Krecz.	ЕА6т	I	2	-	-	-	-	1	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-		
<i>B. rionii</i> (Lagger) Nym.	ЕАтм	I	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-		
<i>B. x felixit</i> Soó	ЕС6см	I	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-		
<i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Bosch	Гп	I	2	1	1	-	-	2	-	1	-	-	-	-	-	2	-	1	1	2	2	2	1	1		
<i>Caltha palustris</i> L.	Гп	III	2	2	3	3	1	3	2	3	2	3	1	1	3	2	3	2	2	3	3	2	2	1		
<i>Ranunculus acris</i> L.	ЕС6см	V	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-		
<i>R. flammula</i> L.	ЕА6см	IV	-	1	-	-	-	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-		
<i>R. gmelini</i> DC.	ЕАат	III	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>R. lingua</i> L.	ЕА6см	III	2	2	2	2	-	3	2	3	1	2	-	-	1	1	2	2	2	2	2	1	-	-		
<i>R. polyphyllus</i> Waldst. et Kit. ex Willd.	ЕС6см	III	1	1	1	-	-	1	1	1	-	1	-	-	-	-	1	1	1	-	-	1	-	-		
<i>R. repens</i> L.	Гп	IV	3	3	3	3	3	4	3	4	2	3	1	1	3	2	3	3	2	3	3	2	2	2		
<i>R. sceleratus</i> L.	Гп	IV	4	4	4	4	3	4	3	5	3	5	3	3	4	4	4	4	3	4	4	4	4	3		
<i>Thalictrum flavum</i> L.	ЕАасм	V	1	-	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-		
Urticaceae																										
<i>Urtica dioica</i> L.	Пп	V	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	-	-	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1		
Betulaceae																										
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	ЕА6м	IV	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1	-	1	1	2	1	-	1	1	-	-	-		
<i>A. incana</i> (L.) Moench	ЕСА6т	IV	1	2	2	1	1	3	2	3	2	1	2	1	2	2	2	1	-	-	1	-	-	-		
Caryophyllaceae																										
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	Пп	V	2	1	-	2	-	2	-	2	1	1	-	-	1	2	1	2	-	1	-	-	-	-		
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	ЕАп	IV	2	2	2	3	2	3	2	3	2	3	1	-	2	2	2	2	-	2	2	1	-	-		
<i>Psammophylliella muralis</i> (L.) Ikonn.	ЕА6м	V	1	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-		
<i>Sagina procumbens</i> L.	Гп	IV	3	2	1	2	-	3	2	3	2	2	-	-	2	2	2	2	-	1	1	-	-	-		
<i>Spergula arvensis</i> L.	Гп	V	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Stellaria alsine</i> Grimm	ЕСАп	IV	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-		
<i>S. bungeana</i> Fenzl	ЕА6см	IV	1	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>S. crassifolia</i> Ehrh.	Гп	IV	1	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>S. graminea</i> L.	ЕАп	V	1	1	-	1	1	2	1	1	1	2	-	-	1	1	-	1	-	1	1	-	-	-		
<i>S. hebecalyx</i> Fenzl	ЕА6см	V	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-		

Таксоны	ГС	Экт	P	O	C	B	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>S. palustris</i> Retz.	ЕАп	IV	1	3	3	2	-	3	2	3	2	2	-	-	2	1	3	2	-	1	1	-	-	-	
<i>Chenopodiaceae</i>																									
<i>Chenopodium album</i> L.	Пп	V	-	-	-	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Ch. glaucum</i> L.	Гп	IV	3	1	1	4	2	3	1	2	2	2	-	-	2	3	2	2	1	2	2	2	2	1	
<i>Ch. polyspermum</i> L.	Пп	V	1	1	1	2	-	2	1	2	1	1	-	-	1	1	1	2	-	1	1	-	-	-	
<i>Ch. rubrum</i> L.	Гп	V	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	
<i>Polygonaceae</i>																									
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	Гп	I	4	5	4	5	5	5	5	5	5	5	4	4	5	4	4	5	4	5	5	5	5	4	
<i>P. brittingeri</i> (Opiz) Opiz	Ессм	IV	2	-	-	3	-	2	-	2	2	1	-	-	1	2	-	3	-	1	-	-	-	-	
<i>P. hydropiper</i> (L.) Spach	Гп	IV	4	3	3	4	3	4	3	4	3	2	2	4	4	4	4	3	4	4	4	4	3	3	
<i>P. hypanica</i> (Klok.) Tzvel.	Ессм	IV	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>P. lapathifolia</i> (L.) S. F. Gray	Пп	IV	3	3	3	4	2	4	3	4	3	3	3	3	4	4	3	4	3	3	3	3	3	3	
<i>P. maculata</i> (Rafin.) A. et D. Löve	Гп	IV	2	2	1	-	-	2	1	1	1	1	-	-	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1	
<i>P. minor</i> (Huds.) Opiz	Пп	IV	2	2	2	2	-	3	2	3	2	2	1	1	2	1	2	2	1	2	3	1	-	-	
<i>P. tomentosa</i> (Schränk) Bicknell	Ебсм	IV	4	3	3	5	3	4	3	4	4	4	3	3	4	5	3	5	4	5	4	4	4	4	
<i>Rumex aquaticus</i> L.	ЕАп	III	2	3	2	3	2	3	2	3	1	2	-	-	1	1	2	2	1	2	2	1	-	-	
<i>R. confertus</i> Willd.	Гп	V	2	2	1	2	3	3	1	2	1	2	1	-	1	1	1	2	1	2	1	1	2	2	
<i>R. crispus</i> L.	Гп	V	1	2	1	3	2	2	1	2	1	2	1	1	2	2	2	2	1	2	2	1	-	-	
<i>R. x heterophyllus</i> C.F. Schultz	ЕСбт	III	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	ЕСбм	III	2	3	2	3	1	3	2	3	3	3	1	-	2	2	2	3	2	3	3	2	2	-	
<i>R. maritimus</i> L.	Гп	IV	4	4	3	5	2	4	3	5	4	5	3	2	4	4	4	5	4	5	4	4	4	4	
<i>R. pseudonatronatus</i> (Borb.) Borb. ex Murb.	ЕАп	V	1	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	1	-	-	-	
<i>R. x scharlokii</i> Abrom.	Ессм	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	
<i>R. x stenophylloides</i> Simonk.	Ебсм	IV	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>R. stenophyllus</i> Ledeb.	ЕАбм	V	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	
<i>R. ucrainicus</i> Fisch. et Spreng.	ЕАбсм	IV	1	-	-	2	-	2	-	2	1	2	-	-	-	1	1	1	1	2	-	-	-	-	
<i>Elatinaceae</i>																									
<i>Elatine alsinistrum</i> L.	ЕАбм	I	1	1	-	1	-	1	1	1	-	1	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	
<i>E. hydropiper</i> L.	ЕСбм	I	1	2	1	1	-	2	-	1	1	1	-	-	-	1	1	1	1	1	-	-	-	-	
<i>E. triandra</i> Schkuhr	Гбсм	I	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Brassicaceae</i>																									
<i>Cardamine amara</i> L.	ЕАбм	III	3	1	1	2	-	3	2	3	2	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	1	-	-	
<i>C. dentata</i> Schult.	ЕСасм	IV	2	3	4	4	1	4	3	4	3	4	2	1	3	2	3	3	3	3	3	2	1	-	

Таксоны	ГС	Экт	P	O	C	B	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>C. hirsuta</i> L.	ГТМ	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>C. parviflora</i> L.	ГБМ	IV	1	1	2	2	-	2	-	2	-	1	-	-	1	-	2	1	1	1	1	-	-	-
<i>C. pratensis</i> L.	ГП	IV	-	-	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lepidium latifolium</i> L.	ЕАБМ	IV	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1	1
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	ЕАП	III	3	2	3	5	2	4	3	4	3	4	2	1	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3
<i>R. x anceps</i> (Wahlenb.) Reichenb.	ЕАБМ	IV	2	-	-	3	-	3	2	3	2	3	2	-	2	2	2	2	2	3	2	1	-	-
<i>R. x armoracioides</i> (Tausch) Fuss	ЕСГМ	IV	1	-	-	2	-	2	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>R. austriaca</i> (Crantz) Bess.	ЕАБМ	IV	1	1	1	2	-	2	-	1	-	1	-	-	-	-	2	2	1	2	1	-	-	-
<i>R. brachicarpa</i> (C. A. Mey.) Hayek	ЕСБМ	IV	2	-	1	2	1	2	1	2	1	2	1	-	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>R. dogadovae</i> Tzvel.	ЕСБМ	IV	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	ПП	IV	4	3	3	4	3	4	4	4	4	4	3	3	4	3	4	4	3	4	3	3	2	2
<i>R. sylvestris</i> (L.) Bess.	ГП	V	1	1	1	1	-	2	1	2	1	1	-	-	1	1	2	1	1	2	1	-	-	-
<i>Salicaceae</i>																								
<i>Salix acutifolia</i> Willd.	ЕСБМ	V	2	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1	2	1	2	1	1	1	-	-	-	-
<i>S. acutifolia x myrsinifolia</i>	ЕБГ	IV	1	-	-	1	-	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. alba</i> L.	ЕАБМ	IV	2	2	1	2	3	4	1	1	1	2	1	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3
<i>S. aurita</i> L.	ЕБГ	IV	-	1	-	-	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>S. burjatika</i> Nas.	ЕСАГ	IV	3	2	2	3	2	3	2	3	2	2	2	1	2	2	3	2	2	2	2	1	1	-
<i>S. caprea</i> L.	ЕАП	V	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>S. caprea x pentandra</i>	ЕБГ	IV	-	-	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. cinerea</i> L.	ЕАБМ	IV	3	5	5	5	3	5	4	5	4	4	4	3	5	4	5	4	3	4	4	4	3	2
<i>S. fragilis</i> L.	ЕАБМ	IV	1	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1
<i>S. x holosericea</i> Willd.	ЕБГ	IV	1	1	1	2	-	2	1	2	1	1	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-
<i>S. x kirilowiana</i> Stschegl.	ЕБГ	IV	1	-	-	1	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. x laurina</i> Sm.	ЕБГ	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>S. x lisopclados</i> Dode	ЕБГ	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	ЕБГ	IV	1	2	2	3	1	3	2	3	3	3	2	1	2	1	2	2	1	2	2	1	-	-
<i>S. pentandra</i> L.	ЕСБМ	IV	2	2	2	2	1	3	2	2	1	2	1	1	2	1	2	2	1	2	2	1	1	1
<i>S. phlyctifolia</i> L.	ЕАГ	IV	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. x puberula</i> Doell.	ЕБГ	IV	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. x reichardtii</i> A. Kern.	ЕСБГ	IV	-	-	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. x rubens</i> Schrank	ЕАБМ	IV	2	1	-	2	2	3	1	3	2	3	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	1	-

ТАКСОНЫ	ГС	Экт	P	O	C	B	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>S. x smithiana</i> Hart.	Ебт	IV	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>S. starkeana</i> Willd.	Ебт	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>S. triandra</i> L.	ЕАбм	IV	5	5	4	5	4	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	4	5	5	5	4	4	
<i>S. viminalis</i> L.	ЕАбсм	IV	4	2	3	5	4	5	4	5	4	5	3	2	4	5	5	5	3	4	4	3	3	3	
<i>Primulaceae</i>																									
<i>Androsace filiformis</i> Retz.	ЕАп	IV	2	-	-	2	-	2	1	2	2	2	1	1	1	1	2	1	1	-	-	-	-	-	
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	ЕАбм	IV	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	2	2	3	3	3	3	2	3	3	2	2	2	
<i>L. vulgaris</i> L.	ЕАбм	IV	3	3	3	3	1	4	3	4	3	3	2	1	3	3	3	3	2	3	3	2	2	2	
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	Гбм	III	2	3	3	3	-	3	3	4	3	3	1	-	3	1	3	2	1	1	1	-	-	-	
<i>Euphorbiaceae</i>																									
<i>Euphorbia palustris</i> L.	ЕАбм	IV	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	
<i>Grossulariaceae</i>																									
<i>Ribes nigrum</i> L.	ЕАасм	IV	1	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Saxifragaceae</i>																									
<i>Chrisosplenium alternifolium</i> L.	Гп	IV	1	-	1	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	
<i>Rosaceae</i>																									
<i>Comarum palustre</i> L.	Гп	III	1	4	3	3	-	3	3	4	3	3	-	-	3	1	4	2	1	1	2	1	1	-	
<i>Filipendula denudata</i> (J. et C. Presl) Fritsch	ЕАасм	IV	1	1	1	1	-	1	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>F. ulmaria</i> (L.) Maxim.	Гп	IV	2	2	1	2	-	2	1	2	1	1	-	-	1	1	2	1	1	1	1	-	-	-	
<i>Padus avium</i> Mill.	ЕАп	IV	1	-	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	
<i>Potentilla anserina</i> L.	Пп	V	3	3	3	3	3	4	3	4	3	3	2	1	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	
<i>Fabaceae</i>																									
<i>Amoria fragifera</i> (L.) Roskov	ЕАбм	V	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>Lathyrus palustris</i> L.	ЕАп	IV	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>Lythraceae</i>																									
<i>Lythrum salicaria</i> L.	Пп	III	4	5	5	5	4	5	5	5	4	5	3	2	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	
<i>L. thymifolia</i> L.	ЕАсмм	IV	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>L. virgatum</i> L.	ЕАбм	IV	1	2	1	2	-	2	1	2	1	-	-	-	-	1	1	1	2	2	1	1	1	1	
<i>Peplis alternifolia</i> Bieb.	ЕАбм	IV	1	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	
<i>P. portula</i> L.	Гп	IV	2	1	1	2	-	2	1	2	1	1	-	-	-	1	1	1	1	2	1	-	-	-	
<i>Onagraceae</i>																									
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	Гп	V	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	Гбсм	IV	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	3	4	4	3	3	3	



Таксоны	ГС	Экт	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>G. rivale</i> (Sibth. et Smith) Griseb.	ЕАбм	IV	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	
<i>G. trifidum</i> L.	ЕАбм	IV	1	2	2	-	-	2	1	2	1	1	-	-	1	-	2	1	1	1	1	1	-	-	
<i>G. uliginosum</i> L.	Гбсм	IV	1	3	3	2	1	3	2	3	2	3	1	1	3	2	3	2	2	2	2	2	2	1	
<i>Boraginaceae</i>																									
<i>Myosotis caespitosa</i> K. F. Schultz	Гп	IV	2	2	2	3	2	3	2	3	2	3	1	1	2	2	2	3	2	3	2	2	1	1	
<i>M. palustris</i> (L.) L.	ЕСАбт	IV	3	4	4	4	3	4	3	4	3	3	2	2	3	2	3	3	2	3	3	2	2	1	
<i>Symphyrum officinale</i> L.	ЕАбсм	IV	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	-	-	1	-	1	1	1	1	1	-	-	-	
<i>Solanaceae</i>																									
<i>Solanum dulcamara</i> L.	Гбм	IV	3	3	3	3	2	3	2	3	2	3	2	1	2	2	2	3	2	3	3	2	2	1	
<i>Scrophulariaceae</i>																									
<i>Gratiola officinalis</i> L.	Гбм	IV	1	1	1	1	-	2	-	1	1	2	-	-	-	-	1	1	-	2	-	-	-	-	
<i>Limosella aquatica</i> L.	Пп	IV	3	2	1	3	1	3	3	3	3	3	2	2	3	2	3	3	2	3	3	2	2	2	
<i>Pedicularis palustris</i> L.	Гп	IV	1	1	1	-	-	1	1	1	1	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	Пп	III	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3	2	2	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	
<i>V. anagalloides</i> Guss.	ЕАтм	IV	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	1	-	
<i>V. beccabunga</i> L.	Гп	III	4	2	2	3	2	4	4	4	4	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	
<i>V. breviflora</i> Papch.	Ебсм	IV	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>V. divaricatoramosa</i> Papch.	Ебсм	IV	2	-	-	3	-	3	1	2	1	1	-	-	-	-	1	1	1	3	2	-	-	-	
<i>V. heureka</i> (M. Fisch.) Tzvei.	ЕАтм	IV	2	1	-	2	1	2	-	2	-	2	-	-	-	2	2	2	2	2	1	1	2	2	
<i>V. longifolia</i> L.	ЕАп	V	2	-	-	1	-	2	1	2	1	2	1	1	2	1	2	2	1	1	1	1	-	-	
<i>V. minutissima</i> Papch.	Э	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>V. poljensis</i> Murb.	Етсм	IV	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>V. pseudoanagalloides</i> Papch.	ЕАбсм	IV	-	-	1	2	-	2	-	3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>V. pseudocatenata</i> Papch.	Ебт	IV	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	
<i>V. pseudoheureka</i> Papch.	ЕАтсм	IV	1	-	-	2	-	2	-	3	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>V. pseudoscardica</i> Papch.	Ебсм	III	1	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>V. scardicoides</i> Papch.	Ебт	IV	1	-	1	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	
<i>V. scutellata</i> L.	Гп	IV	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-	
<i>V. tenuis</i> Ledeb.	ЕАтм	IV	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	
<i>Lentibulariaceae</i>																									
<i>Utricularia australis</i> R. Br.	Пп	I	-	2	-	2	1	2	1	2	2	1	-	-	-	-	-	1	-	2	2	-	-	-	
<i>U. intermedia</i> Hayne	Гп	I	-	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
<i>U. minor</i> L.	Гп	I	-	1	-	-	-	1	-	1	1	1	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	-	

Таксоны	ГС	Экт	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>U. vulgaris</i> L.	Гп	I	2	3	4	4	2	4	3	4	3	4	2	1	3	2	3	3	3	3	3	3	3	2
<i>Plantaginaceae</i>																								
<i>Plantago intermedia</i> DC.	ЕАп	V	2	2	1	2	2	3	2	3	2	3	1	1	2	2	2	2	1	3	2	1	1	2
<i>Lamiaceae</i>																								
<i>Lycopus europaeus</i> L.	Гп	IV	4	4	4	4	4	5	4	4	4	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3
<i>L. exaltatus</i> L. fil.	ЕАбм	IV	2	1	1	2	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	2	2	2	2	2	1	-	-
<i>Mentha arvensis</i> L.	Гп	IV	4	4	3	4	4	5	4	5	4	5	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3
<i>M. longifolia</i> (L.) Huds.	ЕАбм	IV	1	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	2	1	1
<i>Scutellaria dubia</i> Taliev et Sirj.	ЕАтсм	IV	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. galericulata</i> L.	Гп	IV	3	3	2	3	3	4	3	4	3	5	3	2	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3
<i>S. hastifolia</i> L.	ЕСбм	IV	2	1	-	2	-	2	-	2	-	2	-	-	-	1	-	1	-	3	-	-	-	-
<i>Stachys palustris</i> L.	ЕАбм	IV	4	4	5	5	4	5	4	5	4	5	3	2	4	4	5	4	4	5	4	4	4	3
<i>Callitrichaceae</i>																								
<i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtner	Еп	I	2	2	2	2	3	3	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	2	2	2	2	1	1
<i>C. hermaphrodita</i> L.	Гп	I	1	1	1	1	-	2	1	1	1	-	1	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-
<i>C. palustris</i> L.	Пп	I	4	4	4	4	4	5	4	5	4	5	3	3	4	4	4	4	5	5	4	4	4	3
<i>Asteraceae</i>																								
<i>Bidens cernua</i> L.	Гбсм	IV	3	4	4	4	4	5	4	5	4	5	3	3	5	4	5	4	4	5	5	5	4	4
<i>B. frondosa</i> L.	Гбм	IV	-	-	-	3	-	2	-	2	-	2	1	-	-	1	-	-	1	2	-	-	-	-
<i>B. x garumnae</i> Jeanjean et Debray	ЕСАтсм	IV	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. radiata</i> Thuill.	ЕАбсм	IV	1	1	1	4	2	3	1	2	-	3	1	-	-	1	-	2	-	3	1	1	1	1
<i>B. tripartita</i> L.	Пп	IV	3	3	3	5	5	5	4	5	4	5	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Cirsium incanum</i> (S. G. Gmel.) Fisch.	ЕАп	V	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>C. oleraceum</i> (L.) Scop.	ЕСбм	IV	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	1	1	1	1	-	-	-	-
<i>C. setosum</i> (Willd.) Bess.	Гп	V	1	-	-	2	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	-	2	1	-	-	-
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	ЕАбм	IV	1	1	-	-	-	1	-	2	-	1	1	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	Гп	IV	3	3	2	4	3	4	4	4	3	4	3	3	4	4	4	4	3	4	3	3	3	3
<i>Inula britannica</i> L.	ЕАп	V	2	1	1	3	3	3	2	3	2	3	1	1	3	3	3	3	2	3	3	2	2	2
<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichenb.	ЕАбсм	IV	3	1	2	2	2	3	3	3	3	3	2	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Piarmica cartilaginea</i> (Ledeb. ex Reichenb.) Ledeb.	ЕСаг	IV	1	-	1	3	-	2	1	2	-	2	1	-	2	1	1	2	-	2	1	-	-	-
<i>P. salicifolia</i> (Bess.) Serg.	ЕАтсм	IV	-	-	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertn.	ЕАбм	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Senecio fluvianilis</i> Wallr.	ЕАбм	IV	1	-	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-

Таксоны	ГС	Экт	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>S. tataricus</i> Less.	ЕСбт	IV	2	1	1	3	-	3	2	3	-	2	-	-	1	-	1	2	1	2	2	2	1	-
<i>Tephrosieris palustris</i> (L.) Reichenb.	ЕАасм	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Mérat) M. Lainz.																								
<i>Tussilago farfara</i> L.	Гп	V	2	-	-	1	3	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	3	2
<i>Xanthium albinum</i> (Widd.) H. Scholz	Гбм	V	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>X. strumarium</i> L.	Пп	V	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-
<b>Liliopsida</b>																								
<b>Butomaceae</b>																								
<i>Butomus junceus</i> Turcz.	ЕАттр	II	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
<i>Butomus umbellatus</i> L.	ЕАп	II	5	5	4	5	4	5	5	5	3	5	3	3	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5
<b>Alismataceae</b>																								
<i>Alisma bjorqvistii</i> Tzvel.	ЕСбсм	II	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>A. gramineum</i> Lej.	Гбм	II	2	1	1	2	2	3	-	1	1	3	-	-	-	2	2	2	-	3	2	2	1	1
<i>A. juzepeczukii</i> Tzvel.	Еб	II	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>A. lanceolatum</i> With.	ЕАтм	II	1	1	2	2	-	2	-	-	-	2	-	-	-	1	-	1	1	1	2	1	1	-
<i>A. plantago-aquatica</i> L.	ЕАп	II	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>A. wahlenbergii</i> (Holmb.) Juz.	Еб	II	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	ЕАп	II	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<b>Hydrocharitaceae</b>																								
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	Пп	I	4	4	5	5	4	5	5	5	4	5	3	2	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	Гбм	I	4	5	5	5	2	5	5	5	4	5	4	2	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Stratiotes aloides</i> L.	ЕСбсм	I	1	3	3	3	-	3	2	3	2	3	1	-	3	2	3	3	2	3	3	2	2	2
<b>Scheuchzeriaceae</b>																								
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	Гат	IV	1	1	-	-	-	1	1	1	-	1	-	-	1	-	1	1	1	-	1	-	-	-
<b>Juncaginaceae</b>																								
<i>Triglochin palustre</i> L.	Гп	IV	2	2	2	2	1	3	2	2	1	1	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	1
<b>Potamogetonaceae</b>																								
<i>Potamogeton acutifolius</i> Link	Ебсм	I	1	1	1	2	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-
<i>P. x acutus</i> (Fisch.) Papch.	Ебт	I	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-
<i>P. alpinus</i> Balb.	Гбсм	I	1	1	1	1	-	2	-	2	1	1	1	-	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>P. x babingtonii</i> A. Benn.	Ебт	I	1	2	1	1	-	2	-	2	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	Гп	I	4	4	4	5	5	5	4	5	5	5	4	4	4	5	5	5	4	5	5	5	4	4
<i>P. biformis</i> Hagstr.	ЕАтсм	I	-	1	-	4	2	3	-	2	-	3	2	-	-	1	1	2	1	3	1	-	1	1

Таксоны	ГС	Экт	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>P. x biformoides</i> Papch.	Э	1	-	-	-	2	-	1	-	1	-	1	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>P. x cognatus</i> Aschers. et Graebn.	ЕСбт	1	1	1	-	1	-	1	-	1	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-
<i>P. compressus</i> L.	Гбт	1	2	4	4	4	2	4	3	4	3	4	3	2	4	3	4	3	3	4	4	3	3	3
<i>P. x cooperi</i> (Fryer) Fryer	Гп	1	1	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>P. crispus</i> L.	Пп	1	4	3	3	3	2	5	4	4	3	3	2	2	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4
<i>P. x decipiens</i> Nolte	БАп	1	1	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	1	-	1	1	-	-	-
<i>P. x fluitans</i> Roth	Ебсм	1	-	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. x franconicus</i> Fisch.	Ебт	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>P. friesii</i> Rupr.	Гбсм	1	2	3	3	3	3	4	3	3	3	3	2	2	3	2	3	3	2	3	3	2	1	1
<i>P. gramineus</i> L.	Гбт	1	1	2	-	1	-	2	-	1	-	2	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-
<i>P. graminifolius</i> (Fries) Fryer	ЕСбт	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. henningii</i> A. Benn.	Ебсм	1	-	1	1	-	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-
<i>P. heterophyllus</i> Schreb.	Гп	1	-	1	1	1	1	2	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>P. x lacunatifolius</i> Papch.	Э	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. lacunatus</i> Hagstr.	ЕСбт	1	1	-	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. longifolius</i> Gay	БАбсм	1	1	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>P. lucens</i> L.	ЕСп	1	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	4	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>P. x mariensis</i> Papch.	Э	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. x mucronulatus</i> (Fisch.) Papch.	Ебт	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>P. natans</i> L.	Гбсм	1	4	5	5	5	4	5	5	5	5	5	4	2	2	4	5	4	5	5	5	5	5	4
<i>P. x nerictus</i> Hagstr.	Ебт	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. x nerviger</i> Wölfg.	Ебт	1	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. x nitens</i> Web.	Гп	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. nodosus</i> Poir.	Гп	1	3	1	1	1	-	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	3	3	3
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch	Гбсм	1	1	1	1	1	1	2	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	1	-
<i>P. x olivaceus</i> Baagöe	Еб	1	1	-	1	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. panormitanus</i> Biv.-Bern.	Ебт	1	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>P. pectinatus</i> L.	Пп	1	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>P. perfoliatus</i> L.	Пп	1	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>P. praelongus</i> Wulf.	Гбт	1	1	1	1	1	-	2	1	2	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>P. x pseudolacunatus</i> Papch.	Э	1	-	-	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. x pseudolongifolius</i> Papch.	Ебсм	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>P. x pseudosarmaticus</i> Papch.	Э	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-

ТАКСОНЫ	ГС	ЭКТ	P	O	C	B	П	О6	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>P. pusillus</i> L.	Гп	I	3	3	3	3	4	4	3	3	3	3	2	2	2	4	3	4	3	3	4	3	3	3	
<i>P. rutilus</i> Wolfg.	Е6т	I	-	1	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>P. sarmaticus</i> Maemets	ЕА6см	I	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	
<i>P. x serrulatus</i> Schrad. ex Opiz	ЕАп	I	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	
<i>P. x sparganii</i> Laest. ex Beurl.	Г6т	I	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>P. x torssanderi</i> (Tis.) Hagstr.	Е6т	I	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	
<i>P. trichoides</i> Cham. et Schlecht.	ЕА6м	I	2	2	3	3	4	4	2	3	3	4	3	2	2	4	3	4	3	3	3	3	3	3	
<i>P. wolfgangii</i> Kihlm	ЕА6т	I	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>P. x zizii</i> Mert. et Koch.	ЕАп	I	-	-	1	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>Zannichelliaceae</i>																									
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Г6см	I	2	-	-	-	2	2	-	-	-	-	-	1	1	2	-	1	1	1	1	2	1	1	
<i>Najadaceae</i>																									
<i>Caulinia flexilis</i> Willd.	Г6т	I	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. minor</i> (All.) Coss. et Germ.	ЕА6м	I	1	-	1	1	1	1	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>Najas major</i> All.	ЕА6м	I	1	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	
<i>N. marina</i> L.	Г6т	I	-	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
<i>Iridaceae</i>																									
<i>Iris pseudacorus</i> L.	ЕА6м	III	3	4	4	4	3	4	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
<i>I. sibirica</i> L.	ЕА6м	V	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1	-	1	1	-	-	-	
<i>Juncaceae</i>																									
<i>Juncus alpino-articulatus</i> Chaix	Гп	IV	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	
<i>J. ambiguus</i> Guss.	ЕАп	IV	3	2	3	3	1	3	2	2	2	3	2	2	2	3	2	3	3	3	3	3	3	3	
<i>J. articulatus</i> L.	Гп	IV	3	3	3	4	3	4	3	4	3	4	2	2	3	3	3	4	3	4	4	3	3	3	
<i>J. atratus</i> Krock.	ЕА6см	IV	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	
<i>J. bufonius</i> L.	Гп	IV	2	2	2	3	1	3	3	3	3	3	2	2	3	1	2	1	1	1	1	-	-	-	
<i>J. compressus</i> Jacq.	ЕА6м	IV	4	3	3	4	3	4	4	4	4	4	3	2	3	4	3	4	3	4	4	3	3	3	
<i>J. conglomeratus</i> L.	Е6м	IV	1	1	-	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1	1	1	1	-	-	-	
<i>J. effusus</i> L.	ЕС6м	IV	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	
<i>J. filiformis</i> L.	Гп	IV	2	2	2	2	-	3	2	3	2	2	1	1	2	2	2	3	1	2	2	1	-	-	
<i>J. gerardii</i> Loisel.	Гп	IV	-	-	-	1	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	3	3	
<i>J. juzepczukii</i> V. Krech. et Gontsch.	ЕС6см	IV	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>J. nastantus</i> V. Krecz. et Gontsch.	ЕА6см	IV	2	2	2	3	1	3	2	3	2	3	2	1	2	2	2	3	2	3	2	2	2	1	
<i>J. tenageia</i> Ehrh. ex L. fil.	ЕС6м	IV	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	

Таксоны	ГС	Экт	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>J. tenuis</i> Willd.	ЕАбм	IV	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cyperaceae</i>																								
<i>Blysmus compressus</i> (L.) Panz. ex Link	ЕАбм	IV	1	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bolboschoenus koshevníkovii</i> (Litv.) A.E. Kozhevnikov	ЕАтм	III	3	1	2	2	2	3	-	1	1	1	-	1	-	3	2	3	2	3	2	2	2	2
<i>B. maritimus</i> (L.) Palla	Гп	III	3	3	3	3	3	3	1	2	1	3	1	1	2	2	2	2	2	4	3	3	3	3
<i>Carex acuta</i> L.	ЕСасм	III	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	ЕАбм	III	3	1	2	2	1	3	2	2	2	3	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. x allolepis</i> Rechb.	ЕСбт	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>C. appropinquata</i> Schum.	ЕСбт	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>C. aquatilis</i> Wahlenb.	Гат	III	-	1	1	1	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>C. atherodes</i> Spreng.	Гбсм	IV	1	1	1	2	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1	2	2	-	-	-
<i>C. x elytroides</i> Fries	ЕСбт	III	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. x bogstadensis</i> Kük.	ЕСбт	III	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. bohemica</i> Schreb.	ЕАбсм	IV	-	1	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
<i>C. cespitosa x omskiana</i>	Э	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>C. cinerea</i> Poll.	Пп	IV	-	2	2	2	-	2	1	2	1	1	-	-	1	-	1	1	-	2	2	-	-	-
<i>C. colchica</i> J. Gay	ЕАтсм	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>C. contigua</i> Hoppe	Гп	V	-	-	-	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>C. diandra</i> Schrank	Пп	IV	-	1	1	-	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
<i>C. elongata</i> L.	ЕСп	IV	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. flava</i> L.	Гат	IV	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>C. x friesii</i> Blytt.	ЕСбт	III	1	1	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-
<i>C. hirta</i> L.	ЕАбм	V	3	1	1	2	3	3	2	3	2	3	1	1	2	3	2	3	2	3	3	2	1	1
<i>C. juceella</i> (Fries) Th. Fries	Еат	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>C. leporina</i> L.	Пп	IV	1	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	2	1	-	-
<i>C. melanostachya</i> Bieb. ex Willd.	ЕАтм	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	Гасм	IV	-	1	-	2	2	2	1	1	-	1	-	-	-	2	1	2	-	1	-	-	-	-
<i>C. omskiana</i> Meinsh.	ЕАбсм	IV	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>C. x pannwitziana</i> Figert	ЕСбт	IV	-	1	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
<i>C. praecox</i> Schreb.	ЕАбсм	V	-	1	1	2	-	2	-	1	-	1	-	-	-	1	-	1	-	2	-	-	-	-
<i>C. pseudocyperus</i> L.	Гп	IV	2	3	3	3	2	4	3	4	3	4	2	2	4	3	4	3	3	4	4	3	3	3
<i>C. rhynchophysa</i> C. A. Mey.	Гп	III	1	1	1	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>C. riparia</i> Curt.	ЕАбм	III	3	3	2	4	3	4	3	3	2	4	2	1	3	2	3	4	3	4	4	3	3	3

Таксоны	ГС	Экт	P	O	C	B	П	O6	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
<i>C. rostrata</i> Stokes	Гп	III	3	4	4	4	3	5	4	5	3	5	3	3	4	4	5	4	4	5	4	3	3	1		
<i>C. x toezensis</i> Simonk.	ЕАТМ	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>C. vesicaria</i> L.	ЕАп	III	3	4	4	4	3	5	4	5	3	5	3	3	4	4	5	4	4	5	5	4	3	2		
<i>C. vulpina</i> L.	ЕАбм	IV	-	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	-	2	2	2	2	1	2	2	1	1	-		
<i>Cyperus fuscus</i> L.	Гбм	IV	3	1	1	2	-	3	2	3	2	3	1	1	2	1	1	2	2	3	2	2	1	-		
<i>C. glaber</i> L.	ЕАсмм	IV	1	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1		
<i>Dichostylis micheliana</i> (L.) Ness	ЕАттр	IV	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	Гп	III	3	2	3	4	1	4	3	4	3	4	2	1	3	3	3	3	3	4	3	2	1	-		
<i>E. austriaca</i> Hayek	ЕАбм	III	1	1	-	1	-	1	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-		
<i>E. klinge</i> (Meinsh.) B. Fedtsch.	ЕАтсм	IV	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-		
<i>E. mamillata</i> Lindb. fil.	ЕАбт	III	1	-	1	2	1	2	-	1	-	1	-	-	-	2	2	-	1	1	1	-	-	-		
<i>E. mitracarpa</i> Steud.	ЕАтсм	III	1	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-		
<i>E. ovata</i> (Roth) Roem. et Schult.	Гп	IV	1	1	-	-	-	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-		
<i>E. polustris</i> (L.) Roem. et Schult.	Гп	III	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5		
<i>E. uniglumis</i> (Link) Schult.	ЕАп	III	1	-	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	1	-	1	-	-	-		
<i>Mariscus hamulosus</i> (Bieb.) Hooper	ЕАТМ	IV	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Scirpus lacustris</i> L.	ЕАп	II	5	5	4	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5		
<i>S. radicans</i> Schkuhr	ЕАбм	IV	2	1	2	2	-	2	1	2	-	1	-	-	-	2	1	2	1	-	-	-	-	-		
<i>S. supinus</i> L.	ЕАттр	IV	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-		
<i>S. sylvaticus</i> L.	ЕАбм	IV	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4		
<i>S. tabernaemontani</i> C. C. Gmel.	Гбм	II	3	3	2	2	1	3	1	2	-	1	-	-	-	2	1	3	3	3	3	3	3	3		
<i>Poaceae</i>																										
<i>Agrostis albida</i> Trin.	ЕСтсм	III	1	1	1	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-		
<i>A. canina</i> L.	ЕАбт	V	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>A. gigantea</i> Roth	Гп	V	2	2	2	3	2	3	2	3	1	3	1	1	2	2	2	3	1	3	2	2	1	-		
<i>A. stolonifera</i> L.	Гп	III	4	4	4	5	4	5	4	5	3	5	3	3	4	4	4	5	4	5	5	4	4	4		
<i>A. tenuis</i> Sibth.	ЕАп	V	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	Гп	IV	2	2	2	3	2	3	1	2	1	2	1	-	2	1	2	2	1	2	2	1	1	1		
<i>A. arundinaceus</i> Poir.	ЕАп	IV	1	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-		
<i>A. gemiculatus</i> L.	ЕАбт	IV	1	-	-	-	2	2	1	1	1	1	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>A. pratensis</i> L.	Гп	V	-	-	-	2	2	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1	-	2	1	1	1	1		
<i>Beckmannia cruciformis</i> (L.) Host	ЕАбсм	IV	-	-	2	2	1	2	-	1	1	1	-	-	-	1	1	1	-	1	1	1	1	-		
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	Гп	V	1	-	-	2	2	2	1	1	1	1	1	-	-	1	-	1	-	2	1	1	1	1		

Таксоны	ГС	Экт	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	ЕСбт	IV	1	1	1	1	1	2	-	1	1	1	1	-	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-
<i>C. epigeios</i> (L.) Roth	ЕАп	V	-	-	-	1	2	1	1	1	-	1	-	-	1	-	1	-	1	1	1	1	1	1
<i>C. lapponica</i> (Wahlenb.) C. Hartm.	Габ	IV	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb.	Гп	IV	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>C. phragmitoides</i> Hartm.	ЕСат	IV	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pseudophragmites</i> (Hall. fil.) Koel.	ЕАбм	IV	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	Гп	III	3	1	-	1	3	3	1	1	2	1	1	2	1	2	-	2	-	2	3	3	3	2
<i>Crypsis alopecuroides</i> (Pill. et Mitt.) Schrad.	ЕСбм	V	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>C. schoenoides</i> (L.) Lam.	ЕАтм	V	1	-	-	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	Гп	IV	2	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	2	2	1	1	-
<i>Digitaria ischaemum</i> (Schreb.) Muehl	Гтм	V	1	-	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-
<i>Echinochloa caudata</i> Roshev.	ЕАтсм	IV	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>E. crusgalli</i> (L.) Beauv.	Пп	IV	3	-	-	3	2	3	1	3	1	3	1	1	1	3	1	2	1	3	3	2	2	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	Гп	V	3	2	3	3	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) Beauv.	ЕАбм	IV	1	-	-	2	-	2	-	2	-	2	-	-	-	-	-	1	2	1	1	-	-	-
<i>E. suaveolens</i> A. Beck. ex Claus	ЕАтм	IV	1	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	Гп	V	1	-	-	-	2	2	1	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-	2	1	1	1	1
<i>F. rubra</i> L.	Гп	V	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Glyceria arundinacea</i> Kunth	Етм	II	1	-	-	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-
<i>G. fluitans</i> (L.) R. Br.	ЕСАп	III	3	2	3	1	3	3	2	3	2	3	2	2	3	3	2	3	2	3	2	2	2	1
<i>G. lithuanica</i> (Gorski) Gorski	ЕАбм	V	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. maxima</i> (C. Hartm.) Holmb	ЕСбсм	II	4	4	4	5	2	5	4	5	3	5	3	2	5	3	5	5	5	5	5	5	4	-
<i>G. notata</i> Chevall.	ЕАбм	IV	2	2	-	-	2	3	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	3	1	1	1
<i>Hierochloa arctica</i> C. Presl	Гат	V	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>H. odorata</i> (L.) Beauv.	Гат	V	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. repens</i> (Host) Beauv.	ЕСтсм	V	-	-	-	2	-	1	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Ileersia oryzoides</i> (L.) Sw.	Гтм	IV	2	1	1	1	1	2	2	2	1	1	-	-	-	2	-	1	1	2	1	1	1	1
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rausch.	Гп	IV	4	3	3	5	4	4	4	5	4	5	4	3	4	4	4	4	4	5	5	5	5	3
<i>Phragmites altissimus</i> (Benth.) Nabile	ЕАттр	II	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Ph. australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Пп	II	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Poa annua</i> L.	Пп	V	1	-	-	1	-	1	-	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. palustris</i> L.	Гп	IV	1	3	3	4	2	4	3	4	2	4	1	-	3	1	3	3	2	4	3	2	2	1
<i>P. remota</i> Forsell.	ЕАбсм	IV	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-

Таксоны	ГС	Экт	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>P. trivialis</i> L.	Гп	IV	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Puccinella distans</i> (Jacq.) Parl.	Гп	V	1	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>Scolochloa festuacea</i> (Willd.) Link	Гбсм	II	2	2	1	1	-	2	-	1	1	1	-	-	-	-	1	1	1	2	1	1	-	-
<i>Zizania aquatica</i> L.	САбт	II	1	1	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-
<i>Z. latifolia</i> (Griseb.) Stapf	Атм	II	-	1	1	1	1	2	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	1	1	-	-	1	-
<i>Araceae</i>																								
<i>Acorus calamus</i> L.	Гбсм	III	1	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	-
<i>Calla palustris</i> L.	Гбт	III	2	3	3	1	-	3	3	4	2	2	-	-	1	-	2	2	-	-	1	1	-	-
<i>Lemnaceae</i>																								
<i>Lemna gibba</i> L.	Гбтр	I	1	-	2	2	-	2	-	1	-	1	-	-	-	-	1	2	2	-	1	2	1	-
<i>L. minor</i> L.	Пп	I	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>L. trisulca</i> L.	Пп	I	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	Пп	I	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Sparganiaceae</i>																								
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	Гп	II	4	5	5	4	4	5	5	5	5	5	4	4	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>S. erectum</i> L.	ЕСбм	II	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4
<i>S. gramineum</i> Georgi	ЕАбт	II	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. microcarpum</i> (Neum.) Raunk.	ЕАбм	II	2	1	3	1	1	3	2	3	-	-	-	-	-	2	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>S. minimum</i> Wallr.	Гбсм	II	-	1	1	-	-	1	1	2	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. neglectum</i> Beeby	ЕАтм	II	2	1	1	1	-	2	-	1	1	1	-	-	-	-	1	1	2	2	2	2	2	2
<i>Typhaceae</i>																								
<i>Typha angustifolia</i> L.	Пп	II	5	4	4	5	5	5	4	4	4	5	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>T. x glauca</i> Godr.	ЕСАбм	II	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>T. latifolia</i> L.	Гп	II	4	4	3	2	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4	4	3
<i>T. laxmannii</i> Lepech.	ЕАтм	II	1	1	1	2	2	2	-	-	-	1	-	-	-	-	1	2	1	-	2	2	2	3

Примечание: ГС - географический статус (в региональном отношении: П - плорирегionalные, Г - голарктические, ЕСА - евросевероамериканские, ЕА - евроазиатские, ЕС - евросибирские, Е - европейские, Э - эндемичные; в зональном отношении: п - плоризональные, асм - арктосубмеридиональные, ат - арктотемператные, аб - арктобореальные, бтр - бореально-тропические, бм - бореально-меридиональные, бсм - бореально-субмеридиональные, бт - бореально-температные, б - бореальные, ттр - температурно-тропические, тм - температурно-меридиональные, тсм - температурно-субмеридиональные, смм - субмеридионально-меридиональные); Экт - экотипы растений (I - гидрофиты, II - гелюфиты, III - гигрогелюфиты, IV - гигрофиты, V - гигромезофиты и мезофиты); водные объекты: Р - реки и другие водотоки, О - озера водоразделов и террас, С - старицы рек, В - крупные водохранилища, П - пруды и малые водохранилища, Об - все типы водоемов и водотоков территории; название природных районов под соответствующими номерами (1 - 16) см. по тексту. 1 - 5 - классы частоты встречаемости видов: 1 - редко, 2 - изредка (не часто), 3 - умеренно, 4 - часто, 5 - обычный вид (очень часто).

Таблица 6. Список гибридов флоры водоемов и водотоков Среднего Поволжья

Таксоны	Гибридные формулы
<i>Equisetaceae</i>	
<i>Equisetum</i> x <i>litorale</i> Kuhl. ex Rupr.	<i>E. arvense</i> L. x <i>E. fluviatile</i> L.
<i>E.</i> x <i>trachydodon</i> A. Br.	<i>E. hyemale</i> L. x <i>E. variegatum</i> Schleich. ex Web. et Wöhr
<i>Nymphaeaceae</i>	
<i>Nuphar</i> x <i>spenneriana</i> Gaudin	<i>N. lutea</i> (L.) Smith x <i>N. pumila</i> (Timm) DC.
<i>Nymphaea</i> x <i>borealis</i> E. Camus.	<i>N. alba</i> L. x <i>N. candida</i> J. Presl
<i>Ranunculaceae</i>	
<i>Batrachium</i> x <i>felixii</i> Soó	<i>B. circinatum</i> (Sibth.) Spach x <i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Bosch
<i>Polygonaceae</i>	
<i>Rumex</i> x <i>heterophyllum</i> C.F. Schultz	<i>R. aquaticus</i> L. x <i>R. hydrolopathum</i> Huds.
<i>R.</i> x <i>scharlokii</i> Abrom.	<i>R. maritimus</i> L. x <i>R. ucrainicus</i> Fisch. ex Spreng
<i>R.</i> x <i>stenophylloides</i> Simonk.	<i>R. maritimus</i> L. x <i>R. stenophyllum</i> Ledeb.
<i>Brassicaceae</i>	
<i>Rorippa</i> x <i>anceps</i> (Wahlenb.) Reichenb.	<i>R. amphibia</i> (L.) Bess. x <i>R. sylvestris</i> (L.) Bess.
<i>R.</i> x <i>armoracioides</i> (Tausch) Fuss	<i>R. austriaca</i> (Crantz) Bess. x <i>R. sylvestris</i> L.
<i>Salicaceae</i>	
<i>Salix acutifolia</i> x <i>myrsinifolia</i>	<i>S. acutifolia</i> Willd. x <i>S. myrsinifolia</i> Salisb.
<i>S. caprea</i> x <i>pentandra</i>	<i>S. caprea</i> L. x <i>S. pentandra</i> L.
<i>S.</i> x <i>holosericea</i> Willd.	<i>S. cinerea</i> L. x <i>S. viminalis</i> L.
<i>S.</i> x <i>kirilowiana</i> Stschegl.	<i>S. alba</i> L. x <i>S. viminalis</i> L.
<i>S.</i> x <i>laurina</i> Sm.	<i>S. cinerea</i> L. x <i>S. phyllicifolia</i> L.
<i>S.</i> x <i>lispoclados</i> Dode	<i>S. alba</i> L. x <i>S. pentandra</i> L.
<i>S.</i> x <i>puberula</i> Doell.	<i>S. cinerea</i> L. x <i>S. myrsinifolia</i> Salisb.
<i>S.</i> x <i>reichardtii</i> A. Kern.	<i>S. caprea</i> L. x <i>S. cinerea</i> L.
<i>S.</i> x <i>rubens</i> Schrank	<i>S. alba</i> L. x <i>S. fragilis</i> L.
<i>S.</i> x <i>smithiana</i> Hart.	<i>S. caprea</i> L. x <i>S. viminalis</i> L.
<i>Asteraceae</i>	
<i>Bidens</i> x <i>garumnae</i> Jeaniean et Debray	<i>B. frondosa</i> L. x <i>B. tripartita</i> L.
<i>Potamogetonaceae</i>	
<i>Potamogeton</i> x <i>acutus</i> (Fisch.) Papch.	<i>P. berchtoldii</i> Fieb. x <i>P. pusillus</i> L.
<i>P.</i> x <i>babingtonii</i> A. Benn.	<i>P. lucens</i> L. x <i>P. praelongus</i> Wulf.
<i>P.</i> x <i>biformoides</i> Papch.	<i>P. biformis</i> Hagstr. x <i>P. graminifolius</i> (Fries) Fryer
<i>P.</i> x <i>cognatus</i> Aschers. et Graebn.	<i>P. perfoliatus</i> L. x <i>P. praelongus</i> Wulf.
<i>P.</i> x <i>cooperi</i> (Fryer) Fryer	<i>P. crispus</i> L. x <i>P. perfoliatus</i> L.
<i>P.</i> x <i>decipiens</i> Nolte	<i>P. lucens</i> L. x <i>P. perfoliatus</i> L.
<i>P.</i> x <i>fluitans</i> Roth	<i>P. lucens</i> L. x <i>P. natans</i> L.
<i>P.</i> x <i>franconicus</i> Fisch.	<i>P. berchtoldii</i> Fieb. x <i>P. trichoides</i> Cham. et Schlecht.
<i>P.</i> x <i>lacunatifolius</i> Papch.	<i>P. berchtoldii</i> Fieb. x <i>P. lacunatus</i> Hagstr.
<i>P.</i> x <i>mariensis</i> Papch.	<i>P. biformis</i> Hagstr. x <i>P. nodosus</i> Poir.
<i>P.</i> x <i>mucronulatus</i> (Fisch.) Papch	<i>P. lacunatus</i> Hagstr. x <i>P. panormitanus</i> Biv.-Bern.
<i>P.</i> x <i>nericeus</i> Hagstr.	<i>P. alpinus</i> Balb. x <i>P. gramineus</i> L.
<i>P.</i> x <i>nerviger</i> Wölg.	<i>P. alpinus</i> Balb. x <i>P. lucens</i> L.
<i>P.</i> x <i>nitens</i> Web.	<i>P. heterophyllum</i> Schreb. x <i>P. perfoliatus</i> L.
<i>P.</i> x <i>olivaceus</i> Baagöe ex G. Fisch.	<i>P. alpinus</i> Balb. x <i>P. crispus</i> L.
<i>P.</i> x <i>pseudolacunatus</i> Papch.	<i>P. lacunatus</i> Hagstr. x <i>P. pusillus</i> L.
<i>P.</i> x <i>pseudolongifolius</i> Papch.	<i>P. lucens</i> L. x <i>P. longifolius</i> Gay
<i>P.</i> x <i>pseudosarmaticus</i> Papch.	<i>P. lucens</i> L. x <i>P. sarmaticus</i> Mäemets
<i>P.</i> x <i>serrulatus</i> Schrad. ex Opiz	<i>P. crispus</i> L. x <i>P. gramineus</i> L.
<i>P.</i> x <i>sparganiiifolius</i> Laest. ex Beurl.	<i>P. gramineus</i> L. x <i>P. natans</i> L.
<i>P.</i> x <i>torssanderi</i> (Tis.) Hagstr.	<i>P. heterophyllum</i> Schreb. x <i>P. lucens</i> L. x <i>P. perfoliatus</i> L.
<i>P.</i> x <i>zizii</i> Mert. et Koch.	<i>P. gramineus</i> L. x <i>P. lucens</i> L.
<i>Cyperaceae</i>	
<i>Carex</i> x <i>allopis</i> Rehb.	<i>C. acuta</i> L. x <i>C. cespitosa</i> L.
<i>C.</i> x <i>bogstadensis</i> Kük.	<i>C. rhynchophysa</i> C. A. Mey. x <i>C. vesicaria</i> L.
<i>C.</i> x <i>elytroides</i> Fries	<i>C. acuta</i> L. x <i>C. nigra</i> (L.) Reichard
<i>C. cespitosa</i> x <i>omskiana</i>	<i>C. cespitosa</i> L. x <i>C. omskiana</i> Meinsh.
<i>C.</i> x <i>friesii</i> Blytt.	<i>C. rhynchophysa</i> C. A. Mey. x <i>C. rostrata</i> Stokes
<i>C.</i> x <i>pannewitziana</i> Figert.	<i>C. rostrata</i> Stokes x <i>C. vesicaria</i> L.
<i>C.</i> x <i>toezensis</i> Simonk.	<i>C. melanostachya</i> Bieb. ex Willd. x <i>C. riparia</i> Curt.
<i>Typhaceae</i>	
<i>Typha</i> x <i>glauca</i> Gord.	<i>T. angustifolia</i> L. x <i>T. latifolia</i> L.

продолговатые или овальные, округленные или тупо треугольные на верхушке, в основании круто переходящие в длинный черешок, длина пластинки 4 - 8 см, ширина - 1.5 - 3 см: на генеративном побеге по 3 - 6 и более плавающих листьев. Погруженные листья тонкие, прозрачные или полупрозрачные, линейные, линейно-ланцетные, линейно-лопатчатые, на главном стебле 8 - 13 см дл. и 0.5 - 1 см шир., на конечных ветвях (2) 3 - 4 см дл. и 4 - 5 мм шир., тупые или с коротким острием, сидячие, в верхней части стебля могут быть на черешках. Цветоносы по одному, тонкие, прямые или изогнутые, 5 - 7 см дл. Колоски 2-3 см дл. Плоды (найжены растения с не вполне зрелыми плодами) по форме и размерам похожи на плоды *P. bififormis*, но имеют острый киль.

От *P. bififormis* отличается более крупными погруженными листьями (до 8 - 13 см дл., а не до 4 см дл.) и менее интенсивным повторным ветвлением боковых побегов. От *P. graminifolius* - многократным повторным ветвлением, наличием линейно-лопатчатых листьев на концах ветвей, большим числом плавающих листьев и крупными плодами. От близкого *P. x mariensis* - меньшими размерами всех листьев, кожистыми, а не утолщенными плавающими листьями, переходящими в узкий, а не широкий черешок, и отсутствием черешков у листьев боковых побегов.

По материалам гербариев МГУ (MW) и ИБВВ РАН (IBIW) известен из-под Новочеркасска, с низовьев Дона, со среднего течения и с низовьев р. Оки и с Куйбышевского водохранилища. На последнем встречается главным образом выше г. Казани (мелководья у островов и в заливе по р. Илеть, заостровные участки водохранилища в районе пос. Васильево, мелководья Свяжского отрога), а также отмечен по р. Каме выше Чистополя.

В Куйбышевском водохранилище (мелководья у устья р. Илеть) встречен еще один ранее неизвестный рдест, являющийся гибридом между *P. nodosus* и *P. bififormis*. Он описан под названием *P. x mariensis* Papch. (Папченков, 1997 а). Это относительно слабо ветвящееся растение с многочисленными крупными мясистыми плавающими листьями и с широкими, сравнительно малочисленными погруженными листьями. Последние несколько утолщенные, мало прозрачные, ланцетные, линейно- и продолговато-лопатчатые, на верхушке тупые или оттянутые в острие, книзу сужающиеся в черешок или сидячие (на черешках могут быть как на главном стебле, так и на боковых ветвях), зеленые или темно-зеленые, 4 - 8 см дл. и 0.6 - 1.7 см шир. Пластинки плавающих листьев 6 - 9 x 3 - 4 см, от продолговатых до овальных, на верхушке и у основания закругленные или широкотреугольные, плотные, толстоватые, охристо-зеленые, резко переходящие в широкий черешок различной длины. Цветоносы не толще утолщенной верхней части стебля, по 1 - 2 наверху побега. Имеющиеся незрелые плоды крупные, по форме похожи на плоды *P. nodosus*, но с длинным как у *P. bififormis* носиком. От *P. nodosus* этот рдест отли-

чается короткими линейно- и овально-лопатчатыми сидячими или коротко черешчатыми погруженными листьями. От *P. bififormis* и *P. x bififormoides* - гораздо более крупными подводными листьями, многие из которых (а не только верхние) имеют черешки, большими толстоватыми плавающими листьями и широкими черешками.

Пока известен только с верховьев Куйбышевского водохранилища.

Кроме 5 видов и двух вновь описанных гибридов, группа *P. gramineus* на территории Среднего Поволжья представлена еще четырьмя таксонами, имеющими гибридную природу, - это *P. x nericius*, *P. x nitens*, *P. x sparganifolius* и *P. x zizii*.

*P. x nericius* Hagstr. является довольно редким гибридом между *P. alpinus* Balb. и *P. gramineus* и известен здесь по двум находкам на мелководьях верховьев Куйбышевского водохранилища при впадении р. М. Кокшага и р. Илеть. Для него характерны отходящие от основания стебля многочисленные длинные побеги простые или с немногими небольшими ветвями. Погруженные листья в основании стебля иногда редуцированы до филлоидов, расположенные выше листья главного стебля имеют размеры 4 - 8 x 0.6 - 1.3 см, эллиптическую или удлинненно-эллиптическую форму, острые или тупые, иногда с остроконечием, волнистые и едва зубчатые по краю, по сторонам центральной жилки с полосками лакун, особенно широкими у основания, сидячие, верхние на черешке. Плавающие листья полужокожистые, эллиптические до продолговато-эллиптических, размером 3.8-7 x 1-2 см, на верхушке часто с небольшим острием, на коротком черешке. Цветоносы не утолщенные, не длиннее верхних листьев, с небольшим бесплодным колоском наверху. Цвет растения буровато-зеленый или зеленый, но меняющийся на красноватый при сушке.

*P. x nitens* Web. - самый старый из описанных рдестовых гибридов. К нему в большинстве случаев относят все гибриды между *P. perfoliatus* L. и агрегацией видов, близких к *P. gramineus*. При таком понимании этого таксона он представляет собой группу гибридов хотя и родственных, но разных видов. В гербарии ИБВВ РАН, например, эта группа представлена *P. x nitens* s. str., *P. x involutus* (Fryer) H. et J. Groves и *P. x falcatus* Fryer (Папченков, 1997 а), на Средней Волге не встречающихся. Известный же здесь по материалам гербария Казанского университета (KAZ) (Папченков, 1993 б) *P. x nitens* s. str. рассматривается как гибрид между *P. heterophyllus* и *P. perfoliatus* (Fryer, Bennett, 1915).

Это растение активно ветвится почти от основания стебля. Боковые побеги короткие, без повторного ветвления. Чаще всего имеются только погруженные, полустеблеобъемлющие, полупрозрачные листья, 4 - 9 (11) см дл. и 1 - 1.5 см шир., удлинненно-узкояйцевидной или реж. удлинненно-продолговатой формы, часто с приподнятыми кверху краями (лодочкообразно свернутые), с тупой или

приостренной верхушкой и округленные в основании. Цветоносы короткие, несколько толще стебля. Колосок густой, короткий. Плоды маленькие, полукруглые, с реброобразным килем, завязываются и вызревают редко. Цвет растения темно- или буровато-зеленый.

*P. x sparganiiifolius* Laest ex Beurl. - гибрид между *P. gramineus* и *P. natans* L. У таких растений наблюдается постепенный переход от филлоидов в нижней части стебля к длинным линейным и узколанцетным погруженным листьям на длинных черешках в средней его части до ланцетных и продолговатых полукожистых и кожистых плавающих листьев на верхушке побега. На рассматриваемой территории известен по находке в р. Юшут (Звениговский р-н Марий Эл) (Папченков, 1993б).

*P. x zizii* Mert. et Koch. Широко распространенный гибридный вид, возникший в результате гибридизации видов, относимых к *P. gramineus* s. l., с *P. lucens* L. На Средней Волге встречен лишь дважды на Куйбышевском водохранилище (Татарстан, Ланшевский р-н, мелководья у Зеленого Бора: Куйбышевский р-н, мелководья у островов возле Болгар). Имеет крепкий стебель со многими ветвями от основания. Ветви, в отличие от *P. lucens*, отходят под острым, а не прямым углом. На вершине побегов нередко бывают развиты кожистые или полукожистые плавающие листья, варьирующие по размеру, форме и длине черешка. Погруженные листья в основании стебля редуцированы до филлоидов, в остальной его части имеют пластинку 5-13 x 1-2,5 см, ланцетной, суженно-эллиптической, эллиптической или обратнояйцевидной формы, на верхушке оттянуты в острие или стянуты в небольшое остроконечие, обычно с мелковолнистой поверхностью и слабо зубчатые по краю, сидячие или на коротком черешке. Прилистники травянистые, иногда полукожистые, сложенные, на спинке с двумя килями, внизу стебля и на боковых побегах маленькие, сверху крупные. Цветоносы длинные, толстые, утолщенные сверху, часто образуют пучок на вершине побега. Плоды маленькие, латерально сплюснутые, с острым центральным и боковыми килями, со сдвинутым к брюшной стороне коротким носиком. Цвет растения зеленый, темно-зеленый, оливково-зеленый.

Кроме этого на Средней Волге много других гибридных рдестов (табл. 6). Прежде всего это гибриды из типовой секции рода: *P. x babingtonii* A. Benn., *P. x cognatus* Aschers. et Graebn., *P. x cooperi* (Fryer) Fryer, *P. x decipiens* Nolte, *P. x fluitans* Roth, *P. x nerviger* Wolff, *P. x pseudolongifolius* Parch. (новое название ранее описанного гибрида), *P. x pseudosarmaticus* Parch. (новый таксон) и *P. x torssanderi* (Tis.) Hagstr., а также из sect. *Batrachoseris* Irmisch.: *P. x olivaceus* Baagöe ex G. Fisch. и восстанавливаемый в качестве гибридного вид *P. x serrulatus* Schrad. ex Opiz.

*P. x babingtonii* A. Benn. габитуально больше похож на *P. lucens*, но имеет подобно *P. praelongus* Wulf. отчетливо коленчатый стебель. Листовые пластинки обычно овальной

формы: они округлены как внизу, резко переходя в короткий черешок, так и сверху, где имеют характерное для *P. lucens* острие или не имеют его. Он изредка встречается в разных частях Среднего Поволжья, но особенно характерен для озер 2-го природного района этой территории (табл. 5).

*P. x cognatus* Aschers. et Graebn. - другой гибрид *P. praelongus*, но уже с *P. perfoliatus*. Для него характерны полустеблеобъемлющие, удлинненно-треугольные листья, от округленного основания постепенно сужающиеся к тупой вершине с небольшим колпачком или без него. Отдельные находки данного гибридного растения отмечены во многих районах территории исследования, но большинство из них приходится на лесное Заволжье (табл. 5).

*P. x cooperi* (Fryer) Fryer - гибрид между *P. perfoliatus* и *P. crispus*. Габитуально больше похож на первый, но в пазухах листьев главного стебля этого растения обычно развиваются укороченные побеги с небольшими овально-лопатчатыми сидячими, но не стеблеобъемлющими листьями. При отсутствии пазушных побегов распознается по листьям основного побега, имеющих скорее узкоовальную с небольшим сужением к верхушке форму, чем яйцевидную, характерную для *P. perfoliatus*. Это один из самых широко распространенных гибридов (Wiegand, 1988; Preston, 1995). На Средней Волге он встречен в пруду, созданном на мелиоративной канаве в пойме р. Кубни (Чувашия) и в р. Ировке (приток р. Илети) в Татарстане.

*P. x decipiens* Nolte - гибрид *P. lucens* и *P. perfoliatus*. Относится к числу наиболее известных и широко распространенных гибридов (Wiegand, 1988; Preston, 1995). Он часто встречается и местами обилен на малых реках Верхнего Поволжья (Папченков и др., 1995, 1996, 1997; Папченков, 1996; Бобров, 1997 а, б; 1999 а, б). На Средней Волге отмечен в 5 районах, но везде редок (табл. 5). Растения этого гибридного вида хорошо узнаваемы по листьям: они похожи на небольшие листья *P. lucens*, но лишены черешка, не имеют остроконечия на верхушке и часто, особенно самые верхние, бывают неравномерно углом полу сложены или отчасти сверху завернуты, от стебля обычно отходят под прямым углом.

*P. x fluitans* Roth - хорошо известный, но, похоже, везде редко встречаемый гибрид между *P. lucens* и *P. natans*. На Средней Волге он известен по 2-м находкам: одна из них была сделана в 1932 г. в Зеленодольском р-не Татарстана ("водоемы среди слого-осоково-сфагновых болот"), другая - в 1988 г. в Волжском р-не Марий Эл (оз. Глухос). Погруженные листья этих растений в целом похожи на листья *P. lucens*, но более плотные, интенсивно-зеленые, заметно уже и короче, поверхность их обычно гладкая, а не волнистая, черешок от короткого до довольно длинного; плавающие листья, если они имеются, длинночерешковые, полукожистые или кожистые, без гибкого сочленения пластинки с черешком.

Для *P. x nerviger* Wolff, также имеющего одним из ро-

дителей *P. lucens*, но другим - *P. alpinus*, наоборот, характерны крупные листья, обычно более длинные, чем у типичного *P. lucens*, при той же или несколько меньшей ширине, сидячие или почти сидячие, малопрозрачные, темно-зеленые, часто краснеющие. На Средней Волге данный гибрид обнаружен лишь в оз. Яльчик (Волжский р-н Марий Эл), тогда как на Верхней Волге (судя по материалам гербария ИБВВ РАН) это растение распространено достаточно широко.

*P. x pseudolongifolius* Papch. nom. nov. - *P. longifolium* Kupf. (*P. longifolius* x *lucens*), 1906, Korresp. Bl. Nat. Ver. Riga, II: 161, 162; Graebn., 1907, in Engler, Pflanz., 31 (IV, 11): 78. Гибрид между *P. lucens* и *P. longifolius*. Он был описан Kupffer'ом (Graebner, 1907) под названием *P. longifolium*, которое отличается от названия другого вида рдеста (*P. longifolius* Gay, 1816, Encycl. bot., XII: 535) всего одной буквой и согласно ныне действующего кодекса ботанической номенклатуры (Международный кодекс..., 1996) не может быть использовано, поэтому предлагается новое название.

Для растений этого таксона характерно наличие крупных погруженных листьев (20 - 25 см длины при ширине 3 - 5 см) от широкой середины постепенно сужающихся к обским концам и имеющих короткие (около 5 мм) или длинные (1-1.5 см) черешки, при этом листья могут быть либо только крупными, либо сочетаться со сравнительно мелкими, более свойственными для типичного *P. lucens*, тогда как у *P. longifolius* все листья длинные (до 30 см), узкие (1.5-2.5 см), на значительном протяжении с параллельными краями, с черешком до 5 см. На Средней Волге данный гибрид встречен в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища (Ульяновская обл.).

*Potamogeton x pseudosarmaticus* Papch. nothosp. nov. - Hybrida *P. lucens* L. cum *P. sarmatici* Mäemets. Foliis iis *P. lucens* var. *acuminati* (Schum.) Fries conformis, sed secundum nervos omnes striis lacunaris.

Т у р у s: "Tataria, distr. Aktanysh, lac. Kuligash, 1 IX 1945, V. Baranov" (KAZ).

A f f i n a t a s. A similis *P. lucens* nervis lacunaris differt.

A г е а г е о г р а ф и с а. Volga Media endemica. - Растения этого гибрида (*P. lucens* x *P. sarmaticus*) по форме листьев очень похожи на *P. lucens* var. *acuminatus* (Schum.) Fries, но у всех основных жилок имеются полоски лакун, характерные для *P. sarmaticus* Mäemets. Таксон известен пока лишь по находке 1945 г. в оз. Кулигаш в Актанышском р-не Татарстана (Папченков, 1993 б).

*P. x torssanderi* (Tis.) Hagstr. - тройной гибрид: *P. heterophyllus* x *P. lucens* x *P. perfoliatus* (Галинск, 1964, 1969). В облике этого растения сочетаются признаки *P. x zizii* и *P. x decipiens* и его, возможно, следует рассматривать как гибрид *P. x zizii* с *P. perfoliatus*, либо *P. x decipiens* с *P. heterophyllus*. На Средней Волге собирался лишь однажды (Куйбышевское водохранилище, залив по р. Свияге) в 1960 г.

*P. x olivaceus* Ваагце ex G. Fisch. - гибрид между *P.*

*alpinus* и *P. crispus* - по форме листьев более похож на *P. crispus*, но они не курчавые, а плоские, более длинные при той же ширине и тупо- или остротреугольные, а не округленные, на верхушке; окраска листьев чаще всего такая же, как у *P. alpinus*, особенно часто бурокрашенными бывают главные жилки листьев. В Среднем Поволжье известен по 4-м находкам во 2-м природном районе: в р. Рутке (Горномарийский р-н Марий Эл), в р. Илети, в одной из ее стариц и в оз. Яльчик (Звениговский и Волжский р-ны Марий Эл).

*P. x serrulatus* Schrad. ex Opiz. - *P. serrulatus* Schrader ex Opiz, 1822, Flora V: 267. - *P. crispus* L. var. *serrulatus* (Schrad.) Reichb. Icon. fl. germ., 1838, VII; Graebner, 1907, in Engler, Pflanz., 31 (VI, 11): 99, fig. 23 d, e. Это растение, обычно рассматриваемое как форма рдеста курчавого с плоскими, более узкими и длинными листьями, часто заостренными на конце и имеющими отчетливые мелкие зубчики по краю лишь недалеко от верхушки листа, на мой взгляд, представляет собой гибрид между *P. crispus* и *P. gramineus*. Судя по указанию Гребнера (Graebner, 1907), таксон этот имеет евроазиатский пльоризональный ареал. На Средней Волге он отмечен в оз. Черном в г. Ульяновске, в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища и в р. Свияге в границах Ульяновской обл.

Не менее сложны и запутаны таксономические и номенклатурные проблемы в другой секции рода - в sect. *Graminifolii* Fries. И в первую очередь это относится к группе видов из родства *P. pusillus* L. s. l., которые неоднократно выделялись и вновь низводились до внутривидовых таксонов разного ранга этого обширного и в таком объеме чрезвычайно полиморфного вида. Наиболее ярко сложная структура этого таксона видна по работе Гребнера (Graebner, 1907), которым в пределах *P. pusillus* L. рассматривались subsp. *sturrockii* A. Benn., proles *berchtoldii* (Fieber) Aschers. с двумя вариациями и двумя субвариациями, proles *panormitanus* (Biv.) A. Benn. с тремя вариациями и одной субвариацией и пять вариаций типового подвида. При этом proles *panormitanus* этот автор отличал от типичного *P. pusillus* и от proles *berchtoldii* наличием несвойственных последним лопатчатых листьев под соцветиями и полужесткой консистенцией листовых пластинок. Последний признак указывал на промежуточное (но не гибридное) положение этого таксона между *P. pusillus* и *P. rutilus* Wolfg. (Fischer, 1907; Graebner, 1907). В качестве еще одного признака этого растения, Гребнером (Graebner, 1907), так же как и Фишером (Fischer, 1907), рассматривающего *P. panormitanus* в качестве самостоятельного и очень полиморфного вида, указывается наличие сетчатой средней жилки. В характеристиках вариаций данного таксона этот признак Гребнером не упоминается и, судя по их описанию, вряд ли имеет место. В характеристиках же многочисленных форм вида, даваемых Фишером, он присутствует только у var. *micronulatus* Fisch., сближаемой с *P. berchtoldii* Fieb. Похоже, что формы этой

вариации возникли при гибридизации *P. panormitanus*, в норме не имеющих лакун на листьях, с описанным Хагстрёмом (Hagström, 1916) *P. lacunatus* Hagstr., характеризующимся мягкими листьями с широкими полосками лакун как на лопатчатых верхушечных, так и на ниже расположенных линейных листьях. Считаю необходимым этой, с моей точки зрения, гибридной расе придать видовой ранг (см. ниже).

Таким образом, в группе *P. pusillus* s. l., помимо признаваемых сейчас большинством систематиков *P. pusillus* s. str. и *P. berchtoldii*, по моему мнению, необходимо рассматривать *P. panormitanus* Biv.-Bern., *P. lacunatus* Hagstr., *P. sturrockii* A. Benn. (последний на Средней Волге не известен) и образуемые ими гибриды.

Широко распространенные *P. pusillus* s. str. и *P. berchtoldii* было предложено различать прежде всего по влаглядицам листьев, сросшихся в нижней части у первого вида и полностью свободных у второго (Dandy, Taylor, 1938). Кроме того, у основания листьев *P. pusillus* нет желваков, вдоль плотной, несколько утолщенной средней жилки не развиваются лакуны, верхушка листа остротреугольная, тогда как у *P. berchtoldii* она притупленная, средняя жилка не утолщенная, вдоль нее в 1-3 ряда тянутся полоски лакун, желваки развиты (Мязметс, 1979; и др.)

*P. panormitanus* Biv.-Bern. обликом в целом похож на *P. pusillus*, но хорошо отличается от него верхушечными лопатчатыми и жестковатыми, лакированно-блестящими сверху срединными и нижними листьями (последнее особенно бросается в глаза у листьев, буреющих с возрастом). На территории Среднего Поволжья вид отмечен только для малых рек и прудов Приволжской возвышенности в пределах Чувашии.

*P. lacunatus* Hagstr. от близких видов, и прежде всего от *P. berchtoldii*, отличается широкой полоской лакун на верхних лопатчатых и обычных линейных листьях, занимающих все пространство между средней и сдвинутыми к краю боковыми жилками (у средних и нижних листьев эта полоска заметно уже). Отмечен там же, где и предыдущий вид, но встречен всего дважды: на ручье по оврагу в Аликовском р-не и в заболоченном лесу поймы р. Суры в Красночетайском р-не Чувашии.

Гибриды с участием видов этой группы:

*P. x acutus* (Fisch.) Papch. stat. nov. - *P. panormitanus* Biv. var. *acutus* Fisch., 1907, Ber. Bayr. Bot. Ges., XI:116. Анализ признаков, приводимых для описанной Фишером вариации (Fischer, 1907; Graebner, 1907), позволяют считать, что это гибрид между *P. berchtoldii* и *P. pusillus*. Внешне такие растения больше соответствуют *P. berchtoldii*, но у основания листьев нет железистых буторков (желваков) или у некоторых из них они едва заметны. В нижней части листа вдоль средней жилки иногда имеются очень узкие полоски лакун. Верхушка листа обычно более или менее острая. Наиболее распространенный гиб-

рид данной группы. В пределах Среднего Поволжья он был собран в нескольких местах татарского Закамья, в одном из прудов 5 природного района и в двух точках Куйбышевского водохранилища (залив по р. Свияга и Черемшанский залив).

*P. x franconicus* Fisch. (*P. berchtoldii* Fieb. x *P. trichoides* Cham. et Schlecht.). У G. Fischer'a (1907) и A. Garcke (1972) в качестве одного из родительских видов показан *P. pusillus*, а не *P. berchtoldii*, но из той же работы последнего автора следует, что в современном понимании (Dandy, Taylor, 1938; Haynes, 1974; Herr, Wiegand, 1985; и др.) прежний *P. pusillus* соответствует нынешнему *P. berchtoldii*.

Листья у *P. x franconicus* больше похожи на листья *P. trichoides* - длинные, постепенно заостренные на верхушке, в верхней половине обычно с одной жилкой, но нижней их половине часто имеют еще одну или две дополнительные, нередко прерывистые, жилки; у основания отдельных или многих листьев с той или иной мерой отчетливости проступают желвачки. В гербарии ИБВВ РАН есть сборы данного гибридного растения с двух точек Куйбышевского водохранилища (заливы по р. Илеть и р. Б. Черемшан).

*P. x lacunatifolius* Papch. nothosp. nov. - Hybrida *P. berchtoldii* Fieb. cum *P. lacunatus* Hagstr. Planta *P. berchtoldii* similes, sed folia suprema spathulata, abbreviatus (nec brevis), apice rotundata, late lacunaris.

Т у п у s: "Mari, aquatio Kujbyshev, sinus as fi. Ilet, 1 VIII 1960, L. Lisitsyna." (LE).

A f f i n a t a s. A similis *P. lacunatus* folia superima longius et lacunae foliaris media angustioribus differt.

A r e a g e o g r a p h i c a. Pars superior aquations Kujbyshev.

Гибрид *P. berchtoldii* Fieb. x *P. lacunatus* Hagstr. Во многом похож на *P. berchtoldii*, но имеет верхушечные подсоцветные листья хотя и не такие короткие, лопатчатые, как у *P. lacunatus*, но все же укороченные и закругленные на концах и с широкой, не сужающейся до верхушки листа полосой лакун. Такое растение однажды было собрано на Куйбышевском водохранилище в заливе по р. Илеть.

*P. x mucronulatus* (Fisch.) Papch. stat. nov. - *P. panormitanus* Biv. var. *mucronulatus* Fisch., 1907, Ber. Bayr. Bot. Ges., XI:115. (*P. lacunatus* Hagstr. x *P. panormitanus* Biv.-Bern.). Габитуально похож на *P. panormitanus*, но вдоль главных жилок листьев имеются лакунные зоны, характерные для *P. lacunatus*. Все находки этого растения связаны с территорией Чувашии (реки Сорма, Б. и М. Цивили, Кубня, приток Кубни).

*P. x pseudolacunatus* Papch. nothosp. nov. - Hybrida *P. lacunatus* Hagstr. cum *P. pusillus* L. Folia media et basalia lacunae nulla vel subnulla, sed folia suprema spathulata late lacunaris; basi foliorum strumosus carens (eglandulosae).

T y p u s: "Mari. distr. Zvenigov, superior aquations Kujbyshev. insula Sidelnikov interior, aquarium internus, 24 VI 1989, V. Papchenkov." (LE).

A f f i n a t a s. A P. lacunati foliis medis non lacunaris et eglandulosis basi foliorum differt. A P. pusilli foliis superioris spatulatis late lacunaribus differt.

A r e a g e o g r a p h i c a. Pars superior aquations Kujbyshev.

Гибрид *P. lacunatus* Hagstr. x *P. pusillus* L.. В отличие от *P. lacunatus* у средних и нижних листьев побегов лакун нет или они едва заметны и ярко выражены лишь у верхушечных лопатчатых листьев, у основания листьев отсутствуют желваки. Имеется один сбор из внутреннего водоема острова Сидельниковский, расположенного в зоне подпора Куйбышевского водохранилища.

Помимо редств, нуждается в комментариях и ряд таксонов других семейств.

Среди них необходимо обратить внимание прежде всего на *Nuphar* x *spenneriana* Gaudin (*N. x intermedia* Ledeb.) и *Nymphaea* x *borealis* E. Camus. Первая в литературе для территории Среднего Поволжья еще не приводилась, хотя мною она была найдена в р. Б. Кокшаге и в одном из озер поймы в низовьях р. Суры еще в 70-х гг., - тогда эти сборы были определены и опубликованы (Папченков, 1985б) как *Nuphar pumila* (Timm.) DC. В отличие от Верхнего Поволжья, на малых реках которого этот вид широко распространен и часто доминирует над кубышкой желтой, нередко вытесняя последнюю (Бобров, Папченков, 1995; Папченков и др., 1995; Бобров, 1997 а, б), на Средней Волге кубышка Спеннера редка (табл. 5), более мономорфна и представлена, судя по характеристикам плодов, данным Н. Н. Каденом (1951), большей частью var. *sublutea* Casp. Здесь этот гибридный вид, общее распространение которого главным образом связано с территориями, ранее покрытыми ледниками (Heslop-Harrison, 1953; Hejný et al., 1982), находится на южной границе своего ареала.

В отличие от кубышки, кувшинка северная для флоры Среднего Поволжья приводилась по сборам конца 19-го века из озер поймы Волги напротив г. Козьмодемьянска (территория Марий Эл) (Коржинский, 1892; Абрамов, 1989б) и была известна здесь по этой находке. Но, как показывают последние исследования гербарных материалов по кувшинке, представления о том, что на европейской территории России господствует *Nymphaea candida* J. Presl оказались не соответствующими действительности.

Еще Д. В. Дубыной (1982) для территории Украины было показано, что наиболее часто встречаются популяции кувшинки, растения которых по многим признакам занимают промежуточное положение между *Nymphaea alba* L. и *N. candida*. В этой ситуации необходимо было либо признавать наличие гибридизации между названными видами, либо объединять их в один видовой таксон, как это сделал, например, в отношении кубышки малой и

кубышки желтой при сходной ситуации О. Е. Beal (1956). Но в данном случае было принято не вполне понятное решение все промежуточные формы принять в качестве разновидностей *N. alba*, сохраняя в качестве самостоятельного, гораздо меньше чем *N. alba* варьирующего вида *N. candida*. То есть, *N. x borealis* Д. В. Дубыной признана не была, хотя все полученные материалы говорили о наличии и широком распространении этого таксона.

Просмотр большого материала по кувшинкам в гербариях МГУ и ИБВВ РАН показал, что подавляющее большинство сборов кувшинок с европейской территории России, определенных как *N. alba*, и очень многие сборы, обозначенные как *N. candida*, в той или иной степени не соответствуют подробным описаниям этих видов, приведенным во "Флоре СССР" (Комаров, 1937), а имеют признаки, принадлежащие как одному, так и другому виду, то есть должны быть отнесены к *N. x borealis*. Среди просмотренных материалов наиболее массовыми были сборы с Верхневолжского и Северо-Западного регионов, поэтому сделанное заключение относится прежде всего к ним. Со Средней Волги сборов не много и по ним преобладания *N. x borealis* над *N. candida* не ощущается, при этом все подтвержденные гербарием находки первой связаны с северной частью этой территории (ряд озер марийского лесного Заволжья, подтопленное водами Чебоксарского водохранилища озеро в пойме р. Суры, залив Куйбышевского водохранилища по р. Свияге и Камский отрог этого водохранилища). В связи с этим следует признать, что приведенная в табл. 5 частота встречаемости *N. candida*, определенная по записям в полевых дневниках, может быть завышенной и в ряде или во многих случаях мы имели дело с *N. x borealis*, а не с *N. candida*. Но сейчас, без дополнительных исследований, этот вопрос решить не возможно.

Еще один гибрид из числа гидрофитов имеется в роде *Batrachium* S. F. Gray (*Ranunculaceae*). Согласно В. И. Кречетовича (1937), сибирские и юго-восточноевропейские растения *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. отличаются от европейских более нежным строением листьев, имеющих тонкие и длинные доли, волосистыми влагалищами и более мелкими цветками. Они были обозначены как *Ranunculus circinatus* var. *tenuissimus* Frey. Подобные растения отмечены и в Среднем Поволжье (табл. 5) и очень часто встречаются на малых реках Верхневолжского бассейна (Бобров, Папченков, 1995; Бобров, 1997 а, б). На мой взгляд, мы имеем дело с гибридом *B. circinatum* (Sibth.) Spach. x *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch, называемым *B. x felixii* Soó (Dostál, 1982).

Необходимо также кратко остановиться на таком таксоне как *Typha* x *glauca* Godr. (*T. angustifolia* L. x *T. latifolia* L.). Гибрид *T. angustifolia* x *T. latifolia* впервые описал Кронфельд (Kronfeld, 1889) из Европы и он же отнес его к североамериканской *T. glauca* Gogt. Этот гибридный таксон хорошо известен в Северной Америке

(Fassett, Caltoun, 1952; Smith, 1962, 1967, 1987; Bayly, O'Neill, 1971; Flora ..., 1991; Gleason, Cronquist, 1991; и др.), отмечен в Центральной и Северной Европе (Luther, 1947; Krahulec, 1989) и долгое время оставался неизвестным у нас, хотя первые сборы его на Средней Волге были сделаны еще в 1925 г. (Папченков, 1993 в). Это растение, вступающее в гибридизацию с родительскими видами и поэтому имеющее значительно варьирующие признаки (Fassett, Caltoun, 1952; Bayly, O'Neill, 1971), было также встречено на Северо-Двинской озерной системе, но описано в качестве нового вида *T. kuzmichevii* A. Krasnova (Краснова, 1987).

Помимо рдестов, большим числом гибридов во флоре водотоков и водосмов Среднего Поволжья выделяются также ивы (табл. 6), но они не отражают специфику флоры водных объектов, поэтому в данной работе давать им подробную характеристику вряд ли уместно. Отмечу лишь, что если в первой половине 20-го века широкая гибридизация ив в отечественной литературе признавалась и нашла свое отражение в 5-м томе "Флоры СССР" (Назаров, 1936), то во второй его половине, после выхода в свет монографии А.К. Скворцова "Ивы СССР" (Скворцов, 1968), она стала игнорироваться полностью (Большаков, 1992; и др.) или почти полностью (все же признается гибрид *Salix alba* L. x *S. fragilis* L. и некоторые дальневосточные гибриды) (Скворцов, 1981; Недолужко, 1995; и др.), тогда как в Европе интерес к ивовым гибридам сохранился (Dostál, 1982; Diaz, Llamas, 1987; Stott, 1991; Lautenschlager-Fleury, Lautenschlager-Fleury, 1993; Christensen, 1997; и др.).

По *Bidens x garumnae* Jeanjean et Debray, являющейся гибридом между аборигенной *B. tripartita* L. североамериканской заносной *B. frondosa* L., пока информации немного: эта череда была известна в Западной Европе (Wagenitz, 1979) и на Украине (Мосякин, 1988), теперь обнаружена на Средней Волге (берег пруда в Медведевском р-не Марий Эл и железная дорога недалеко от Казани) (Папченков, 1993 в). Вероятно следует ожидать и другие ее находки.

Гибриды хвощей, осок, щавелей и жерушников достаточно хорошо известны, они часто упоминаются как в зарубежной, так и в отечественной литературе (Кречетович, 1935; Jonsell, 1973; Бобров, 1974; Егорова, 1976; Котов, 1979; Standley, 1985; Определитель..., 1986; Kukkonen, Toivonen, 1988; Малышев Л.И., 1990; Cayouette, Catling, 1992; Черепанов, 1995; Грабовская, 1996; и др.) и в особых комментариях не нуждаются.

Подробного рассмотрения требует еще одна сложная группа таксонов. При обработке материалов по роду *Veronica* L. sect. *Beccabunga* (Hill) Griseb., хранящихся в гербарии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) (около 200 листов) была обнаружена большая морфологическая неоднородность образцов, традиционно относимых к *V. anagallis-aquatica*

L. s. l. При использовании ключей и кратких характеристик ряда видов данной секции, приведенных в работах Н. Н. Цвелева (1984) и Г. Ю. Клиновой (1993), в сборах вероник этой группы, кроме *V. anagallis-aquatica* s. str., были выявлены *V. anagalloides* Guss., *V. heureka* (M. A. Fisch) Tzvel., *V. poljensis* Murb. и *V. tenuis* Ledeb. Однако оказалось, что большинство образцов в полной мере не соответствуют ни одному из ранее описанных таксонов. Многие из них сочетают в себе признаки 2-х, а иногда и 3-х известных видов и имеют несвойственное последним смешенное опушение. Такие растения, по-видимому, представляют собой сложный гибридный комплекс к настоящему времени вполне сформировавшихся видов, нормально размножающихся семенным путем. Многие из них встречаются на территории Среднего Поволжья. Описание и сведения о распространении этих видов приводятся ниже.

*Veronica pseudoheureka* Papch. sp. nov. - Planta haud alta, parciusculum ramificans, racemis brevibus, superioris, foliis lanceolatis vel late lanceolatis, basin apicemque versus attenuatis, superioris sessilibus, 1 - 2 paris basalibus breviter petiolatis, laminarum ab 0,8 - 1 x 0,3 - 0,4 cm ad 2 - 2,3 x 0,7 - 0,8 cm. Pediculi tenues, acuti vel oblique dispositi, pilis raris (ad singulis), simplicibus et glanduliferis, unicellularibus. Capsulae orbiculares vel late ovoidae, calyce breviores, aequilibus vel longior, circa 2,5 mm lg. (fig. 7).

Т у п у с: "Mari, distr. Zvenigov, aquatio Kujbyshev, insula Prisdelnikov, aqua tenuis, 25 VI 1989, V. Papchenkov, N 27739" (LE).

А ф ф и н а т а s. A similis *V. heureka* foliis angustioribus lanceolatis, pube mixto valde parco, non raro nullo differt.

А r e a г e o г r a ф и ч e s k a. Povolzhie Medium.



Рис. 7. *Veronica pseudoheureka* Papch. (голотип)

Это невысокое (5 - 20 см), слабоветвящееся растение с немногими, короткими, сосредоточенными сверху кистями, ланцетными или широколанцетными листьями, суживающиеся к обоим концам, с пластинкой от 0,8 - 1 см x 0,3 - 0,4 см до 2 - 2,3 x 0,7 - 0,8 см, верхние из них сидячие, 1 - 2 пары нижних - на коротких черешках. Цвето-

ножки тонкие, дуговидные или косо вверх отходящие, с редкими (до единичных) простыми и железистыми одно-клеточными волосками. Коробочки округлые или широко-яйцевидные, короче, равны или длиннее чашечки, около 2,5 мм дл. (рис. 7). От близкой *V. heureka* отличается более узкими ланцетными листьями и очень слабым смешанным, нередко отсутствующим опушением. Распространен в Среднем и Нижнем Поволжье. На Средней Волге в большом обилии встречается по обсыхающим отмелям в верховьях Куйбышевского водохранилища, а также отмечено для р. Юшут в Марий Эл.

***Veronica pseudoanagalloides* Papch. sp. nov.** - Planta 10 - 50 cm alt., in dimidio superiore virgato ramosa et eramosa vel ramulis brevibus oblique sursum vergentibus inferine. Cauls non crassus, durus. Racemi relative haud magni, densiusculi. Pediceli tenues, oblique dispositi, calice 1,5-plo longiora et bractis 1,5 - 2-plo longiora, glabra vel pilis 1 - 2-cellularibus glanduliferis et simplicibus, raris. Flores circa 3 mm diam., pallide colorati. Capsulae ad 2,5 mm lg., basin apicemque versus attenuatae vel superine rotundatae. Folia angustata, 3 - 4 cm lg. et 0,6 - 1,5 cm lt., sessilia, circa medium vel in tertia parte inferiore maxime latis (fig. 8).

**T y p u s:** "Aquatio Kujbyshev, reg. Uljanovskiana, sinus as fl. Utka, 24 VII 1983, L. Lisitsyna, N 11542" (LE).

**A f f i n a t a s.** Species nostra *V. anagalloidi* affinis, sed pubescentia nulla vel ea parca, mixta (pilli glanduliferi et simplices), capsulae cum apicibus cum elongatis, tum rotundatis.

**A r e a g e o g r a p h i c a.** Povolzhie, Kazachstan.



Рис. 8. *Veronica pseudoanagalloides* Papch. (голотип).

Растение 10 - 50 см выс., прутовидно ветвистое в верхней половине и не ветвистое или с небольшими вверх направленными веточками внизу. Стебель нетолстый, твердый. Цветочные кисти относительно небольшие, среднерасчлененные. Цветоножки тонкие, косо вверх направленные, в 1,5 раза длиннее чашечки и 1,5-2 раза длиннее прицветников, голые или слабоопушенные 1 - 2-клеточными железистыми и простыми волосками. Цветки около 3 мм в диам., светлоокрашенные. Коробочки около 2,5 мм дл., суженные к обоим концам или наверху закругленные. Листья узкие, 3 - 4 см дл. и 0,6 - 1,5 см шир., сидячие, с наибольшей шириной около середины или в нижней трети (рис. 8).

Вид близок к *V. anagalloides*, но не имеет опушения или слабо опушен смесью простых и железистых волосков, в кисти коробочки как с вытянутой, так и с округлой вершиной. Распространен в Верхнем и Среднем Поволжье и в ряде районов Казахстана. В пределах территории данного исследования встречен в зоне подпора Куйбышевского водохранилища и в его низовьях (залив Тургеневский, Ульяновская обл.), а также найден на обсыхающем дне одной из стариц р. Меши (Татарстан).

***Veronica pseudocatenata* Papch. sp. nov.** - Planta mediocris (30-60 cm alt.), caule succulento, cavo, ad 5 mm diam., ramis multis, oblique dispositis. Folia angustata, longa, ad 7-8 cm lg. et ad 0,6-1,5 cm lt., sessilia. Racemi rariflori, a brevium (7-8 cm) ad nimis longorum (16-18 cm). Pediceli tenues, a oblique dispositum ad squarrosorum et declinatorum, aequae ac calyx, bractae et axis inflorescentiae pilis 1-2-multicellularibus glandulosis admixtis simplicibus paucis. Capsulae orbiculatae, 2,5-3 mm lg., pro more calyce breviores, pilis brevibus glandulosis pubescentia (fig. 9).

**T y p u s:** "Aquatio Kujbyshev, pars superior sinus Chermshan, 3 VIII 1974, V. Ekzertzev, N 7226" (LE).

**A f f i n a t a s.** A similis *V. catenata* Pannell pedicellis tenuibus, carpelibus longior, vix quam latior vel aequatum (nec minor), sepalis capsula superans, inflorescentia valde ramosa, foliis angustioribus lanceolatis, pube mixto valde parco, non raro nullo differt.

**A r e a g e o g r a p h i c a.** Povolzhie Medium.

Средневысокие (30 - 60 см) растения с сочным, полым стеблем до 5 мм в диам. и длинными, косо вверх отходящими многочисленными ветвями. Листья узкие, длинные, до 7 - 8 см дл. при ширине до 1,5 см, сидячие. Кисти редкоцветковые, от коротких (7 - 8 см) до очень длинных (16 - 18 см). Цветоножки тонкие, длинные, от косо вверх направленных до оттопыренных и книзу отогнутых, как и доли чашечки, прицветники и ось соцветия опушены 1 - 2-многоклеточными железистыми волосками с небольшой примесью простых. Коробочки округлые, 2,5 - 3 мм дл. обычно короче чашелистиков, слабо опушены короткими железистыми волосками (рис. 9). От близкой *V. catenata* Pannell отличается тонкими цветоножками, коробочками, у которых длина равна или чуть больше, а не меньше ширины, превышающими коро-

бочку чашелистиками, сильно ветвистым соцветием. Пока вид известен только по находкам в Среднем Поволжье (Татарстан, Буинский р-н, пойма р. Свияги у д. Чирки-Гришино; Ульяновская обл., Куйбышевское вдхр., верховья Тургеневского и Черемшанского заливов).



Рис. 9. *Veronica pseudocatenata* Papch. (голотип).

***Veronica breviramosa* Papch. sp. nov.** - Planta mediocris (15 - 40 cm alt.), breviter ramosa (ramuli 3 - 8 cm lg.). Caulis succulentus, crassus (imprimis relative longitudinis). Folia angustata (anguste ovalia, anguste triangulari ovalia, anguste ovoidea), a 3 - 5 ad 8-9 cm lg. et 1 - 2 cm lt., basi lata, sessilia, folia basalia brevipetiolatis possunt. Racemi sat densi, solito breves. Pediceli sub angulo acuto abeuntia, glabra vel (saepius) mixto pilorum 1 - 2- multicellularium simplicium et glandulorum tecti. Flores pallide roseo-syringei. Capsulae a orbiculatarum ad latiovalium, ad 3 mm lg., spalis aequantes vel vix breviores (fig. 10).

Т у п у s: "Reg. Yaroslavia, distr. Necouzensis, fl. Sutca supra v. Usovo, 12 VI 1975, L. Lisitsyna, V. Artemenko, N 33635" (LE).

A f f i n a t a s. A similis *V. pseudocatenata* ramis brevibus et haud magnis, racemis sat densis differt.

A r e a g e o g r a p h i c a. Europa Orientalis.

Средневысокое (15 - 40 см) растение с короткими (3 - 8 см) ветвями. Стебель сочный, толстый (особенно по отношению к относительно небольшой его длине). Листья узкие (узкоовальные, узкотреугольно-овальные, узкояйцевидные), от 3 - 5 до 8 - 9 см дл. при ширине 1 - 2 см, с широким основанием, сидячие, самые нижние могут быть короткочерешковыми. Цветочные кисти довольно густые, обычно короткие. Цветоножки отходят под острым углом, голые или (чаще) опушены смесью 1 - 2-многоклеточных

простых и железистых волосков. Цветки светлые розовато-сиреневые. Коробочки от округлых до широкоовальных, около 3 мм дл., равны или чуть короче чашелистиков (рис. 10). От близкой *V. pseudocatenata* отличается короткими ветвями и небольшими, довольно густыми кистями. Судя по гербарным материалам, вид широко распространенный и встречается во многих областях Восточной Европы. Но в пределах Средней Волги отмечен только в верхней половине Куйбышевского водохранилища (табл. 5).



Рис. 10. *Veronica breviramosa* Papch. (голотип).

***Veronica divaricatoramosa* Papch. sp. nov.** - Caulis a basi (rarius a medio) divaricato-ramosus. Rami basales procumbeo-adscendentes. Rarius rami nulla, sed hic racemi longi (8 - 13 cm hic planta 15-40 cm alta), acruato-adscendentes a basin. Racemi densi. Pediceli breves (ad 5 mm lg.), acruati vel oblique dispositi, glabra vel pilis 2-3-cellularibus simplicibus et 1 - 2- multicellula-ribus glandulosis pubescentes. Capsulae 2.5 - 3 mm lg., orbiculatae, calyce aequales vel aliquanto breviores. Flores cyneasce-caerulei vel roseolei nervis violacei, ad 4 mm diam. Folia a ovatorum ad ovato-lanceolatorum, 3-7 cm lg. et 1,2 - 2,2 cm lt., sessilia, interine breviter petiolata. Planta flavovirens (fig. 11).

Т у п у s: "Aquatio Rybinsk, reg. Yaroslavia, sinus as fl. Sogozha supra P-Volodarsk, vadum ad ripam sinistram, 27

VIII 1988, L. Lisitzyna, N 20860" (LE).

*A f f i n a t a s.* A affinis *V. heureka* pubescentia mixtorum, ramificatione divaricata, colore flavoviridi. Haec planta certo non *Veronica anagallis-aquatica* L. ssp. *divaricatus* Rrosche, cum hoc folia lata (nec lineari-lanceolata), racemi densi (nec rari), pediceli breves (ad 5 mm lg.), oblique dispositi (nec longi, valde declinati) habent (Tzvelev, 1984).

*A r e a g e o g r a p h i c a.* Systema fl. Volga (ut videtur multo latior).



Рис. 11. *Veronica divaricatoramosa* Papch. (голотип)

Стебель от основания (реже от середины) растопыренно ветвистый. Самые нижние ветви полегающие восходящие. Реже олиственных ветвей нет, но тогда от основания идут длинные (8 - 13 см при высоте растения 15 - 40 см) дуговидно-восходящие цветочные кисти, несколько укорачивающиеся кверху. Кисти густые. Цветоножки короткие (около 5 мм дл.), дуговидные или косо отходящие прямые, голые либо слабо опушенные 2 - 3-клеточными простыми и 1-2-клеточными железистыми волосками. Коробочки 2,5 - 3 мм дл., округлые, равны или несколько короче чашечки, либо широкояйцевидные и тогда чуть длиннее чашечки. Цветки синевато-голубые или розоватые с фиолетовыми жилками, около 4 мм в диам. Листья от яйцевидных до яйцевидно-ланцетных, широкие, 3 - 7 см дл. и 1,2 - 2,2 см шир., сидячие, самые нижние на коротких черешках. Для растения характерна желтовато-зеленая окраска (рис. 11).

От родственной *V. heureka* отличается наличием смешенного опушения, растопыренным ветвлением, своеобразной желтовато-зеленой окраской. Этот вид явно не является *Veronica anagallis-aquatica* L. ssp. *divaricatus* Rrosche, так как имеет широкие (а не линейно-ланцетные) листья, густые (а не редкие) кисти, короткие, вверх отходящие (а не длинные, сильно отклоненные) цветоножки (Цвелев, 1984). Отмечен по всему бассейну Волги. Оче-

видно распространен гораздо шире. На Средней Волге - это один из наиболее часто встречаемых видов данной группы (табл. 5).

*Veronica pseudoscardica* Papch. sp. nov. - Planta amphibia, formis terrestribus et submersis. Caulis normaliter crassus, procumbens, a basi ramosus. Rami expansi, adsistentes, multi, longi. Racemi relative rari, acruati, in cauli primari ampli et in ramorum dimidio minor. Pediceli longi, tenues, horizontaliter declinati vel oblique dispositi, pilis multicellularibus simplicibus et 1 - 2-cellularibus glandulosis pubescentes. Flores 5 - 5,5 mm diam., violacio-caerulei. Capsulae orbiculatae vel late ovoides, 2,5 - 3 mm lg., calyce aequales vel aliquanto breviores, laciniarum calycis latarum, ovoidarum breviores, aequantes vel longiores. Folia caulina magna, 5 - 6 cm lg. et 2,5 - 3 cm lt., ovalia vel late ovoidea, omnia, nisi maxime interine, sessilia. Folia ramorum et caulium formarum terrestris 2 - 3-plo minora, late ovalia vel late ovoides, plerumque breviter petiolata. (fig. 12).

*T y p u s:* "Aquatio Rybinsk, reg. Yaroslavia, rivulus supra portus Koprino, 29 VII 1986, L. Lisitsyna, N 14805" (LE).

*A f f i n a t a s.* Planta haec fortasse hybrida composito cum *V. beccabungi* participatum, ab quae foliis cauliorum sessilibus et pubescentis mixta pedicellorum differt.

*A r e a g e o g r a p h i c a.* Baltia et systema fl. Volga.



Рис. 12. *Veronica pseudoscardica* Papch. (голотип).

Земноводное растение, образующее как наземную, так и погруженную в воду формы. У типичных экземпляров стебель толстый, полегающий, от основания ветвистый. Ветви распростерты, приподнимающиеся, многочисленные, длинные. Кисти сравнительно редкие, дуговидные, большие на главном стебле и в половину меньше на боковых ветвях. Цветоножки длинные, тонкие, горизонтально отклоненные или вверх направленные, опуше-

ны многоклеточными простыми и 1 - 2-клеточными железистыми волосками. Цветки 5 - 5,5 мм в диам., фиолетово-синие. Коробочки округлые или широкоовальные, 2,5 - 3 мм дл., короче, равны или длиннее широких, яйцевидных долей чашечки. Листья главного стебля крупные, 5 - 6 см дл. и 2,5 - 3 см шир., овальные или широкояйцевидные, все, кроме самых нижних, сидячие. На боковых ветвях и у побегов наземной формы листья в 2 - 3 раза мельче, широкоовальные или округлые, большей частью короткочерешковые. Возможно является сложным гибридом с участием *V. beccabunga*, от которого отличается сидячими листьями главного стебля и смещенным опушением цветоножек. Отмечен в Прибалтике и в бассейне Волги. В средней части последнего собран в одном из притоков р. Ильть в Звениговском р-не Марий Эл.

*Veronica scardicoides* Papch. sp. nov. - Caulis procumbe-adscententes, a basi ramosus. Rami numerosi, longi, procumbentes. Folia a lanceolata ad anguste ovalia, basi cuniata, sessilia vel breviter petiolata. Racemi haud magni, superne densi et in parte inferiore rarifacti. Pediceli calyce 1,5-2-plo longior, tenues, plerumque oblique dispositi, pilis 2-multicellularibus simplicibus et 1-2-cellularibus glandulosis pubescentes. Flores haud magni, pallide colorati. Capsulae late ovals, 2.5-3 mm lg., calyce longiores vel paene aequales (fig. 13).

Т у п у с: "Tataria, distr. Zelenodolsk, v. Atlashkino, fl. Sumka, maeander abscissus, syrtis arenoso-limosa, 11 VIII 1989, V. Papchenkov, N 27737" (LE).



Рис. 13. *Veronica scardicoides* Papch. (голотип).

*Affinatas*. *A. affinis* V. *pseudoscardici* Papch. foliis angustis, basi cuniatis, multis petilio fultis differt. *A. V. scardici* Griseb. pedicelis pubescentibus differt.

*Area geographica*. Povolzhie Medium.

Стебель полегающе-восходящий, от основания ветвящийся. Ветви многочисленные, длинные, полегающие. Листья от ланцетных до узкоовальных, с клиновидно оттянутым основанием, сидячие или на коротком черешке. Цветочные кисти небольшие, густые вверху и разреживающиеся книзу. Цветоножки длиннее чашечки в 1,5 - 2 раза, тонкие, большей частью косо вверх направленные, негусто опушенные простыми 2-у или многоклеточными и 1 - 2-клеточными железистыми волосками. Цветки не крупные, светлоокрашенные. Коробочки широкояйцевидные, 2,5 - 3 мм дл., длиннее или почти равны чашелистикам. От близкой *V. pseudoscardica* отличается узкими, у основания клиновидными листьями, многие из которых на черешках (рис. 13). От *V. scardica* Griseb. - опушенными цветоножками. Известен только из Среднего Поволжья (станица р. Сумки в Зеленодольском р-не Татарстана, р. Люля в Алатырском р-не Чувашии и залива Куйбышевского водохранилища по р. Ахтуше в Самарской обл.).

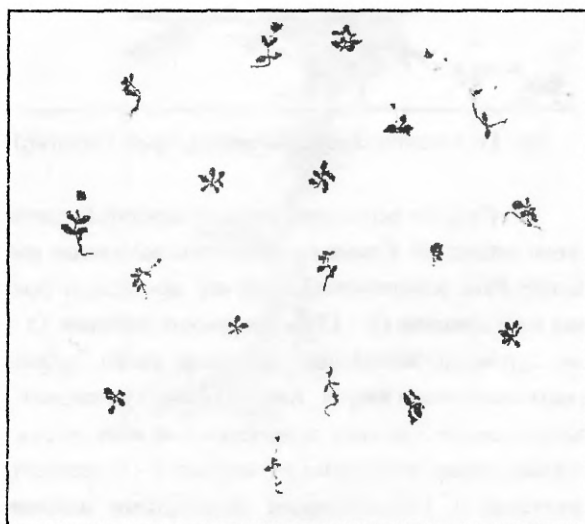


Рис. 14. *Veronica minutissima* Papch. (голотип).

*Veronica minutissima* Papch. sp. nov. - Planta minutissima, 1 - 3 cm alt. Caulis tenuis, adscendentes, simplex vel ramosus. Folia minuta (4 x 2 mm), spathulata, obovata vel late lanceolata, superne sessilia vel fere sessilia, media et inferiore in petiolum brevius alatum angustatum. Indumentum nullum vel pediceli pilis singulis 1-cellularibus glandulosis et 1-2-cellularibus simplicibus. Flores 2 - 2,5 mm, solitarii, terminales, pedunculo brevi (2 - 3 mm), tenui, cum pari foliorum apicalium, valde deminutorum basi fulta. Capsulae orbiculata vel fere orbiculata, 2-2.5 mm lg., calyce paululum longior (fig. 14).

Т у п у с: "Tataria, distr. Kujbyshev, aquatio Kujbyshev, insulae Izmeriana, 5 VII 1988, V. Papchenkov, N 33488" (LE).

### 3.2. Анализ флоры

Анализ флоры призван выявить ее структуру систематическую, экологическую, географическую, частотную, и т. д., в сопоставлении с другими флорами установить уровень ее богатства, разнообразия и своеобразия, определить степень сходства с ей подобными.

Согласно А. И. Толмачева (1974), под систематической структурой флоры понимается свойственное данной флоре распределение видов между систематическими категориями высшего ранга. Несколько иначе подходил к этому В. М. Шмидт (1980). Он под систематической структурой флоры предложил понимать численный состав и порядок расположения семейств или родов по количеству входящих в них таксонов растений. Основными показателями этой структуры считал ранжированные ряды семейств по числу видов, семейств по числу родов и родов по числу видов. Соглашаясь с мнением своих предшественников (Толмачев, 1970 б, 1974; Малышев, 1973), он отмечал, что на практике систематическая структура флоры выделяется при анализе порядкового расположения 10-15 ведущих семейств. Рассмотрение подобной структуры Б. А. Юрцевым и Р. В. Камелиным (1987) отнесено к разделу таксономического анализа флоры.

В отличие от А. И. Толмачева (1974), В. М. Шмидт (1980) такие показатели, как число видов, родов и семейств рассматриваемой флоры, а также число этих таксонов в составе более крупных систематических групп растений не относят к систематической структуре флоры, а выделяют их в особую группу показателей флористического богатства и систематического разнообразия. Ими он характеризует флористическое богатство. К показателям же систематического разнообразия относит "пропорции флоры": среднее число видов в семействе, среднее число родов в семействе и среднее число видов в роде, а также индексы соотношения видовой или родовой численности в каких либо характерных для флоры парах семейств.

Считаю подобное разделение понятий довольно удачным. Однако раздельно пользоваться ими сейчас довольно сложно ввиду существования широко распространенных понятий биологического разнообразия и, как производного от него, флористического разнообразия. Последнее, согласно Б. А. Юрцева (1992), подразделяется на таксономическое и типологическое. При этом таксономическое разнообразие в качестве своей части по сути включает в себя флористическое богатство. Таким образом, понятия: флористическое разнообразие и флористическое богатство становятся синонимами.

Все это, на мой взгляд, можно отнести к систематическому составу флоры.

Под экологической структурой понимается распределение видов составляющих флору растений по экологическим группам. Какие именно группы мною рассматри-

ваются показано во вводной части данной главы. В качестве одной из характеристик экологической структуры можно использовать предложенный Б. Ф. Свириденко (1997 а) индекс гидрофитности флоры, который рассчитывается по формуле  $I_{hd} = (2A / B) - 1$ , где А - число водных видов, В - число всех видов рассматриваемой флоры. Автор в качестве водных при этом рассматривает только гидрофиты. В данной работе будут использованы  $I_{hd}$  (I-V) - для всей флорой, А в этом случае будут слагать водные растения в широком смысле (от I до III экологического типа), и  $I_{hd}$  (I-III) - для водной флоры, где А представляют гидрофиты. Величина индекса меняется от +1 при полном гидрофитном составе до -1 при отсутствии гидрофитов в выборке, нулевое значение означает равенство долей водной и околоводной составляющих анализируемой флоры.

Рассмотрение этой, как и следующей, структуры флоры Б. А. Юрцев (Юрцев, Камелин, 1987; Юрцев, 1992) относит в раздел типологического анализа.

Географическая структура, или географический состав флоры территории определяется разнообразием ареалов слагающих ее видов растений, то есть их хорологическим спектром. Важное значение подобного анализа для понимания особенностей рассматриваемой флоры подчеркивалось неоднократно многими ботаниками, были предложены разные подходы к классификации ареалов растений (Вульф, 1936; Толмачев, 1962, 1974; Meusel et al., 1965; Юрцев, 1968, 1982; Jäger, 1968, 1970; Страздайте, Стяпанавичене, 1978; Юрцев, Камелин, 1987; Балявичене, 1990, 1991; Волкова, 1997; Щербаков, 1998; и др.). Границы ареалов берутся по крайним точкам современного распространения видов.

Под частотной структурой флоры понимается распределение видов по классам частот встречаемости. Ближким к частотному является так называемый "иерархический" анализ видового обилия (Collis, Glenn, 1990), в основе которого лежит гипотеза "ядра-спутников", основанная на разделении видов растений территории на 2 группы: "ядро", куда входят виды, встречающиеся в достаточном обилии на всей ее площади, и "спутники", встречающиеся на ней локально. Сходная идея заложена в определении понятия активности видов флоры, о которой можно судить по интегральному выражению их встречаемости и обилия на какой-либо территории (Юрцев, 1966; Малышев, 1973). Активность дается в баллах, в которые переводятся произведения баллов встречаемости вида на данной территории и среднего его обилия в наиболее характерных для него сообществах этой территории (Малышев, 1973). Все это будет рассмотрено в разделе "Встречаемость и активность видов флоры".

#### 3.2.1. Систематический состав флоры

В условиях водной среды на водоемах и водотоках Среднего Поволжья отмечено 473 вида макрофитов, относящихся к 159 родам и 69 семействам (табл. 7). Основная

их часть (412 видов, 127 родов и 50 семейств, составляющих соответственно 87 %, 80 % и 72 %) является цветковыми растениями. Среди них на долю двудольных приходится 51 % видов, 61 % родов и 68 % семейств, то есть по числу видов, родов и семейств двудольные доминируют над однодольными. Помимо цветковых, в рассматриваемую флору включено 11 видов сосудистых споровых растений из 4 родов, 4 семейств и 3 отделов (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta* и *Polypodiophyta*), 36 видов из 24 родов и 12 семейств моховидных (*Bryophyta*) и 14 видов из 4 родов и 3 семейств харовых водорослей (*Charophyta*) (табл. 8).

Большую роль в формировании флоры вод Среднего Поволжья играют гибриды и гибридные виды (табл. 5), встречаемость которых по типам водных объектов и по природным районам сильно различается. В Среднем Поволжье отмечен 51 гибридный таксон. Распространение 38 из них связано с водохранилищами, 21 - с реками, 16 - с озерами, 14 - со старицами и лишь 4 - с прудами. По природным районам территории гибриды распределены следующим образом: больше всего их во 2-м (29) и 12-м (21) районах, далее идут также связанные с водохранилищами 4-й, 10-й (по 16) и 13-й (15 гибридов) районы; среди не примыкающих к водохранилищам районам больше всего гибридов в 3-м (9) и 1-м (8) районах, в остальных - от 1 (6-й) до 6 (5-й и 7-й районы); в 16-м районе гибридные растения не отмечены.

Наиболее богатой флорой среди водных объектов выделяются крупные водохранилища (347 видов, 124 рода и 56 семейств) и водотоки (соответственно 335, 145 и 64). При этом для флоры водохранилищ характерны высокие показатели среднего числа видов в семействе и в роде, тогда как во флоре водотоков обращает на себя внимание высокий показатель числа родов в семействе при низком показателе числа видов в роде (табл. 7).

Большое видовое разнообразие растений средневолжских водохранилищ во многом определяется разнообразием близкородственных и гибридных таксонов, тяготеющих на Средней Волге прежде всего к Куйбышевскому водохранилищу с его очень непостоянным уровнем и режимом, способствующим постоянному образованию массы новых свободных местообитаний, которые так необходимы для распространения и закрепления разнообразных, в том числе и новые заносных растений и образующихся гибридов (Попов, 1925; Грант, 1984; Старобогатов, 1985, 1992).

Речные экосистемы также очень разнообразны и весьма подвижны из-за постоянно действующих русловых процессов, но условия обитания в них более специфичные и жесткие. Эта специфика среды и дает большое родовое и несколько пониженное видовое разнообразие растений. Данный весьма примечательный факт говорит, на мой взгляд, о более высоком ранговом уровне таксономического разнообразия флоры водотоков исследуемой территории по сравнению с водохранилищами и тем более озерами. В наиболее стабильных условиях водораздельных озер

понижены и видовое, и родовое разнообразие, хотя первое все еще остается высоким (табл. 7).

Более подробно особенности флор разных типов водных объектов будут показаны ниже в специально посвященных этому разделах.

Флористическое богатство водотоков и водоемов Среднего Поволжья весьма различается по природным районам территории. Наиболее велико оно в Нижне-Кокшагском (2-м) природном районе. Здесь больше всего видов (359), родов (139) и семейств (65) почти всех (исключение составляют *Charophyta* и *Equisetophyta*) отделов макрофитов, только здесь отмечен единственный в рассматриваемой флоре представитель отдела *Lycopodiophyta* (табл. 8). В этом районе сочетаются наиболее высокие показатели числа видов на семейство и на род с высоким показателем числа родов на семейство (табл. 7), что объясняется прежде всего наличием на данной территории большого числа разнообразных озер и обширных разнотипных мелководий зоны подпора и верховьев Куйбышевского водохранилища с крайне непостоянным и своеобразным гидрорежимом.

Второе место по богатству и разнообразию флоры водотоков и водоемов принадлежит Черемшанскому (12-му) природному району, охватывающему всю низкую лесостепную часть Заволжья. Он почти в 3 раза больше предыдущего по площади, включает в себя правобережные мелководья Камского, Волжско-Камского и всех расположенных ниже плесов Куйбышевского водохранилища (рис. 6). На его территории также немало озер, хотя их число значительно ниже, чем в Нижне-Кокшагском районе. Здесь сливаются волжские и камские воды, сходятся пути миграций по Волге и по Каме, вступают в контакт волжская и камская флоры. Все это хорошо бы объясняло максимум флористического разнообразия именно в этом районе. Но он приходится на Марийскую низину и ограничивающие ее с юга верховья Куйбышевского водохранилища. Возможно из этого можно сделать вывод, что условия обитания растений во 2-м районе значительно более благоприятны за счет большого разнообразия многочисленных озер и наличия в зоне подпора Куйбышевского водохранилища большого количества полужатопленных и затопленных волжских стариц - мест переживания прежней волжской флоры, тогда как в 12-м районе прежняя флора волжской и камской пойм претерпели значительную трансформацию. Кроме этого, следует обратить внимание на условия формирования флоры вод в пределах Марийской низменности. Она, как и вся территория Среднего Поволжья не была затронута наиболее обширным днепровским оледенением, но ледниковый щит с запада и севера доходил до нее (Милюков, 1953; Асеев, 1974; Дедков, 1991). При отступлении ледника низменность подверглась воздействию мощных потоков талых вод и, в условиях подпора на юге Приволжской воз-

Таблица 7. Число и соотношение таксонов разного ранга во флоре макрофитов водотоков и водоемов Среднего Поволжья.

Показатели	Типы водных объектов						Номера природных районов															
	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Вся флора водотоков и водоемов																						
Число семейств	64	65	61	56	50	69	59	65	58	59	47	45	57	56	58	62	54	58	60	54	51	46
Число родов	145	125	115	124	93	159	114	140	115	129	90	75	107	111	118	128	105	123	114	99	98	82
Число видов	335	313	276	347	202	473	227	354	239	303	174	138	207	241	251	305	229	315	268	199	191	160
Видов на семейство	5,2	4,8	4,5	6,2	4,0	6,9	3,8	5,4	4,1	5,1	3,7	3,1	3,6	4,3	4,3	4,9	4,2	5,4	4,5	3,7	3,7	3,5
Видов на род	2,3	2,5	2,4	2,8	2,2	3,0	2,0	2,5	2,1	2,3	1,9	1,8	1,9	2,2	2,1	2,4	2,2	2,6	2,4	2,0	1,9	2,0
Родов на семейство	2,3	1,9	1,9	2,2	1,9	2,3	1,9	2,2	2,0	2,2	1,9	1,7	1,9	2,0	2,0	2,0	1,9	2,1	1,9	1,8	1,9	1,8
Водная флора																						
Число семейств	41	44	42	38	33	45	37	42	38	41	32	30	37	38	38	42	40	39	40	38	37	31
Число родов	71	72	67	61	48	78	59	70	59	66	47	42	57	57	60	64	59	59	59	56	55	45
Число видов	150	166	149	142	94	211	99	164	111	139	79	66	93	108	112	139	107	131	124	99	101	83
Видов на семейство	3,7	3,7	3,5	3,6	2,9	4,7	2,5	3,8	2,8	3,3	2,3	2,1	2,4	2,8	2,8	3,3	2,6	3,4	3,1	2,5	2,6	2,6
Видов на род	2,1	2,3	2,2	2,3	2,0	2,7	1,7	2,3	1,9	2,1	1,7	1,6	1,6	1,9	1,9	2,2	1,8	2,2	2,1	1,8	1,8	1,8
Родов на семейство	1,7	1,6	1,6	1,6	1,5	1,7	1,5	1,6	1,5	1,6	1,4	1,4	1,5	1,5	1,5	1,5	1,4	1,5	1,5	1,4	1,4	1,4

Примечание: Типы водных объектов: Р - водотоки, О - озера, С - старицы, В - водохранилища, П - пруды, Об - все типы.

Названия природных районов под соответствующими номерами см. по тексту.

Таблица 8. Число таксонов разного ранга во флоре макрофитов водотоков и водоемов Среднего Поволжья по отделам и классам.

Таксоны	Типы водных объектов						Номера природных районов															
	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Charophyta																						
Число семейств	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3	2	2	2	3	2	3	2	3	2	3	2	2
Число родов	3	3	4	2	3	4	3	3	3	3	2	2	2	3	2	3	2	3	2	3	2	3
Число видов	10	13	14	7	12	14	10	11	12	12	3	3	9	10	8	12	7	12	10	12	10	10
Brrophyta																						
Число семейств	11	12	10	6	5	12	9	10	10	9	8	6	9	8	7	9	8	8	10	9	8	6
Число родов	21	21	16	11	5	24	15	20	16	17	9	7	15	9	15	14	11	10	13	11	10	8
Число видов	26	32	21	13	5	36	18	30	22	23	12	7	18	12	19	19	12	11	17	12	11	6
Lycopodiophyta																						
Число семейств		1				1		1														
Число родов		1				1		1														
Число видов		1				1		1														
Equisetophyta																						
Число семейств	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Число родов	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Число видов	3	3	3	8	4	8	3	4	3	3	3	3	4	3	3	5	3	7	5	3	3	3
Polypodiophyta																						
Число семейств	1	2	2	2	0	2	1	2	0	2	0	0	2	0	2	2	2	2	2	1	1	0
Число родов	1	2	2	2	0	2	1	2	0	2	0	0	2	0	2	2	2	2	2	1	1	0
Число видов	1	2	2	2	0	2	1	2	0	2	0	0	2	0	2	2	2	2	2	1	1	0
Magnoliophyta																						
Число семейств	46	46	45	45	41	50	45	48	44	44	36	36	43	44	46	47	41	44	45	40	39	37
Число родов	119	97	92	108	84	127	94	113	95	106	78	65	87	98	98	108	89	107	96	83	84	72
Число видов	295	262	236	317	181	412	195	306	202	263	156	125	174	216	219	267	205	283	234	171	166	141
Magnoliopsida																						
Число семейств	32	31	31	31	27	34	31	33	31	29	24	23	28	30	32	31	26	30	29	26	25	24
Число родов	71	59	56	66	48	77	58	70	59	62	45	38	54	60	62	62	53	64	56	46	46	39
Число видов	160	140	125	163	91	211	117	189	120	133	86	66	102	121	130	140	112	152	118	93	85	72
Liliopsida																						
Число семейств	16	15	14	14	14	16	14	15	13	15	12	13	15	14	14	16	15	14	16	14	14	13
Число родов	48	38	36	42	36	50	36	43	36	44	33	27	33	38	36	45	36	43	40	37	38	33
Число видов	135	122	111	154	90	201	78	137	82	130	70	59	72	95	89	127	83	131	116	78	81	69

Примечание: Типы водных объектов: Р - водотоки, О - озера, С - старицы, В - водохранилища, П - пруды, Об - все типы.

Названия природных районов под соответствующими номерами см. по тексту.

вышенностью, а на востоке почти смыкающимися с нею Вятско-Камскими увалами, на ней образовалась масса приледниковых водоемов. Затем шел долгий период осушения низины, за который сформировалась разнообразная и своеобразная водная и водно-болотная флора, следы которой проявляются во флоре современных многочисленных озер этой территории. Территория же Черемшанского природного района не имела подобной истории и разнообразие флоры ее вод определяется главным образом особенностями формирования флоры мелководий Куйбышевского водохранилища. Следующими в ряду высокого флористического богатства водных объектов стоят очень непохожие по геоморфологии и размерам территории 10-й и 4-й природные районы (Свияжский и Террасно-Волжский) (табл. 7). Небольшой 4-й район имеет много общего как с 12-м, так и со 2-м районами (см. раздел 2.6). Наоборот, 10-й район похож на предыдущие лишь тем, что в него входят мелководья Куйбышевского водохранилища. Площадь их во много раз меньше, чем во 2-м и, тем более, в 12-м районах, но даже на этих сравнительно небольших площадях отмечено очень много видов макрофитов. Последнее относится главным образом к Свияжскому заливу, что подчеркивает высокое флористическое разнообразие верховьев Куйбышевского водохранилища.

Наименьшее число видов рассматриваемой флоры отмечено для 6-го и 16-го (Вятского и Бузулукско-Самарского) природных районов (табл. 7). Если причина этого для первого из них связана с почти полным отсутствием на территории района озер и очень слабым зарастанием хотя и многочисленных, но в большинстве своем крайне малых по протяженности водотоков, то для второго она обусловлена климатическими условиями территории. Последнее хорошо укладывается в прослеживаемый по полученным материалам ряд падения флористического разнообразия водных объектов Среднего Поволжья по направлению от северо-запада территории к ее юго-востоку в соответствии с падением величины гидротермического коэффициента (см. раздел 2.2).

Отмеченная закономерность противоречит хорошо известному правилу последовательного увеличения богатства флор с севера на юг (см. например: Толмачев, 1941, 1970 б). Однако это общее правило, выполняющееся для полных флор и на уровне природных зон Земли, расположенных в широтном направлении, явно нарушается под влиянием каких-либо локальных факторов на сравнительно небольших территориях. Эти нарушения определяют "непостоянство уровня богатства флор", контрасты которого наиболее ярко выражены в южных широтах и почти не проявляются в северных (Толмачев, 1970 б). Ясно, что на одной и той же широте в полупустынных и пустынных областях видовое разнообразие будет ниже, чем в условиях достаточного увлажнения. С этим мы сталкиваемся и на примере волжского бассейна, на территории

которого флористическое богатство нарастает лишь до границ с типичной сухой степью, а затем падает и в полупустынных районах Прикаспийской низменности уже в 3 раза ниже, чем в средневолжской лесостепи (Малышев, 1992).

Кроме того, рассматриваемое правило может не распространяться на парциальные флоры, каковой является флора водотоков и водоемов (Юрцев, Семкин, 1980; Юрцев, 1982). Последняя напрямую зависит от разнообразия водных и водно-болотных экосистем. А то, что в Среднем Поволжье снижение их разнообразия происходит в том же направлении падения гидротермического коэффициента, было показано в первой части данной работы.

В связи с отмеченной закономерностью снижения флористического богатства водных объектов Среднего Поволжья в направлении с северо-запада на юго-восток, интересна работа шведских ботаников (Nilsson et al., 1989), изучавших изменение видовой насыщенности высших растений вдоль побережья рек. Ими было установлено, что наибольшее богатство видов, характерных для ненарушенных сообществ, наблюдается в среднем течении рек. Эта закономерность явно прослеживается и в случае флоры водных объектов бассейна р. Волги. Так, составленный мною по литературным данным (Клинкова, 1992; Лисицына и др., 1993) и материалам собственных полевых исследований список макрофитов водотоков и водоемов Верхнего, Среднего и Нижнего Поволжья включает соответственно 397, 473 и 323 вида. То есть, хотя бассейн такой крупной реки, как Волга включает в себя далеко не только саму эту реку и ее побережье, но и все разнообразие водотоков и водоемов обширной территории бассейна, а территория Верхнего Поволжья гораздо больше Поволжья Нижнего и Среднего, в которое не входят основные части бассейнов Камы и Вятки (см. рис. 1), установленная шведскими исследователями закономерность проявляется и здесь.

Во всем бассейне Волги, как показали наши исследования, встречается 583 вида водных и заходящих в воду растений, в том числе 530 - сосудистых. На территории России последних (без учета древесных растений и гибридов) 674 вида (Лисицына, 1998). Средневолжская флора составляет 81 % от всех волжских макрофитов и 54 % - от флоры сосудистых растений водоемов и водотоков России. То есть, это богатая флора, включающая в себя более половины водной и водно-болотной флоры России.

К сожалению мне не известны подобные материалы для бассейнов других крупных рек, поэтому нет возможности провести необходимые сопоставления.

В первые 10 семейств анализируемой флоры входит всего 58,6 % ее видов при варьировании этого показателя от 49,2 % для флоры озер территории до 63,7 % для флоры ее водохранилищ и от 49,3 % для 7-го (Вятско-Камского) природного района до 60,6 % для 12-го (Черемшанского) района (табл. 9). Возглавляют список ведущих семейств как в целом, так и на всех типах водных

объектов и почти во всех природных районах три из них: *Cyperaceae*, *Poaceae* и *Potamogetonaceae*. Лишь в 1-м (Верхне-Кокшагском) районе рдестовые уступают место ивовым. В то же время, во флоре стариц и водораздельных озер *Potamogetonaceae* занимает вторую позицию после *Cyperaceae*, а во флоре рек открывает список не *Cyperaceae*, а *Poaceae*. Семейство мятликовых является ведущим и во флоре водных объектов 3-го и южных 14-го -16-го природных районов (табл. 9). Но природа этого доминирования при этом различна: если в 3-м районе, расположенном в лесной зоне, ведущая позиция злаков определяется их положением во флоре рек территории (а реки здесь - основной тип водных объектов), то в юго-восточных лесостепных и степном районах доминирование злаков является уже географической особенностью, связанной с климатическими характеристиками территории. Для значительно обсыхающих здесь летом рек, озер, стариц и прудов характерен высокий, далекий от воды в летнюю межень, и поэтому весьма сухой, урез береговой линии, на котором господствуют разнообразные злаки, вытесняющие осоки, обычные по урезу в местах с более стабильными условиями повышенного увлажнения.

Вхождение в группу лидирующих чисто водного семейства - рдестовых является для данной флоры совершенно естественным и подчеркивающим ее принадлежность. К сожалению обычно рдесты многими ботаниками рассматриваются как немногочисленная (менее 20 или даже менее 10 таксонов) группа сильно варьирующих видов, которая в списках ведущих семейств водно-болотной флоры занимает место во второй половине первого десятка, а иногда и не входит в него (Экзерцев, 1966 а; Корелякова, 1977; Барсегян, 1981; Лисицына, 1990; Кузьмичев, 1992; Koumpri-Svantzi, Vallianatou, 1994; и др.). Это явное несоответствие реально существующему положению дел, что было показано мною выше.

Четвертую позицию в списке ведущих семейств флоры всех типов водных объектов (по природным районам она 4-я - 9-я) занимают ивовые. Многие гидробиологи не включают представителей этого семейства во флору водоемов, не считая их (совершенно справедливо) водными растениями, хотя при этом не избегают "соблазна" включить в нее ряд (и часто довольно значительный) травянистых гигрофитов, точно также водными растениями не являющихся. Это своеобразное "лукавство" исследователей объясняется устоявшимся представлением, что водные растения и растения водоемов - это одно и то же. Но так это лишь на бытовом уровне. Научный термин "водное растение" подразумевает растение не просто встречающееся в условиях обводненных местообитаний, а приспособленное к жизни в них до такой степени, что эти местообитания являются для него оптимальными. Вместе с тем, почти любая природная экосистема имеет пограничную (переходную, экотонную) зону, отделяющую ее от другой экосистемы.

Эта зона является местом совместного обитания организмов с разной экологической потребностью, из нее они проникают в несвойственные им в норме местообитания и осваивают их. Поэтому на прибрежных мелководьях водоемов, обсыхающих косах и отмелях рек всегда можно найти, а обычно и немало, растений сухопутных, растущих в условиях обводненного грунта. Это не случайность, а закономерность, следовательно виды таких растений необходимо включать во флору изучаемого водоема или водотока, не называя их конечно же с водными. Они принадлежат флоре водного объекта, но водными растениями не являются. Многие береговые ивы и их многочисленные гибриды эту группу растений и представляют.

Роль следующих за ивовыми семейств в разных районах и у разных типов водных объектов неодинакова. Пятое по списку семейство *Asteraceae* занимает преимущественно 4-ю - 6-ю позиции, но во флоре озер оно лишь 10-е. Более ровным выглядит положение семейства *Polygonaceae* (позиции с 4-й по 6-ю), роль же других значительно более неоднозначна.

Среди родов исследуемой флоры бесспорным лидером является род *Potamogeton* - 48 видов и гибридов для всей флоры и от 10 до 35 таксонов - в отдельных природных районах. Лишь во флоре 1-го района этот род занимает 3-ю позицию, во всех остальных - 1-ю. Следующими после рдестов идут осоки и ивы: их соответственно 33 и 23 вида и гибрида. На реках, а также в 1-м, 3-м и 5-м районах осоки уступают вторую позицию ивам. Очень большой размах варьирования числа видов по водным объектам и по районам территории (от 3 до 14) показывают вероники, занимающие в целом 4-ю позицию. Особенно много их на Куйбышевском водохранилище и в связанных с ним 2-м и 12-м районах (табл. 10). Далее следуют *Juncus* с 14-ю и *Rumex* с 11 видами, за ними с 8-ю видами - *Epilobium*, *Rorippa*, *Eleocharis* и *Equisetum*, с 7-ю видами - харовые водоросли, с 6-ю - *Sparganium*, *Batrachium*, *Alisma*, *Calamagrostis*, *Stellaria* и *Trapa*. Среди этих родов лишь кипрей имеют относительно стабильный численный состав, разнообразие же остальных значительно колеблется (табл. 10). Все это говорит о существенных различиях рассматриваемой флоры как по типам водных объектов, так и по многим природным районам территории.

Наиболее высокий коэффициент сходства, отмеченный для флор стариц и водораздельных озер, равен 0,71, самый низкий - 0,48 - для флор рек и прудов, рек и водохранилищ. Флора прудов, являющихся водоемами с очень короткой историей и относительно малым набором экотипов, в целом наименее сходна с флорами других водных объектов (табл. 11). Среди природных районов Среднего Поволжья наиболее близкие флоры имеют юго-восточные районы (их коэффициенты сходства лежат в пределах 0,77 - 0,85), а также сходные в физико-географическом отношении 1, 3 и 7-й районы (коэффициенты от 0,74 до 0,77). Наимень-

Таблица 9. Число видов макрофитов в 10-ти ведущих семействах флоры водотоков и водоемов Среднего Поволжья

Таксоны	Типы водных объектов						Номера природных районов территории															
	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Cyperaceae</i>	31	34	32	43	23	53	23	33	18	38	17	16	17	27	26	29	25	32	34	18	17	15
<i>Poaceae</i>	35	22	19	38	23	49	19	31	23	37	17	12	16	23	19	35	22	35	28	21	22	17
<i>Potamogetonaceae</i>	28	28	26	35	17	48	11	35	17	24	15	10	14	17	14	24	15	28	22	11	14	12
<i>Salicaceae</i>	16	14	13	21	13	23	15	16	13	15	11	9	9	12	10	12	10	14	11	9	8	6
<i>Asteraceae</i>	16	8	10	18	10	22	11	17	8	14	13	7	10	12	11	13	11	18	12	9	9	8
<i>Polygonaceae</i>	14	11	11	18	10	19	11	17	13	13	9	7	12	14	12	15	13	17	12	11	8	7
<i>Scrophulariaceae</i>	12	9	8	16	4	19	6	13	8	10	5	4	4	8	9	8	9	15	6	5	5	4
<i>Ranunculaceae</i>	11	11	9	8	5	15	8	12	8	10	5	5	6	7	6	10	9	10	10	9	8	6
<i>Juncaceae</i>	12	10	6	11	7	14	6	11	6	7	6	6	6	7	10	9	9	10	8	6	5	5
<i>Brassicaceae</i>	12	7	9	13	4	14	7	10	7	11	6	4	8	8	10	11	10	12	9	7	5	4
Всего:	187	154	143	221	116	276	117	195	121	179	104	80	102	135	127	166	133	191	152	106	101	84
Доля, в %	56,0	49,2	51,8	63,7	57,4	58,5	51,5	55,2	50,6	59,1	59,8	58,0	49,3	56,0	50,6	54,4	58,1	60,6	56,5	53,3	52,9	52,5

Примечание: Типы водных объектов: Р - водотоки, О - озера, С - старицы, В - водохранилища, П - пруды, Об - все типы.  
 Названия природных районов под соответствующими номерами см. по тексту.

Таблица 10. Число видов макрофитов в ведущих родах флоры водотоков и водоемов Среднего Поволжья

Таксоны	Типы водных объектов						Номера природных районов территории															
	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Potamogeton</i>	28	28	26	35	17	48	11	35	17	24	15	10	14	17	14	24	15	28	22	11	14	12
<i>Carex</i>	12	23	19	29	14	33	14	20	11	23	10	9	11	14	14	19	11	21	21	10	10	8
<i>Salix</i>	16	14	13	21	13	23	15	16	13	15	11	9	9	12	10	12	10	14	11	9	8	6
<i>Veronica</i>	9	6	5	14	3	16	4	10	5	7	4	3	3	7	6	6	7	12	5	4	4	3
<i>Juncus</i>	12	10	6	11	7	14	6	11	6	7	6	6	6	7	10	9	9	10	8	6	5	5
<i>Rumex</i>	7	5	5	11	6	11	5	9	6	6	4	2	5	7	6	8	7	10	6	5	3	2
<i>Epilobium</i>	8	8	6	7	6	8	7	7	7	6	6	4	6	7	8	8	8	8	6	6	6	6
<i>Rorippa</i>	8	4	5	8	3	8	5	6	5	7	4	2	5	6	6	7	6	8	6	4	3	3
<i>Eleocharis</i>	8	4	4	6	3	8	3	6	2	7	3	2	2	5	3	3	5	4	7	2	2	1
<i>Persicaria</i>	7	6	6	7	4	8	6	8	7	7	5	5	7	7	6	7	6	7	6	6	5	5
<i>Equisetum</i>	3	3	3	8	4	8	3	4	3	3	3	3	4	3	3	5	3	7	5	3	3	3
<i>Chara</i>	5	7	7	4	6	7	5	6	6	6	2	2	6	5	4	6	5	6	5	7	7	6
<i>Sparganium</i>	4	6	5	4	3	6	4	6	3	3	2	2	2	3	4	5	3	3	3	3	3	3
<i>Batrachium</i>	5	4	4	3	1	6	2	5	3	2	2	2	2	3	2	4	3	3	4	4	3	3
<i>Alisma</i>	4	3	4	5	2	6	1	3	2	3	1	1	1	4	2	5	2	3	3	3	4	2
<i>Calamagrostis</i>	2	2	1	5	2	6	1	4	1	3	1	-	1	1	-	2	-	3	3	1	1	1
<i>Stellaria</i>	5	3	1	4	1	6	2	5	2	3	-	-	2	2	1	3	-	2	3	-	-	-
<i>Trapa</i>	-	5	4	-	-	6	-	5	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: Обозначения те же, что и в табл. 9.

Таблица 11. Коэффициенты сходства флор разных типов водных объектов по Жаккару

	Р	О	С	В	П	Об
Р		0,64	0,63	0,61	0,48	0,71
О	0,68		0,71	0,55	0,50	0,66
С	0,71	0,74		0,56	0,51	0,59
В	0,66	0,59	0,63		0,48	0,74
П	0,53	0,51	0,54	0,53		0,43
Об	0,71	0,79	0,71	0,67	0,45	

Примечание: Р - водотоки, О - озера, С - старицы, В - водохранилища, П - пруды, Об - все водные объекты.

Правая верхняя часть - вся флора, левая нижняя - водная флора

шее сходство обнаруживает очень бедная флора 6-го района с богатыми флорами 2-го, 4-го, 10-го и 12-го районов (коэффициенты от 0,38 до 0,45), а также значительно различающиеся по богатству флоры весьма удаленных друг от друга 2-го и 16-го районов (0,40) (табл. 12).

Довольно ровные коэффициенты сходства (0,64-0,67) показывают флоры природных районов Приволжской возвышенности (8-й - 11-й районы), тогда как у флор районов Вятско-Камской возвышенности (3-й, 5-й - 7-й) и Высокого Заволжья (13-й - 16-й) они варьируют соответственно от 0,56 до 0,76 и от 0,54 до 0,82.

Особенности и отличия одних флор от других индицируют виды, присутствующие только в них. И хотя в подавляющем большинстве случаев это редкие виды, распределение которых в пределах соседних районов может быть отчасти случайным, их наличие, количество и состав несомненно говорит об определенной специфике данной территории и ее флоры. Просматривая список анализируемой флоры порайонно (табл. 5), нетрудно увидеть, что в 1-м природном районе видов, отмеченных только здесь всего два - это гибридная ива *Salix x smithiana* и гибридная череда *Bidens x garumnae*. В соседнем 2-м районе, связанном с насыщенными озерами Марийской низиной и очень разнообразными по составу эконизм верховьями Куйбышевского водохранилища, а также нижней частью Чебоксарского водохранилища, таких растений больше всего - 30. Это 3 вида сфагновых мхов и зеленый мох *Bryum cyclophyllum*, сосудистые *Isoetes setacea*, *Stellaria crassifolia*, *Persicaria hypanica*, *Rumex x heterophyllus*, *Salix caprea x pentandra*, *Trapa maeotica*, *T. rossica*, *T. septentrionalis*, *T. wolgensis*, *Berula erecta*, *Nymphoides peltata*, *Potamogeton x lacunati-folius*, *P. x mariensis*, *P. x nericius*, *P. x nerviger*, *P. x olivaceus*, *P. x pseudolacunatus*, *P. x sparganii-folius*, *Caulinia flexilis*, *Juncus juzepe-czukii*, *J. tenuis*, *Carex elongata*, *Agrostis camina*, *Calamagrostis lapponica*, *Hierochloë odorata*, *Sparganium gramineum*.

В удаленном от водохранилища 3-м районе отмечен лишь 1 только здесь встречающийся вид - это известная из разных мест бассейна Волги *Veronica pseudoscardica*. На сколько закономерна ее находка именно на этой территории неясно. Самый маленький, но озерный и расположенный вдоль водохранилища 4-й район имеет 7 специфич-

ных видов: *Ranunculus gmelini*, *Potamogeton graminifolius*, *P. x nitens*, *Carex x elythroides*, *C. x bogstadensis*, *C. x toezensis*, *Calamagrostis phragmitoides*. Почти липенные водораздельных озер и выходящие к водохранилищам с нагорной стороны, выделяющиеся бедной флорой 5 - 7-й районы такими видами не располагают.

Отмеченные 40 видов, а также *Bryum creberrimum*, *Philonotis fontana*, *Dichelyma falcatum*, *Calliergon stramineum*, *Campillum hispidulum*, *Stellaria bungeana*, *Salix acutifolia x myrsinifolia*, *S. x kirilowiana*, *S. x puberula*, *S. reicherdtii*, *Glyceria lithuanica*, т. е. всего 51 таксон, являются специфичными для водотоков и водосмов лесного Заволжья.

Флора водных объектов лесостепной Приволжской возвышенности имеет значительно меньший набор своих характерных видов растений. Его объем во многом определяется многообразием таких видов во флоре 10-го природного района, территория которого связана с правобережными мелководьями Куйбышевского водохранилища от его верховьев с флористически богатым Свияжским заливом до г. Ульяновска. Только в этом районе отмечены *Hydrohypnum duriusculum*, *H. luridum*, *Eurhynchium speciosum*, *Equisetum scirpoides*, *Stellaria hebecalyx*, *Chenopodium rubrum*, *Cardamine hirsuta*, *Salix x laurina*, *Galium rivale*, *Alisma wahlenbergii*, *Potamogeton x torsanderii*, *Carex melano-stachia*, *Festuca rubra*, *Phragmites altissimus*. В других же районах Приволжья специфичных видов мало: в 8-м районе такой вид 1 (*Spergularia arvensis*), в 9-м - 4 (*Elatine triandra*, *Trapa okensis*, *Dichostylis micheliana*, *Mariscus hamulosus*), в 11-м их нет. Кроме этого, только с рек Приволжья известен *Potamogeton x micronulatus*. Таким образом, во флоре данного субрегиона всего 20 специфичных видов.

Низменное лесостепное Заволжье представлено одним 12-м районом. Специфику его флоры подчеркивают 10 видов: *Equisetum ramosissimum*, *Salix x hispidocladus*, *Lythrum thymifolia*, *Veronica minutissima*, *V. poljensis*, *Pulicaria vulgaris*, *Tephrosia palustris*, *Potamogeton x pseudolongifolius*, *Carex x allolepis*, *Carex juncella*. Распространение 8 из них связано только с водохранилищем.

В возвышенном лесостепном и степном Заволжье наибольшей спецификой отличается флора 13-го природного района с отмеченными только здесь 5 видами: *Amoria*

Таблица 12. Коэффициенты сходства флор водотоков и водоемов разных природных районов  
Среднего Поволжья по Жаккару

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1		0,62	0,77	0,65	0,62	0,57	0,76	0,67	0,73	0,63	0,63	0,58	0,66	0,66	0,58	0,55
2	0,58		0,63	0,67	0,46	0,38	0,57	0,57	0,64	0,62	0,53	0,63	0,61	0,50	0,46	0,40
3	0,72	0,59		0,67	0,63	0,56	0,74	0,67	0,70	0,65	0,63	0,61	0,69	0,67	0,59	0,53
4	0,64	0,66	0,70		0,54	0,45	0,62	0,65	0,66	0,67	0,63	0,69	0,68	0,58	0,54	0,46
5	0,63	0,44	0,65	0,55		0,76	0,67	0,63	0,56	0,52	0,60	0,50	0,57	0,65	0,62	0,60
6	0,62	0,39	0,58	0,46	0,79		0,64	0,55	0,52	0,44	0,56	0,42	0,49	0,63	0,59	0,64
7	0,79	0,56	0,73	0,61	0,67	0,67		0,64	0,71	0,60	0,61	0,57	0,68	0,68	0,59	0,56
8	0,68	0,55	0,70	0,67	0,65	0,61	0,66		0,66	0,67	0,64	0,62	0,62	0,68	0,64	0,58
9	0,76	0,61	0,65	0,66	0,59	0,56	0,72	0,69		0,64	0,67	0,58	0,61	0,60	0,54	0,49
10	0,63	0,60	0,68	0,66	0,54	0,47	0,58	0,68	0,61		0,64	0,72	0,67	0,62	0,56	0,49
11	0,65	0,53	0,68	0,70	0,65	0,60	0,64	0,73	0,67	0,70		0,63	0,65	0,71	0,68	0,59
12	0,61	0,65	0,67	0,72	0,53	0,50	0,61	0,64	0,60	0,74	0,70		0,69	0,59	0,54	0,48
13	0,64	0,59	0,74	0,70	0,59	0,53	0,68	0,65	0,62	0,69	0,70	0,75		0,68	0,61	0,54
14	0,69	0,52	0,74	0,65	0,65	0,67	0,73	0,74	0,62	0,68	0,76	0,68	0,72		0,85	0,77
15	0,61	0,51	0,67	0,64	0,65	0,64	0,66	0,70	0,59	0,66	0,79	0,67	0,68	0,85		0,82
16	0,61	0,46	0,60	0,53	0,65	0,75	0,64	0,63	0,57	0,56	0,67	0,61	0,60	0,78	0,80	

Примечание: 1-16 - номера природных районов (см. по тексту).

Правая верхняя часть - вся флора, левая нижняя - водная флора.

*fragifera*, *Potamogeton x pseudosarmaticus*, *Carex appropinquata*, *C. cespitosa x omskiana*, *C. omskiana*. В 14-м районе специфичный вид 1 (*Ranunculus rionii*), в 15-м - 2 (*Chamaemeron angustifolium*, *Alisma bjoerqvistii*), в степном 16-м - также 1: здесь он представлен очень редкой харовой водорослью *Tolypella prolifera*, известной на территории бывшего СССР еще только в эстонском озере Жувинтас (Шаркинине, Трайнаускайте, 1986). Кроме этого только в 15-м и 16-м районах встречается *Ceratophyllum submersum*. То есть, в 4-х районах возвышенного лесостепного и степного Заволжья столько же специфичных видов, сколько в 1-м низменном лесостепном районе.

Таким образом, из проведенного анализа списка следует, что: 1) чем богаче флора, тем больше в ней специфичных видов; в наиболее бедных флорах они попросту отсутствуют; 2) закономерное и значительное уменьшение числа таких видов идет в том же направлении, что и падение богатства флоры водотоков и водоемов исследуемой территории, т. е. с северо-запада на юго-восток.

Вполне разделяя мнение ряда ботаников (Катанская, 1979, 1981; Бславская, 1982, 1994; Щербаков, 1991, 1994; Щербаков, Тихомиров, 1994; и др.) о необходимости рассматривать водную флору отдельно от флоры заходящих в воду береговых растений, остановлюсь на анализе теперь ее систематического состава. Как видно из второй части

табл. 7, водная (в широком понимании) флора Среднего Поволжья представлена 211 видами 78 родов и 45 семейств, т. е. она более чем в половину меньше всей флоры водотоков и водоемов этой территории. Основную ее часть составляют сосудистые растения - 34 семейства, 57 родов и 173 вида. Однако доля макроскопических водорослей и тяготеющих к водной среде мохообразных (в основном это гидрогелофиты) также достаточно велика, особенно по родам - 27 % и по семействам - около 25 % (по видам несколько ниже - 18 %). Чаше же всего эта группа растений гидробиологами игнорируется, поэтому обычно данные о флористическом разнообразии водных макрофитов на той или иной территории или в том или ином водотоке или водоеме бывают несколько занижены.

Интересно также соотношение однодольных и двудольных у водных цветковых растений (их 30 семейств, 53 рода и 169 видов). Если для всей флоры макрофитов характерно доминирование последних над первыми по всем рангам таксонов до семейств включительно, то у водной флоры по числу семейств лидируют двудольные (17 против 13), по родам примерное равенство (26 родов двудольных и 27 - однодольных), а по числу видов однодольных больше, чем двудольных почти в 4 раза (соответственно 113 и 31 таксон).

В отличие от всей флоры, по богатству водной ее

составляющей лидируют не водохранилища, а водораздельные озера - 166 видов, при 150 видах - на реках, 149 - на старицах, 142 - на водохранилищах и 94 - на прудах. То есть, высокое разнообразие водных растений связано прежде всего со стабильными условиями, имеющими место в длительно существующих естественных водоемах. Понятно, что даже в условиях стариц, каждая из которых живет не долго, но одна из них сменяет другую на протяжении жизни реки, даже в нестабильных, но естественных и долго существующих условиях рек, больше возможностей сформироваться более богатой флоре приспособленных жить в воде растений, чем в искусственных, очень молодых водоемах, дающих преимущество ценнофобам и шанс выжить и закрепиться выходцам из экотонов, заносным растениям и гибридам.

Варьирование же богатства водной флоры по природным районам, в целом, хотя и не полностью, совпадает с таковым для всей флоры макрофитов (табл. 7).

Три ведущие семейства, отмеченные для всей флоры водных объектов территории, сохраняют свои ведущие позиции и в водной флоре, но на первое место с большим преимуществом выходит *Potamogetonaceae* (48 таксонов видовой ранга), причем лидируют рдестовые как во флорах всех типов объектов, так и во всех природных районах, кроме 1-го, где с перевесом в 1 вид на первое место выходит *Cyperaceae*. У последнего семейства, представленного 20 видами, кроме данного случая, везде второе место. У *Poaceae* (11 видов) третья позиция, но во 2-м районе это семейство лишь 5-е после *Ranunculaceae* и *Amblystegiaceae*, в 7-м и 16-м - 4-е после *Characeae*. Ниже злаковых в списке 10 ведущих семейств водной флоры с 10-ю видами идут лютиковые и амблистегиевые, затем, с 7-ю, - харовые и частуховые и замыкают десятку имеющие по 6 видов *Sparganiaceae*, *Nymphaeaceae* и *Nitellaceae*. Позиции всех этих семейств значительно колеблются. Так, амблистегиевые мхи, хорошо представленные во флоре озер и рек и на территориях 2-го, 4-го и 9-го районов, во многих других районах и во флоре прудов, с 1-м видом, стоят далеко за пределами 1-й десятки семейств; во флоре прудов за пределами этой десятки лютиковые и кувшинковые; и т. д. Всего в эту группу семейств входит 62,1 % всех видов водной флоры территории (от 58 % на озерах до 63 % на водохранилищах и от 53 % в 5-м природном районе до 61 % в 13-м районе).

Список ведущих родов водной флоры во всех случаях без исключения возглавляет *Potamogeton* - 48 таксонов (от 17 на прудах до 35 на водохранилищах и от 11 в 1-м и 14-м районах до 35 во 2-м районе). *Carex* с 10 таксонами в целом занимает вторую позицию, но во флоре прудов и ряда природных районов уступает ее роду *Chara*, занимающему с 7-ю видами 3-ю позицию. Но места как этого, так и следующих за ним родов *Eleocharis*, *Batrachium*, *Sparganium*, *Alisma*, *Trapa* (по 6 видов), *Typha* и *Utricularia*

(по 4 вида) во флорах разных типов водных объектов и разных районов территории крайне различны. В связи с этим доля видов входящих в них водных растений не достигает 50 %. Сходный с десятью первыми семействами процент видов флоры набирается лишь в двадцати первых родах.

Из 51 гибрида всей исследуемой флоры, гибридов водных растений 30, причем основная их часть (25) - это гидрофиты, 1 гелофит и 4 гигрогелофита. Больше всего водных гибридных макрофитов во флоре водохранилищ и рек (19 и 13), а также во флоре 2-го, 10-го и 12-го природных районов (19, 11 и 11 таксонов соответственно). Нет гибридов среди водных растений не только в "безгибридном" 16-м, но и в 1-м, 6-м, 11-м и 14-м природных районах.

Все коэффициенты сходства между водными флорами разных типов водных объектов несколько выше, чем таковые для всей флоры водотоков и водоемов территории, но соотношение между ними практически такое же. Самая большая разница отмечена для коэффициентов сходства между полными флорами рек и флорами стариц и между их водными составляющими (с 0,63 этот коэффициент повысился до 0,71) (табл. 11). Изменение коэффициентов сходства между флорами природных районов не так однозначно: в одних случаях при учете лишь водных видов растений они стали несколько выше, в других - немного понизились или остались практически такими же, как в случае анализа всей флоры, но в целом там, где они были высокими, низкими или средними, там такими же и остались (табл. 12).

Для оценки степени богатства водной флоры Среднего Поволжья сопоставим полученные данные с литературными. Согласно А. П. Белавской (1994), на территории бывшего СССР встречается 362 вида водных сосудистых растений. В составленные ею списки не вошли гибриды. Для сопоставимости данных вычтем из установленных на Средней Волге 173 сосудистых водных растений 30 гибридных таксонов. Получим 143 вида. Они составят 40 % от числа видов водной флоры России и прилегающих территорий ближнего зарубежья. У Т. Н. Кутовой (1977) показано распределение 224 видов водных растений, в число которых отнесены гидрофиты и гелофиты, по основным "озерным областям" бывшего СССР. Из приведенных данных следует, наиболее богаты водными растениями Средняя Азия (116 видов), Дальний Восток (114) и Прибалтика (110). В сравнении с этими цифрами, рассматриваемая флора, если список ее видов уменьшить еще на 47 таксонов, представленных гигрогелофитами (получится 97 видов), не будет в числе самых богатых, что, учитывая низкую озерность большей части исследуемой территории, вполне естественно.

В то же время, ее показатели явно выше средних. К такому выводу можно прийти, сравнивая полученные нами материалы с данными Б. Ф. Свириденко (1997 а) по водной флоре Северного Казахстана, для которой выяв-

лено 189 видов гидро- и гидрогигрофитов (термин Свириденко) из 6-ти отделов (от макроскопических водорослей до цветковых растений). В нашем случае таких видов, исключая гибриды, 183, то есть, по степени богатства эти флоры близки. Но нельзя отказываться при этих сравнениях и от учета гибридных таксонов, значительно повышающих богатство водной флоры региона. По видимому, они есть во всех регионах, но с большой долей вероятности можно утверждать, что имеются территории с повышенной гибридогенной активностью и что Среднее Поволжье в их числе. Наиболее высокий уровень этой активности в бассейне Волги, судя по нашим исследованиям, связан с Верхним Поволжьем, точнее с ее Вологодско-Ярославской частью. Там на сегодняшний день при площади территории более чем в 3 раза меньшей зафиксировано на 7 гибридов больше, чем на Средней Волге. При этом составы гибридов этих регионов значительно различаются. Так, например, из 34 редостовых гибридов общими для Верхней и Средней Волги являются лишь 15, при 12 таксонах известных только на Верхней Волге и 7 - на Средней Волге.

### 3.2.2. Экологический состав флоры

Флора водных объектов представлена 5-ю экотипами, классификация и характеристики которых приведены в вводной части данной главы. Наибольшим разнообразием выделяются гигрофиты, представленные на водотоках и водоемах Среднего Поволжья 206 видами (44 %). Следующую за ними позицию со 118 видами (25 %) занимают настоящие водные растения (гидрофиты), затем идут гигрогелофиты - 63 вида (13 %), гигромезо- и мезофиты - 55 (12 %) и гелофиты - 30 видов (6 %) (табл. 13). В целом разнообразие водной составляющей флоры несколько ниже (45 %, или 211 видов), чем заходящей в воду береговой (55 %, или 261 вид), о чем говорит и индекс гидрофитности, равный 0,11. Это же относится и к флоре водохранилищ, рек и прудов, а также к флоре всех, кроме двух последних (15-го и 16-го), природных районов. Лишь во флоре озер и стариц и флоре крайних юго-восточных районов доля водных растений немного выше (табл. 13).

Наиболее велико разнообразие береговых растений на акватории водохранилищ, где ими представлено 59 % флоры. Среди природных районов выделяется этим флора 12-го района (58 %). Самым богатым составом гидрофитов характеризуется водораздельные озера (89 видов и гибридов) и насыщенный ими 2-й природный район (95 таксонов видового ранга). Меньше всего гидрофитов (30 и 36) в списках флоры 6-го и 5-го природных районов, на территории которых почти нет озер. Здесь же (а также в 7-м районе) и самое низкое число видов гелофитов - 11 (в других районах оно колеблется от 15 - в 1, 3 и 16-м районах до 21 - в 12-м районе).

Индекс гидрофитности водной (в широком понимании) флоры Среднего Поволжья имеет близкое чи-

словое значение, но противоположный, чем индекс всей флоры водных объектов, знак, то есть, настоящие водные растения (55 %, или 118 видов) доминируют над прибрежно-водными (45 %, или 93 вида) (табл. 13). Это при условии учета гибридов. Если же их изъять из списков, то соотношение изменится в пользу прибрежно-водных растений. Данное обстоятельство свидетельствует, на мой взгляд, в пользу необходимости учета гибридных таксонов, позволяющего выявить действительно полное таксономическое разнообразие изучаемого объекта и установить, что в нем, как наверное и должно быть в норме в водоеме и водотоке, максимальное разнообразие имеют истинно водные растения.

Конечно, нередки ситуации, когда водный объект настолько мелководен, что в нем в норме должны будут преобладать прибрежно-водные, а не водные растения. Но такой объект уже, по сути, целиком представляет собой ветландную, а не водную экосистему. Именно ветландную, а не, скажем, экотонную, поскольку последняя в случае с водоемами и водотоками является зоной контакта двух природных комплексов - наземного и водного (Распопов, 1997), типичная же водная экосистема в очень мелководном водоеме, не имеющем глубоководной зоны в явном виде, отсутствует.

В связи с упомянутыми ветландами и экотонами, следует сказать, что подавляющее большинство водных объектов в той или иной мере представлены и водными, и ветландными, и экотонными экосистемами. К водной экосистеме относится, прежде всего глубоководная зона водоема, в которой все основные процессы протекают в водной среде и биоте, с ней связанной, донные процессы играют хотя и очень важную, но подчиненную роль. К экотонной - переходная между берегом и глубокой водой мелководная зона, в процессах которой активно участвуют не только водные, весьма разнородные массы, но и грунтовый комплекс, а также высшая растительность. Ветланды целиком включают в себя экотонную мелководную зону, но в них входит и другой экотон - сырая часть берега. Они, по сути своей, тоже экотоны, но вместе с тем и тип ландшафта, причем ландшафта вполне определенного, тогда как экотон - более общее понятие, обозначающее любую пограничную экосистему.

До недавних пор в нашей научной литературе термин ветланд (wetland) не применялся. Первая работа, в которой он активно используется, появилась лишь в 1993 г. (Никаноров и др., 1993). Поэтому остановлюсь на этом понятии немного подробнее.

Ветланды - это широкий спектр переходных местобитаний между типично водными и типично сухопутными экотопами. К ним относятся мелководья водоемов и водотоков, различные типы болот, сырые и переувлажненные земли. Это понятие широко используется в Северной Америке и Западной Европе, где в последние десятилетия изучению, рациональному использованию и охране

Таблица 13. Экологический состав флоры водотоков и водоемов Среднего Поволжья.

Экотипы	Типы водных объектов						Номера природных районов территории															
	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
I	74	89	77	71	49	118	45	95	55	66	36	30	48	50	54	67	48	72	61	47	48	45
II	22	24	24	24	16	30	15	20	15	20	11	11	11	19	18	25	20	21	19	17	20	15
III	54	53	48	47	29	63	39	49	41	53	32	25	34	39	40	47	39	38	44	35	33	23
I-III	150	166	149	142	94	211	99	164	111	139	79	66	93	108	112	139	107	131	124	99	101	83
IV	149	127	112	158	82	206	107	156	106	127	77	58	93	101	120	126	107	144	117	81	72	62
V	36	20	15	47	26	55	21	34	22	37	18	14	21	32	19	40	15	40	28	19	18	15
Сумма:	335	313	276	347	202	473	227	354	239	303	174	138	207	241	251	305	229	315	269	199	191	160
$I_{hd}$ (I-V)	-0,10	0,06	0,08	-0,18	-0,07	-0,11	-0,13	-0,07	-0,07	-0,08	-0,09	-0,04	-0,10	-0,10	-0,11	-0,09	-0,07	-0,17	-0,08	-0,01	0,06	0,04
$I_{hd}$ (I-III)	-0,01	0,07	0,03	0,00	0,04	0,12	-0,09	0,16	-0,01	-0,05	-0,09	-0,09	0,03	-0,07	-0,04	-0,04	-0,10	0,10	-0,02	-0,05	-0,05	0,08

Примечание: Экотипы: I - гидрофиты; II - гелофиты; III - гигрогелофиты; IV - гигрофиты; V - гигромезо- и мезофиты.

Типы водных объектов: Р - водотоки, О - озера, С - старицы, В - водохранилища, П - пруды, Об - все типы.

$I_{hd}$  (I-V) - индекс гидрофитности для всей флоры (по I-III),  $I_{hd}$  (I-III) - то же, для водной составляющей (по I).

Названия природных районов под соответствующими номерами см. по тексту.

ветландов уделяется очень большое внимание (Cowardin et al., 1979; Barker, Fulton, 1982; Jones, 1986; Lugo et al., 1990; Wilen, 1990; Tiner, 1991, 1993; Kusler, 1992; Boutin, Keddy, 1993; Kusler et al., 1994; и многие др.). В России ветланды также изучаются давно и разносторонне, но у нас отсутствует сформированный взгляд на упомянутые элементы ландшафтов как на единую систему природных объектов, поэтому исследование их не имеет единой, обобщающей основы.

Обычно ветланды рассматриваются как переходные местообитания между глубоководными и сухопутными, т.е. как места на естественном профиле земной поверхности с градиентом увлажнения почвы (грунта) между постоянно затопленными глубоководными зонами и сухой (умеренно увлажненной) землей. Создателем всех ветландов и их сущностью, по мнению R.W. Tiner (1991), является гидрорежим, поэтому именно его характеристика должна лежать в основе определения ветландов. Растительность же - наиболее яркий маркер особенностей гидрологии экосистемы, который, однако, не во всех случаях бывает в достаточной мере выражен.

Опираясь на наиболее известные варианты определения, встречающихся в западной литературе, ветланды можно охарактеризовать как зоны земной поверхности, которые затопы, либо насыщены поверхностной или грунтовой водой с частотой, длительностью и глубиной достаточными для поддержания в нормальном состоянии развития растительности, типичной для условий водопокрываемого и водонасыщенного грунта (Папченко, 1995 б, 1997 б).

На практике нижняя граница ветландов определяется глубиной проникновения в водоем или водоток воздушно-водных растений. При среднем низком уровне воды в летнюю межень такая глубина равна примерно 2 м.

При глубинах, превышающих этот предел имеет место собственно водная экосистема. Однако в случаях, когда на водоемах участки с глубинами более 2 м занимают меньше 20 % акватории, такие водоемы следует, очевидно, целиком относить к ветландам (Папченко, 1997 в).

Более сложным является вопрос о выделении верхней границы ветландов, которая определяется по наличию почв, по меньшей мере периодически испытывающих дефицит кислорода в результате чрезмерного насыщения водой и на которых формируется растительный покров, не менее 50 % состава доминантов которого является растениями, характерными для типичных ветландов (т.е. для мелководных и заболоченных местообитаний) (Tiner, 1991).

С изменением водонасыщенности местообитаний от участков с водопокрываемым грунтом до участков с сыроватой почвой постепенно меняется и видовой состав фитоценозов, в которых ветландные виды растений сначала начинают преобладать над типично водными, затем господствуют, а потом постепенно начинают уступать по числу и обилию сухопутным видам. Типично ветландными, маркирующими эти экосистемы растениями являются гигрогелофиты; характерными, обычными для них - гигрофиты и гелофиты (Папченко, 1997 в).

### 3.2.3. Географический состав флоры

Среднее Поволжье, находясь на стыке лесной и степной зон, сочетает в себе бореальные (северные тасж-ные), temperatные (южные широколиственно-лесные и лесостепные, или неморальные) и субмеридиональные (степные) элементы растительного покрова. Уже это позволяет предполагать наличие большого разнообразия географических элементов во флоре водных объектов этой терри-

тории (хотя водная растительность является азональной, зональные особенности в ней не могут не проявляться).

Во второй графе табл. 5 напротив каждого вида флоры даны аббревиатуры названий их современных ареалов. Большими буквами обозначены группы распространения растений в долготном направлении (по регионам), маленькими буквами - распространение в меридианном направлении (по природно-климатическим зонам). Рассматривается 7 региональных групп ареалов (плюрирегиональные, голарктические, евросевероамериканские, евроазиатские, евросибирские, европейские, эндемичные) и 13 зональных групп (плюризональные, арктосубмеридиональные, аркто-температные, арктобореальные, бореально-тропические, бореально-меридиональные, бореально-субмеридиональные, бореально-температные, бореальные, температурно-тропические, температурно-меридиональные, температурно-субмеридиональные, субмеридионально-меридиональные). В сочетании они дают 45 типов ареалов распространения видов исследуемой флоры. Наиболее многочисленными являются макрофиты 5 типов ареалов: голарктического плюризонального - 95 видов, космополитного, или, точнее, почти (геми-) космополитного (плюрирегионального плюризонального) - 55 видов, евроазиатского бореально-меридионального - 51, евроазиатского плюризонального - 31 и европейского бореально-температного - 25 видов. Еще в 8 типах ареалов по 10 - 19 видов: евроазиатских бореально-субмеридиональных - 19, температурно-меридиональных - 16 и температурно-субмеридиональных - 10 видов; евросибирских бореально-температных - 15 и бореально-субмеридиональных - 13 видов; голарктических бореально-меридиональных и бореально-субмеридиональных - по 12 видов и европейских бореально-субмеридиональных - 11 видов.

Первые четыре из пяти типов ареалов с наибольшим числом видов являются лидирующими для флор всех типов водных объектов и всех районов территории, но пятый (европейский бореально-температный) тип значительным числом видов представлен только во флоре водохранилищ и рек (18 и 12 видов) и флоре 2-го и 10-го природных районов (13 и 10 видов). В 15-м и 16-м районах макрофиты с таким ареалом не отмечены, во многих других районах их по 1 - 3 вида. Из второй по численности видов группы ареалов не сплошная представленность отмечается для евроазиатских температурно-меридионального и температурно-субмеридионального ареалов - виды с подобными ареалами отсутствуют в ряде северных районов региона.

Двенадцать типов ареалов являются редкими для исследуемой флоры - они представлены 1 - 2 видами растений. Это голарктический арктосубмеридиональный (*Carex nigra*), бореально-тропический (*Lemna gibba*) и температурно-тропический (*Najas marina*) ареалы, евроазиатский субмеридионально-меридиональный (*Cyperus glaber*) и азиатский температурно-меридиональный (интродуцент *Zizania latifolia*), евросибирские арктосубмеридиональный (*Carex acuta* и

*Cardamine amara*) и температурно-субмеридиональный (*Juncus tenageia*) ареалы, европейские плюризональный (*Nitella syncarpa* и *Callitriche cophocarpa*), актотемператный (*Potamogeton salicifolia* и *Carex junceus*) и температурно-меридиональный (*Glyceria arundinacea*), евросевероамериканский температурно-субмеридиональный (*Bidens x garumnae*) и североамериканский бореально-температный (интродуцент *Zizania aquatica*) ареалы.

Особого внимания заслуживает рассмотрение эндемиков. Девять видовых таксонов флоры водотоков и водоемов Среднего Поволжья известны только с этой территории и прилегающих к ней областей. В их числе 4 вида (*Trapa okensis*, *T. septentrionalis*, *T. wolgensis* и *Veronica minutissima*) и 5 впервые описываемых гибридов (*Carex cespitosa* x *C. omskiana*, *Potamogeton* x *lacunatifolius*, *P. x mariensis*, *P. x pseudolacunatus* и *P. x pseudosarmaticus*). Среди последних несомненно эндемичны *P. x mariensis* и *P. x pseudosarmaticus*. И тот, и другой возникли на северо-восточном пределе распространения обоих (у первого) или одного (у второго) родительских видов. К тому же и *P. biformis* (один из родителей *P. x mariensis*), и *P. sarmaticus* сами имеют весьма узкие ареалы (бассейны среднего и нижнего течения Дона и Волги и Казахстан). Другие гибриды возможно могут быть распространены и шире, но поскольку пока они известны лишь отсюда, то отнесены к группе эндемиков. Судя по данным Ch. Cook'a (1983), согласно которого в Южной Европе (отдельных регионах Испании и Португалии, в центральных районах Франции) встречается от 21 до 27 водных эндемичных растений, уровень средневожжского эндемизма, конечно, не очень высок. Об этом говорят и данные табл. 14, из которой следует, что доля эндемиков в изучаемой флоре около 2 %. Но, с другой стороны, у того же автора сказано, что на Восточно-Европейской равнине подобных эндемиков нет, 1 эндемик есть на Кольском полуострове, 2 - в низовьях Волги. В сравнении с этим, средневожжский эндемизм выглядит уже значительным. Больше всего эндемиков здесь на водохранилищах и озерах, причем с первыми связано распространение преимущественно эндемиков-гибридов. Не отмечены эндемичные растения во флоре рек и прудов, нет их на водных объектах большинства природных районов. Среди последних числом эндемиков выделяется 2-й район, кроме этого они встречаются в связанных с водохранилищами 12-м и 13-м районах, а также в богатом старицами, в которых встречаются эндемичные водные орехи, 9 районе.

В целом во флоре водотоков и водоемов Среднего Поволжья бесспорное лидерство имеют широко распространенные виды. На долю гемикосмополитных (11,6 %), голарктических (30,7 %) и евроазиатских (32,1 %) видов приходится почти 75 % видового состава флоры. Причем во флоре отдельных типов водных объектов их доля заметно выше, чем во всей анализируемой флоре. Особенно отличается этим флора прудов (85,6 %) Менее всего

Таблица 14. Соотношение видов флоры водотоков и водосмов Среднего Поволжья с разными типами ареалов, в %

[illegible]

Продолжение таблицы 14.

Типы ареалов	Типы водных объектов						Номера природных районов															
	Р	О	С	В	П	Об	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Соотношение видов водной флоры Среднего Поволжья с разными типами ареалов, в %.																						
Гемикосмополитный	16,7	18,1	17,4	14,8	21,3	14,7	25,3	17,7	21,6	20,9	21,5	24,2	22,6	21,3	21,4	17,3	18,7	16,8	18,5	22,2	20,8	22,9
Голарктический	34,0	34,3	32,9	33,1	35,1	30,8	38,4	33,5	36,9	34,5	38,0	37,9	37,6	34,3	36,6	34,5	38,3	32,8	36,3	38,4	38,6	36,1
Евразийский	28,7	25,3	27,5	28,9	29,8	25,6	24,2	25,0	24,3	27,3	25,3	27,3	26,9	28,7	25,9	27,3	29,0	29,8	28,2	30,3	27,7	30,1
Евросибирский	10,0	9,6	10,7	10,6	6,4	10,9	8,1	9,8	9,0	11,5	10,1	7,6	9,7	8,3	9,8	8,6	8,4	9,2	8,9	7,1	9,9	8,4
Европейский	8,0	7,2	6,7	9,2	5,3	12,3	2,0	9,8	6,3	4,3	3,8	1,5	2,2	4,6	2,7	10,1	2,8	9,2	5,6	1,0	1,0	1,2
Азиатский	0,0	0,6	0,7	0,7	1,1	0,5	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0	0,9	0,9	0,7	0,9	0,8	0,0	0,0	1,0	0,0
Евросевероамериканский	2,0	1,8	1,3	0,7	1,1	1,4	1,0	1,2	1,8	0,7	1,3	1,5	1,1	0,9	0,9	0,7	0,9	1,5	1,6	1,0	1,0	1,2
Североамериканский	0,7	0,6	0,7	0,0	0,0	0,5	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,9	0,7	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Эндемичный	0,0	2,4	2,0	2,1	0,0	3,3	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0
Σ	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Плоризональный	52,0	51,8	53,7	49,3	64,9	45,0	68,7	50,6	64,9	58,3	68,4	72,7	67,7	61,1	60,7	54,0	58,9	54,2	57,3	66,7	63,4	68,7
Субплоризональный	33,3	33,7	34,9	33,1	27,7	32,2	27,3	29,3	28,8	32,4	26,6	25,8	26,9	29,6	31,3	35,3	36,4	37,4	30,6	31,3	33,7	28,9
Арктобореальный	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Бореальный	1,3	0,0	0,7	1,4	0,0	1,4	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Бореальнономоральный	10,7	9,0	7,4	10,6	6,4	14,2	4,0	12,8	5,4	7,2	3,8	1,5	5,4	6,5	6,3	7,2	3,7	6,1	8,9	2,0	2,0	1,2
Неморальностепной	2,7	2,4	1,3	3,5	1,1	3,3	0,0	2,4	0,9	2,2	1,3	0,0	0,0	1,9	0,9	2,2	0,9	2,3	2,4	0,0	1,0	1,2
Эндемичный	0,0	2,4	2,0	2,1	0,0	3,3	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0
Σ	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

широкоареальных видов во флоре водохранилищ (76,3 %), в которой также заметную роль играют евросибирские и европейские виды (10,4 и 10,1 %). Во флорах большинства природных районов широко распространенные виды составляют в среднем около 85 - 86 %, но в юго-восточных 14-м - 16-м районах их доля равна 88,5 - 91,3 %, а во 2-м районе - 78,8 %.

Еще более высокий процент составляют плоризональные и субплоризональные виды, распространение которых связано более чем с двумя природными зонами (к первым отнесены виды, встречающиеся от Арктики до субтропиков и тропиков, ко вторым - распространенные более чем в двух, но не во всех природных зонах континента). В целом в рассматриваемой флоре таких видов 80 %. По водным объектам их доля колеблется от 82,1 % на водохранилищах до 92,6 % на прудах. По природным районам - от 83,9 % во 2-м до 96,0 % в 14-м районах.

Кроме видов, распространение которых связано с многими зонами, во флоре вод Среднего Поволжья заметную роль играют бореально-неморальные растения, доля которых в целом составляет 12 % и варьирует от 6,4 % на прудах до 11,2 % на водохранилищах, от 3,1 % в 16-м природном районе до 10,7 % во 2-м районе (табл. 14).

Среди других узкозональных видов заметны также неморально-степные растения. Их 20 видов (4,2 %): евроазиатские *Nymphoides peltata*, *Scutellaria dubia*, *Veronica pseudoheureka*, *Parmica salicifolia*, *Potamogeton biflorus*, *P. sarmaticus*, *Carex colchica*, *Eleocharis klinge*, *E. mitrocarpa*, *Echinochloa caudata*; евросибирские *Agrostis albida*, *Hierochloa repens*, *Rorippa x armoracioides*; европеи́ские *Persicaria brittingeri*, *P. hypanica*, *Rumex x sharlokii*, *Trapa mataeotica*, *Berula erecta*, *Veronica poljensis*; евросевероамериканская *Bidens x garumnae*. Кроме этого отмечено 3 арктобореальных вида (голарктические *Sphagnum jensenii*, *Rhizomnium pseudopunctata* и *Calamagrostis lapponica*), 3 бореальных (европейские *Alisma juzepczukii*, *A. wahlenbergii* и *Potamogeton x olivaceus*) и 2 степно-субтропических вида (евроазиатские *Lythrum thymifolia* и *Cyperus glaber*). Дополняют их 9 отмеченных выше эндемичных видов и гибридов.

В целом узкоареальных растений около 20 - 25 %. Больше всего их во флоре водохранилищ (18 - 24 %) и во 2-м природном районе (16 - 21 %) (табл. 14). Особенность географической структуры флоры определяет именно эта группа видов, поэтому исследуемую флору можно охарактеризовать как неморально-степную со средней степенью эндемизма и преобладанием евроазиатских и европейских региональных элементов на общем фоне доминирования широкоареальных таксонов и участия арктобореальных, бореальных и степно-субтропических видов.

Географический анализ только водной составляющей всей флоры водотоков и водоемов Среднего Поволжья даст мало отличающуюся картину. В этом случае также господствуют широкоареальные и полизональ-

ные макрофиты, но их доля в целом несколько ниже (соответственно 71 и 77 % вместо 75 и 80 %). При этом по водным объектам она почти такая же, как и для всей исследуемой флоры. Немногим различаются и данные по соотношению видов разных региональных групп распространения во флорах природных районов, а вот в отношении зональных групп доля широко распространенных таксонов во многих районах повысилась примерно на 2 %, достигнув в юго-восточных 14-16-м и северных 1-м и 6-м районах 96-98 %. В тоже время во 2-м районе она понизилась с 84 до 80 % (табл. 14). В соответствии с этим менялась в той или иной степени и роль и узкоареальных групп видов. Доля евросибирских и европейских видов в целом повысилась на 1 %. Сохранилась позиция арктобореальной группы видов (0,5 %), доля бореальных растений повысилась более чем вдвое (с 0,6 до 1,4 %), а неморально-степных в 1,5 раза понизилась (с 4,2 до 3,3 %), выпала группа степно-субтропических но с чуть большим участием бореальных элементов.

### 3.2.4. Встречаемость и активность видов флоры

Частота встречаемости видов рассматриваемой флоры оценивалась по 5-бальной системе: 1 - вид редкий, известный по единичным находкам или редко встречаемый в водной среде; 2 - вид изредка (не часто) встречаемый, обычно известный в качестве редкого во многих районах или редко заходящего в воду на многих объектах; 3 - вид с умеренной встречаемостью, обычно распространенный широко, но рассеянно, либо в одних районах встречается часто, а в других редко или отсутствует; 4 - часто встречаемый вид, обычно широко распространенный, но не везде обильный; 5 - обычный, очень часто, почти повсеместно встречающийся вид. растений, стал несколько выше процент эндемичных видов. То есть, водная флора территории такая же неморально-степная,

Обилие видов в растительном покрове оценивалось по 4-бальной шкале: 1 - необильный вид, представленный единичными экземплярами в сообществах или на открытых мелководьях; 2 - малообильный, сопутствующий вид, не входящий в число доминантов или содоминантов фитоценозов; 3 - обильный вид, обычно содоминант, либо образующий небольшие, рассеянные по мелководьям куртины; 4 - высокообильный вид, доминирующий в фитоценозах, образующий обширные заросли.

Для оценки активности видов была выбрана 3-бальная шкала, в которой 1 балл активности получали неактивные виды, имеющие произведение баллов встречаемости и обилия, равный 1 - 2, т. е. это виды редкие необильные или редкие малообильные, либо необильные изредка встречаемые; 2 балла - слабоактивные виды с произведением встречаемости и обилия от 3 до 9; 3 балла - активный вид с произведением от 10 до 16; 4 балла - высокоактивный вид с про-

изведением баллов встречаемости и обилия, равным 20, т. е. это обычный высокообильный вид.

На 2/3 вся флора водных объектов Среднего Поволжья представлена редкими (220 видов, или 47 %) и изредка встречаемыми (95 видов, или 21 %) растениями, тогда как на долю часто встречаемых и обычных макрофитов (38 и 43 вида) приходится в сумме всего 16 %. Первые две группы наиболее многочисленны на реках, вторые - на водохранилищах. Среди территорий особенно большим числом редких видов выделяются 2, 4, 10 и 12-й природные районы. Обычных видов меньше всего на прудах и в 5-6-м районах (табл. 15).

Если же посмотреть на процентное соотношение групп встречаемости видов, то обращает на себя внимание флоры 7 и 16-го районов. В первой из них отмечена наиболее высокая суммарная доля растений с высокой встречаемостью (26 %) при несколько пониженной роли 2-х групп редких растений (57 %). Во второй - самый низкий процент последних (54) при наиболее высоком (23) умеренно встречающихся растений.

Распределение по классам встречаемости видов водных растений отличается прежде всего снижением в среднем примерно на 10 % роли редких и изредка встречаемых видов и таким же повышением процента обычных и часто встречаемых растений по сравнению со всей рассматриваемой флорой. При этом доля умеренно встречаемых видов почти не изменилась. Лишь для флоры рек при рассмотрении только водной ее составляющей различия в соотношениях видов разных классов встречаемости более значительны: доля 2-х групп редких растений понизилась с 71 до 48 %, а доля растений с высокой частотой встречаемости повысилась с 14 до 35 %.

При анализе состава редких растений необходимо обратить внимание на три категории редкости, имеющие место при рассмотрении парциальных флор. В нашем случае необходимо различать растения: 1) редкие в целом для данной территории, 2) редкие в водной среде, но при этом достаточно обычные вне ее, и 3) редкие в одних типах водных объектов, но нередкие в других. К последним относятся сфагновые и многие зеленые мхи, более характерные для таких водных объектов, как болота и отмечаемые в качестве редких на водотоках и водоемах. В этой группе 17 видов. Вторые значительно более многочисленны (107 таксонов). Они представлены заходящими в воду береговыми гидрофитами и мезофитами. В группу истинно редких входят все водные растения данного класса встречаемости (кроме характерных для болот мхов), а также действительно редкие на исследуемой территории представители IV-го и V-го экотипов.

Из 130 редких во флоре водоемов и водотоков околоводных растений действительно редкими на Средней Волге являются 35 таксонов: *Equisetum x litorale*, *E. ramosissimum*, *E. scirpoides*, *E. x trachiodon*, *Stellaria alsine*, *S.*

*bungeana*, *S. crassifolia*, *S. hebecalyx*, *Rumex x stenophylloides*, *R. x scharlokii*, *Lythrum thymifolia*, *Peplis alternifolia*, *Veronica minutissima*, *V. poljensis*, *V. scardicoides*, *Bidens x garumnae*, *Tephloseris palustris*, *Juncus tenageia*, *Carex x aliolepis*, *C. bohémica*, *C. juncella*, *C. x pannewitziana*, *C. x toezensis*, *Cyperus glaber*, *Dichostilis mecheliana*, *Eleocharis klingei*, *E. ovata*, *Mariscus hamulosus*, *Calamagrostis lapponica*, *C. neglecta*, *C. phragmitoides*, *C. pseudophragmites*, *Echinochloa caudata*, *Scirpus supinus*, *Poa remota*. К ним добавляется 53 редких гидрофита (это многие, особенно гибридные, рдесты, все наядовы, все водяные орехи, а также *Tolypella prolifera*, *Isoetes setacea*, *Nuphar pumila*, *N. x spenneriana*, *Nymphaea alba*, *Ceratophyllum submersum*, *Batrachium rionii*, *B. x felixii*, *Elatine alsinastrium*, *E. triandra*, *Nymphoides peltata*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*), 10 гелофитов (*Butomus junceus*, *Alisma bjoerqvistii*, *A. Juzepczukii*, *A. wahlenbergii*, *Glyceria arundinacea*, *Phragmites altissimis*, *Zizania aquatica*, *Sparganium gramineum*, *S. minimum*, *Typha x glauca*) и 16 гигрогелофитов (*Ranunculus gmelini*, *R. polyphyllus*, *Rumex x heterophyllus*, *Berula erecta*, *Sium sisaroides*, *Veronica pseudoscardica*, *Carex aquatilis*, *C. x bogstadensis*, *C. x elytroides*, *C. x friesii*, *C. rhynchophylla*, *Eleocharis austriaca*, *E. mitrocarpa*, *E. uniglumis*, *Agrostis albida*, *Acorus calamus*). То есть, действительно редкими в рассматриваемой флоре региона является 114 видов и гибридов из 220, относящихся к I-му классу встречаемости (табл. 15).

Практически все, как редко, так и часто заходящие в воду береговые растения, представляют класс необильных в ней растений, потому число неактивных и слабоактивных в водной среде видов больше, чем число редких и изредка встречаемых растений (соответственно 403 и 315) (табл. 15 и табл. 16). Среди водной флоры необильных растений значительно меньше. Это либо некоторые редкие гигрогелофиты и гелофиты, либо многие гибридные гидрофиты (особенно узколистные рдесты). Большинство же водных растений в местах своего произрастания достаточно многочисленны в образуемых ими группировках, многие доминируют либо содоминируют в сообществах, и лишь ввиду малого распространения 42 % их (89 из 211 видов) попадают в класс малоактивных и 29 % (62 вида) - в класс неактивных, тогда как широко распространенные - образуют классы активных (31) и высокоактивных (29) видов (табл. 16). Среди водных растений такое соотношение малоактивных и неактивных (71 %) и активных и высокоактивных видов (29 %) характерно для гидрофитов - основного и наиболее многочисленного экотипа водной флоры, тогда как у гелофитов эти группы дают соответственно 57 и 43 %, у гигрогелофитов - 79 и 21 %. Гидрофиты наиболее активны на водохранилищах (41 %), в прудах (39 %) и в озерах (38 %). Интересно соотношение групп их активности в разных природных районах Среднего Поволжья. Материалы показывают, что доля активных видов нарастает с 33 - 44 % на севере территории до

Таблица 15. Число видов флоры водотоков и водоемов Среднего Поволжья с разной частотой встречаемости

Классы встречаемости	Типы водных объектов						Номера природных районов территории															
	Р	О	С	В	П	ОБ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Вся флора водотоков и водоемов																						
1	163	150	127	157	69	220	87	146	104	137	79	61	65	102	87	133	105	125	109	65	69	59
2	73	58	53	72	59	95	53	71	50	50	37	32	52	54	64	67	44	75	60	53	45	28
3	52	56	47	52	35	77	37	61	40	50	29	22	36	32	44	45	34	50	42	33	34	37
4	27	23	27	29	24	38	22	32	20	22	16	11	26	29	23	27	21	26	24	17	17	16
5	20	26	22	37	15	43	28	44	25	44	13	12	28	24	33	33	25	39	34	31	26	20
Σ	335	313	276	347	202	473	227	354	239	303	174	138	207	241	251	305	229	315	269	199	191	160
Водная флора																						
1	66	74	64	59	27	90	28	67	41	60	26	21	23	39	35	55	38	44	40	20	30	24
2	27	23	26	22	25	36	20	24	20	16	17	17	19	21	18	25	19	23	27	27	22	12
3	24	32	21	22	13	37	17	28	22	21	13	8	17	14	22	19	16	22	18	18	17	18
4	15	15	20	12	16	15	9	14	6	10	12	9	11	15	11	13	11	11	10	8	7	9
5	18	22	18	27	13	33	25	31	22	32	11	11	23	19	26	27	23	31	29	26	25	20
Σ	150	166	149	142	94	211	99	164	111	139	79	66	93	108	112	139	107	131	124	99	101	83

Примечание: Классы частоты встречаемости: 1 - редко, 2 - изредка, 3 - умеренно, 4 - часто, 5 - обычный вид.  
Другие обозначения см. по табл. 5.

Таблица 16. Число и доля видов флоры водотоков и водоемов Среднего Поволжья с разной активностью

Баллы активности	Типы водных объектов						Номера природных районов территории															
	Р	О	С	В	П	ОБ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Число видов всей флоры водотоков и водоемов																						
1	176	150	120	173	85	244	100	162	106	144	80	57	86	108	117	144	104	146	121	74	70	56
2	115	103	106	115	81	159	84	123	93	101	64	57	76	92	82	110	81	110	97	77	79	63
3	27	43	36	37	24	41	25	41	22	30	21	15	27	26	31	28	26	32	29	29	24	25
4	17	17	14	22	12	29	18	28	18	28	9	9	18	15	21	23	18	27	22	19	18	16
Σ	335	313	276	347	202	473	227	354	239	303	174	138	207	241	251	305	229	315	269	199	191	160
Доля в %																						
1	53	48	44	50	42	52	44	46	44	48	46	41	41	45	47	47	45	46	45	37	37	35
2	34	33	38	33	40	33	37	35	39	33	37	41	37	38	33	36	35	35	36	39	41	39
3	8	14	13	11	12	9	11	11	9	10	12	11	13	11	12	9	12	10	11	15	13	16
4	5	5	5	6	6	6	8	8	8	9	5	7	9	6	8	8	8	9	8	9	9	10
Число видов водной флоры																						
1	40	46	37	33	15	62	15	41	19	37	14	10	14	19	24	30	21	21	26	12	17	10
2	69	64	66	60	45	89	44	67	55	56	37	33	39	53	43	64	44	59	52	44	43	32
3	24	39	32	27	22	31	22	28	19	18	19	14	22	21	24	22	24	24	24	24	23	25
4	17	17	14	22	12	29	18	28	18	28	9	9	18	15	21	23	18	27	22	19	18	16
Σ	150	166	149	142	94	211	99	164	111	139	79	66	93	108	112	139	107	131	124	99	101	83
Доля в %																						
1	27	28	25	23	16	29	15	25	17	27	18	15	15	18	21	22	20	16	21	12	17	12
2	46	39	44	42	48	42	45	41	50	40	47	50	42	49	38	46	41	45	42	45	42	39
3	16	23	22	19	23	15	22	17	17	13	24	21	24	19	22	16	22	18	19	24	23	30
4	11	10	9	16	13	14	18	17	16	20	11	14	19	14	19	16	17	21	18	19	18	19

Примечание: Классы активности видов: 1 - неактивные, 2 - слабоактивные, 3 - активные, 4 - высокоактивные. Другие обозначения см. по табл. 5.

43 - 51 % - на юге, причем в районах с наиболее богатой флорой активных видов заметно меньше (2-й район - 33 %, 4-й - 38 %, 10-й - 37 %, 12-й - 42 %), чем в соседних районах со сравнительно бедной флорой (1-й район - 44 %, 3-й - 40 %, 5-й - 42 %, 11-й 46 %, 14-й и 16-й - по 51 %). У гелофитов только во флоре водохранилищ группы активных видов (42 %) уступают в численности неактивным и слабоактивным видам (58 %), во флоре же остальных водных объектов их доли равны (озера и старицы) или активные и высокоактивные виды преобладают (речи - 55 %, пруды - 62 %). Во флорах же районов везде наблюдается безусловное доминирование последних, а в 7-м районе неактивных и малоактивных гелофитов нет, в 5-м их 9 %, в 16-м - 14 %, в 6-м - 18 %.

Полную противоположность гелофитам демонстрируют гидрогелофиты, стоящие одной ногой на суше, другой - в воде. Среди водных объектов наиболее малой долей активных видов гидрогелофитов выделяются реки (11 %), максимум их (22 %) отмечен на водохранилищах. Во флорах районов минимальным значением для этой группы (9 %) отличается 5-й, максимальным (27 %) - 9-й район; по 26 % активных гидрогелофитов имеют флоры 2-го и 7-го районов. Общим для территорий 3-х последних является высокий процент их облесенности, наличие большого числа озер (2-й район) и стариц с заболоченными берегами. Гидрофиты во флоре водных объектов на 91 - 100 % представлены неактивными и малоактивными видами, при небольшом участии (до 9 %, чаще - 2 - 5 %) активных видов. Среди гигомезо- и мезофитов значатся лишь виды неактивные (69 - 95 %) и малоактивные (5 - 31 %, чаще - 11 - 16 %).

Ядро рассматриваемой флоры, которое образуют растения, отмеченные во всех природных районах территории исследования и на всех водных объектах, составляют 105 видов всех экологических типов. В него входят 25 гидрофитов (24 %), 11 гелофитов (11 %), 21 гидрогелофит (19 %), 43 гидрофита (41 %) и 5 гигомезо- и мезофитов (5 %). Это соотношение экотипов в ядре очень близко к таковому во всей флоре водотоков и водоемов, в которой их доля соответственно равна 25, 6, 13, 44 и 12 %. То есть, по сути, в этих двух совокупностях взаимно заменились лишь позиции гелофитов и гигомезо- и мезофитов, поскольку больше всего за пределами ядра оказалось представителей именно последнего экотипа и меньше всего - гелофитов, являющихся наиболее малочисленными во флоре.

В числе спутников ядра оказались, естественно, все редкие и изредка встречаемые водные растения, но не все изредка заходящие в воду береговые. Потому в ядре флоры представлен весь спектр активности видов. Самыми многочисленными оказались малоактивные растения - 49 таксонов, на треть меньше высокоактивных и активных - соответственно 30 и 25 видов, неактивные представлены 1 таксоном. Последних нет в водной составляющей ядра. В ней сохранилось число высокоактивных видов (30) и рез-

ко, по нарастающей, сократилась численность других классов: активных видов стало 15, малоактивных - 12.

Высокоактивные виды - это центр ядра флоры, сложенный самыми широко распространенными и наиболее обильными видами водной флоры, являющимися основными ценозобразователями. В их числе гидрофиты *Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum*, *Persicaria amphibia*, *Callitriche palustris*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Potamogeton berchtoldii*, *P. crispus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrrhiza*; гелофиты *Equisetum fluviatile*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*; гигомезофиты *Carex acuta*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *Eleocharis palustris*, *Agrostis stolonifera*.

Флора каждого водного объекта и каждого природного района территории имеет свой набор таких видов и далеко не все они из списка 30 входящих в центр ядра видов, т. е. высокоактивных видов заметно больше, но не все они распространены по всей территории исследования.

Весь центр ядра представлен широкоареальными видами: 10 из них имеют гемикосмополитное распространение, 10 - голарктическое пльоризональное (8) и бореально-субмеридиональное (2 вида), 5 - евроазиатское пльоризональное (4) и бореально-субмеридиональное (1 вид) и 5 - евросибирское пльоризональное, арктосубмеридиональное, бореально-меридиональное (по 1 виду) и бореально-субмеридиональное (2 вида) распространение. Во всем ядре рассматриваемой флоры уже виды не с 9, а с 17 типами ареалов. К также преобладающим гемикосмополитным (20), голарктическим (44), евроазиатским (31) и евросибирским (6) видам добавляются 2 европейских (*Persicaria tomentosa*, *Callitriche cophocarpa*) и 2 евросевероамериканских вида (*Myosotis palustris*, *Glyceria fluitans*). К 68 пльоризональным и 43 субпльоризональным - 3 бореально-неморальных вида (*Epilobium pseudorubescens*, *Myosotis palustris* и *Potamogeton compressus*). Это в общих чертах уже напоминает географическую структуру всей флоры водотоков и водоемов Среднего Поволжья, но практически не отражает ее особенностей. То есть, проводить географический анализ ядра флоры вряд ли имеет смысл.

### 3.3. Особенности флоры разных типов водных экосистем

#### 3.3.1. Флора водотоков

Различные типы водотоков (ключи, ручьи, речки, реки, каналы, коллекторы, мелиоративные и прочие каналы) конечно же имеют свои флористические особенности, но выявление их не входит в задачи данной работы. Тем более, что флора средних рек как бы поглощает, соединяет в себе флоры других, более мелких элементов речной сети.

каналы же и канавы в Среднем Поволжье заметной роли не играют. Поэтому в данном случае флора всех водотоков обобщена и рассматривается как единая.

Для этой флоры отмечено 335 видов макрофитов, относящихся к 145 родам и 64 семействам (табл. 7). Основная их часть (295 видов, 119 родов и 48 семейств, составляющих соответственно 88 %, 82 % и 75 %) является цветковыми растениями. Среди них на долю двудольных приходится 54 % видов, 60 % родов и 67 % семейств. Это на 3 % больше, чем доля двудольных во всей флоре водных объектов региона по видам и на 1 % меньше, чем их доля по родам и семействам. Помимо цветковых в рассматриваемую флору включено 4 вида сосудистых споровых растений (3 вида хвощей и 1 папоротник), 26 видов из 21 рода и 11 семейств моховидных и 10 видов из 3 родов и 3 семейств харовых водорослей (табл. 8).

Гибриды во флоре водотоков представлены 21 таксоном. Список ведущих семейств возглавляет не *Cyperaceae*, как во флоре различных типов водоемов, а *Poaceae* (табл. 9), хотя в ряде районов (1-м, 6 - 9, 11, 13 и 16-м) на реках все же более разнообразны осоковые (табл. 17). Третья позиция *Potamogetonaceae* также далеко не постоянна: в 1-м районе ее занимает *Salicaceae*, в 5-м - *Asteraceae*, в 4, 8, 9, 11 и 14-м районах - *Polygonaceae*. Среди родов, как и во флорах других водных объектов, в целом доминирует *Potamogeton* - 28 видов и гибридов, тогда как стоящий на втором месте *Salix* представлен 16 таксонами. Однако лидерство растений не бесспорно: в 1 и 4-м районах они уступают место ивам, а в 5 и 6-м имеют одинаковое с ними число видов. Кроме этого, во флоре рек заметную роль играют ситники, которые с 12 видами делят 3 - 4 место с осоками, а в 9-м районе занимают даже 2 - 3-ю позицию (табл. 17).

По соотношению водных (150) и околоводных (185 видов) растений флора водотоков имеет отчетливую (выраженную по обоим показателям) минусовую гидрофитность (табл. 13), которая нарушается лишь во флорах рек юго-восточных 14 - 16 районов, где суммарный процент I - III экотипов несколько выше, чем IV-V (табл. 17).

Речная флора от других отличается повышенным числом редких и изредка встречаемых видов. Причем наиболее весомый вклад в эти классы дают заходящие в воду береговые растения, тогда как водные в этом отношении не выделяются (табл. 15), что определяет самую высокую среди флор водных объектов долю неактивных видов во флоре рек (53 %) (табл. 16). Высокоактивных, наиболее широко распространенных на реках видов 17. Это прежде всего гидрофиты *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Spirodela polyrrhiza* и гелофиты *Butomus umbellatus*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*, а также гидрогелофиты *Carex acuta* и *Eleocharis palustris*. Ядро флоры водотоков включает 94

вида, что всего на 11 таксонов меньше, чем в ядре флоры всех водных объектов региона. В нем 52 % водных растений и 48 % заходящих в воду береговых. В речном ядре отсутствуют гидрофиты *Chara contraria*, *Utricularia vulgaris*, *Potamogeton compressus*, *P. trichoides*, гидрогелофиты *Drepanocladus aduncus*, *Hypnum lindbergii*, *Caltha palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Carex acutiformis*, *C. riparia*, гидрофиты *Marchantia polymorpha*, *Rorippa palustris*, *Salix alba*, *Epilobium palustre*, *Gallium uliginosum*, *Carex cespitosa*, *C. pseudocyperus*. Но в него входят отсутствующие в ядре общей флоры *Fontinalis antipyretica*, *Myriophyllum spicatum*, *Bolboschoenus koshewnikowii*, *Brachythecium rivulare*, *Echinochloa crusgalli*, *Glyceria notata*, *Tussilago farfara*.

Только с реками связаны находки на исследуемой территории следующих 20 видов макрофитов: *Pohlia wahlenbergii*, *Batrachium kauffmannii*, *Spergula arvensis*, *Stellaria bungeana*, *Lepidium latifolium*, *Salix x smithiana*, *Ribes nigrum*, *Amoria fragifera*, *Berula erecta*, *Gallium rivaie*, *Veronica pseudoscardica*, *Potamogeton x micronulatus*, *P. x sparganifolius*, *Juncus uzbekii*, *J. tenageia*, *Eleocharis klingeii*, *Mariscus hamulosus*, *Festuca rubra*, *Glyceria lithuanica*, *Poa remota*. Среди них неморально-степная европейская *Berula erecta* находится здесь в крайней северо-восточной точке своего ареала, довольно далеко на север от основного ареала продвинуто местонахождение на Средней Волге южного евро-сибирского *Juncus tenageia*, также на северной границе своего распространения находится евроазиатский *Mariscus hamulosus*.

В целом по географическому составу флора водотоков региона характеризуется несколько большей (на 2 - 3 %) по сравнению со всей флорой водных объектов представленностью в ней гемикосмополитных, голарктических и евроазиатских растений, отсутствием эндемичных и азиатских видов, пониженной (на 4 %) ролью европейских таксонов, повышенной (на 6 %) долей полизональных и пониженной (на 2 - 3 %) бореально-неморальных и неморально-степных видов (табл. 14). Особенно мало узкоареальных видов (всего 3 - 4 %) во флорах рек 5 - 6-го районов (табл. 17).

Наиболее богата флора водотоков 2-го природного района - 264 вида из 126 родов и 60 семейств (табл. 17). Здесь, в отличие от других районов, большой вклад дают не только макрофиты малых и средних рек, но и растения ключей, разнообразных (лесных, полевых, болотных) ручьев, а также канав и коллекторов мелиоративной дренажной сети. Именно с последними, а также с болотными ручьями, связано распространение отмеченных на водотоках лишь этой территории *Menyanthes trifoliata* и *Carex x friesii*, с мощным ключевым выходом из-под Кленовой горы связано единственное в Среднем Поволжье местонахождение *Berula erecta*, с половыми и пойменными ручьями - находки *Stellaria bungeana*, *S. crassifolia* и заходы в воду нвы *Salix myrsinifolia*. Помимо этих 6 видов в реках только этого района встречены *Batrachium x felixii*,

Таблица 17. Данные по флоре водотоков Среднего Поволжья

Показатели, классы, таксоны	Номера природных районов																Весь регион
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Число и соотношение таксонов																	
Число семейств	58	60	57	54	44	42	53	50	56	58	52	52	56	50	48	44	65
Число родов	109	126	110	103	76	67	98	99	111	114	98	100	101	86	82	73	145
Число видов	205	264	219	186	136	119	181	201	217	240	206	222	209	175	156	138	335
Видов на семейство	3,5	4,4	3,8	3,4	3,1	2,8	3,4	4,0	3,9	4,1	4,0	4,3	3,7	3,5	3,3	3,1	5,2
Видов на род	1,9	2,1	2,0	1,8	1,8	1,8	1,8	2,0	2,0	2,1	2,1	2,2	2,1	2,0	1,9	1,9	2,3
Родов на семейство	1,9	2,1	1,9	1,9	1,7	1,6	1,8	2,0	2,0	2,0	1,9	1,9	1,8	1,7	1,7	1,7	2,3
Число гибридов	7	12	8	3	3	1	4	4	2	6	2	6	5	2	2	0	21
Число видов в 1-х 10 семействах																	
<i>Poaceae</i>	18	25	22	22	13	10	14	19	17	27	21	25	22	17	17	14	35
<i>Cyperaceae</i>	20	24	16	18	12	12	16	22	22	19	23	20	23	17	16	15	31
<i>Potamogetonaceae</i>	12	20	16	8	8	8	12	13	11	16	11	14	13	10	10	10	28
<i>Salicaceae</i>	13	12	11	9	8	8	7	10	9	9	8	8	7	7	7	5	16
<i>Asteraceae</i>	10	15	8	8	10	6	10	11	11	11	9	12	11	8	9	7	16
<i>Polygonaceae</i>	10	13	13	11	8	7	12	14	12	14	12	14	12	11	7	6	14
<i>Brassicaceae</i>	7	9	7	8	5	3	8	8	9	10	10	12	9	7	5	4	12
<i>Scrophulariaceae</i>	5	6	7	7	4	4	4	6	8	7	8	6	6	5	4	4	12
<i>Juncaceae</i>	6	10	6	7	6	6	6	7	10	9	8	9	8	5	4	4	12
<i>Ranunculaceae</i>	6	10	7	6	4	4	6	6	6	8	8	9	8	7	6	5	11
Сумма	107	144	113	104	78	68	95	116	115	130	118	129	119	94	85	74	187
%	52	55	52	56	57	57	52	58	53	54	57	58	57	54	54	54	56
Число видов в 1-х 10 родах																	
<i>Potamogeton</i>	12	20	16	8	8	8	12	13	11	16	11	14	13	10	10	10	28
<i>Salix</i>	13	12	11	9	8	8	7	10	9	9	8	8	7	7	7	5	16
<i>Carex</i>	10	11	9	7	5	5	9	9	10	10	10	10	11	9	8	8	12
<i>Juncus</i>	6	10	6	7	6	6	6	7	10	9	8	9	8	5	4	4	12
<i>Veronica</i>	4	5	5	5	3	3	3	5	6	5	6	5	5	4	3	3	9
<i>Rorippa</i>	5	6	5	5	3	1	5	6	6	7	6	8	6	4	3	3	8
<i>Epilobium</i>	7	7	7	6	6	4	6	7	8	8	8	8	6	6	5	5	8
<i>Eleocharis</i>	3	6	2	4	2	2	2	5	3	2	5	4	6	2	2	1	8
<i>Persicaria</i>	6	7	7	7	5	5	7	7	6	7	6	7	6	6	5	5	7
<i>Rumex</i>	4	6	6	4	3	2	5	7	6	7	6	7	6	5	2	1	7
Сумма	70	90	74	62	49	44	62	76	75	80	74	80	74	58	49	45	115
%	34	34	34	33	36	37	34	38	35	33	36	36	35	33	31	33	34
Доля видов разных экотипов, в %																	
I	20	22	21	18	19	22	22	19	18	22	20	23	20	24	25	27	22
II	7	6	7	9	8	9	6	8	7	9	9	8	8	10	11	11	7
III	16	16	18	18	17	16	18	17	17	15	17	14	18	18	18	16	16
IV	47	45	44	45	46	44	44	43	49	44	47	45	45	42	40	41	44
V	10	11	10	10	10	9	10	13	9	10	7	10	9	6	6	5	11
I-III	43	44	46	45	44	47	46	44	42	46	47	45	46	51	54	54	45
IV-V	57	56	54	55	56	53	54	56	58	54	53	55	54	49	46	46	55

Показатели, классы, таксоны	Номера природных районов																Весь регион
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Доля видов разных классов встречаемости, в %																	
1	41	41	47	46	49	48	35	41	39	41	47	38	39	34	33	36	49
2	24	22	22	22	20	23	25	22	26	25	19	24	22	25	22	17	22
3	17	20	14	16	16	13	18	18	18	16	16	18	18	20	22	26	15
4	8	9	8	5	6	7	12	10	8	9	9	10	11	10	11	8	8
5	10	8	9	11	9	9	10	9	9	9	9	10	10	11	12	13	6
Процент видов с разным типом регионального распространения																	
Гемикосмополитный	18	16	18	17	20	21	18	17	16	15	14	14	14	17	17	18	13
Голарктический	40	37	39	40	39	39	41	37	37	39	38	38	41	39	41	41	33
Евразийский	28	30	29	30	29	29	28	32	33	32	35	32	32	34	31	33	34
Евросибирский	7	9	7	7	8	7	10	8	9	8	8	10	8	7	8	5	9
Европейский	4	5	5	4	2	2	2	4	3	5	3	4	3	1	1	1	7
Евросевероамериканский	2	3	2	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2
Североамериканский	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,4	0,5	0	0	0	0	0	0,3
Процент видов с разным типом зонального распространения																	
Плоризональный	60	54	60	59	65	66	62	58	55	53	52	53	56	59	58	61	47
Субплоризональный	32	35	31	35	32	31	32	34	40	39	42	41	36	37	37	34	40
Арктобореальный	0,5	0,4	0,5	0	0	0	1	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0,3
Бореальный	0	1	0	0	0	0	0	0,5	0	0,4	0	0	0	0	0	0	1
Бореально-неморальный	7	9	7	4	3	2	4	5	5	5	4	4	6	3	4	4	9
Неморально-степной	0	2	1	1	0	1	1	2	0	2	1	2	1	1	1	1	2
Степно-субтропический	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0,7	0,3
Коэффициенты сходства флор водотоков разных природных районов																	
1	0,76	0,80	0,70	0,62	0,56	0,78	0,68	0,77	0,66	0,65	0,67	0,68	0,65	0,56	0,55	0,62	
2		0,76	0,64	0,49	0,44	0,66	0,63	0,71	0,67	0,60	0,67	0,66	0,57	0,49	0,46	0,79	
3			0,68	0,59	0,53	0,73	0,67	0,72	0,67	0,65	0,67	0,69	0,67	0,58	0,53	0,66	
4				0,67	0,61	0,68	0,68	0,68	0,69	0,71	0,69	0,71	0,68	0,61	0,57	0,56	
5					0,85	0,66	0,64	0,56	0,55	0,60	0,56	0,60	0,67	0,63	0,60	0,41	
6						0,64	0,58	0,53	0,50	0,56	0,52	0,55	0,63	0,61	0,63	0,36	
7							0,69	0,73	0,66	0,65	0,70	0,71	0,70	0,60	0,59	0,55	
8								0,66	0,73	0,65	0,69	0,67	0,70	0,64	0,59	0,61	
9									0,69	0,73	0,69	0,66	0,63	0,53	0,50	0,65	
10										0,73	0,79	0,74	0,69	0,61	0,55	0,72	
11											0,76	0,74	0,73	0,67	0,60	0,62	
12												0,80	0,73	0,62	0,59	0,67	
13													0,74	0,65	0,59	0,63	
14														0,83	0,75	0,53	
15															0,85	0,47	
16																0,42	

*Nymphoides peltata*, *Potamogeton longifolius*, *P. x olivaceus*, *P. x sparganiiifolius*; по их урезам воды и обсыхающим песчаным отмелям и косам - *Agrostis canina*, *Eleocharis austriaca*, *Juncus juzepeczukii*, *Veronica pseudoheureka*, *Xanthium albi-*

*num*. Здесь больше всего гибридов (12 из 21, отмеченного на водотоках), наиболее разнообразен состав видов рдестов, ситников и осок, а также осоковых в целом (табл. 17).

Соотношение редких и часто встречаемых видов во

флоре водотоков 2-го района сходно с таковым для многих других районов, но при этом в ней много (31 таксон) истинно редких растений. Кроме *Menyanthes trifoliata*, типичного для болот территории, и *Xanthium albinum*, широко распространившегося в последнее время по рудеральным местообитаниям, к ним относятся все приведенные выше виды, отмеченные в ключах, ручьях и реках только данного района, а также *Nuphar x spenneriana*, *S. alsine*, *Elatine alsinastrum*, *Salix x holosericea*, *S. x kirilowiana*, *S. x puberula*, *Epilobium parviflorum*, *Berula erecta*, *Galium trifidum*, *Senecio fluviatilis*, *Potamogeton x bahingtonii*, *P. x cognatus*, *P. praelongus*, *Caulinia minor*, *Juncus alpino-articulatus*, *J. tenageia*, *Carex rhynchophylla*, *Eleocharis mamillata*, *E. ovata*, *E. unguiculata*. Кроме этого, редкими здесь являются довольно распространенные в лесостепных районах *Lycopus exaltatus* и *Potamogeton nodosus*. Находка здесь последнего вида удалена на северо-восток от границы его обычного распространения на 300 км.

Самой бедной флорой водотоков характеризуется 6-й природный район, отличающийся мелкой речной сетью с крайне бедным растительным покровом. Здесь отмечено всего 119 видов из 67 родов и 42 семейств. Известен лишь 1 гибридный таксон - *Salix x rubens* (широко распространенная в Среднем Поволжье помесь ивы белой и ивы ломкой). У этой флоры самые низкие показатели числа видов и числа родов в семействе. Она на 71 % (т. е. более, чем какая-либо другая) представлена видами редко и изредка встречаемыми (табл. 17). Но к истинно редким здесь относятся лишь *Zannichellia palustris*, тогда как все другие являются либо редко заходящими в воду, либо редкими для водотоков именно этой территории.

Как 2-й, так и 6-й природные районы расположены в пределах лесного Заволжья. Следовательно флора водотоков лесной части региона является наиболее контрастной по своему разнообразию и богатству. Об этом говорит и коэффициент сходства флор этих двух районов (0,44), имеющий наиболее низкое значение (табл. 17). Флора рек этого субрегиона отличается от других присутствием в ней таких видов, не встречаемых на водотоках других субрегионов, как *Salix x smithiana* (только 1-й район), *Crypsis schoenoides*, *Potamogeton x cooperi* и *Veronica pseudoscardica* (только 3-й), *Calamagrostis canescens*, *Dichelyma falcata* и *Potamogeton obtusifolius* (2 и 3-й), *Filipendula denudata*, *Salix x holosericea* (1 - 3-й), *S. x puberula* (1 - 4-й), *S. acutifolia x myrsinifolia* (1 и 5-й), *Glyceria lithuanica* (4 и 7-й) и *Philonotis fontana* (1, 2 и 7-й районы), которые дополняются специфичными для 2-го природного района таксонами. Из 16 известных для флоры водотоков лесного Заволжья гибридов 12 отмечены только здесь.

В лесостепном Приволжье наибольшим флористическим разнообразием выделяются реки и ручьи 10-го природного района, имеющие вторую по богатству флору в изучаемом регионе. Здесь максимальным для флоры рек

районов числом видов представлено семейство злаковых, значительно опережающее следующие за ним *Cyperaceae* и *Potamogetonaceae* (табл. 17). Только в этом районе в речных водах отмечены *Hygrohypnum duriusculum*, *H. luridum*, *Eurhynchium speciosum*, *Geum rivale*. Соотношение редких и широко распространенных видов здесь такое же, как и во 2-м районе, но истинно редких меньше - всего 19. Ими являются *Nymphaea alba*, *Elatine alsinastrum*, *E. hydropiper*, *Rorippa dogadovae*, *Epilobium parviflorum*, *Gratiola officinalis*, *Alisma juzepczukii*, *Potamogeton x acutus*, *P. x decipiens*, *P. gramineus*, *P. x mucronulatus*, *P. panormitanus*, *P. x serrulatus*, *Najas major*, *Agrostis alba*, *Calamagrostis pseudophragmites*, *Glyceria arundinacea*, *Acorus calamus*, *Typha laxmannii*.

Флора рек 8, 9 и 11-го районов, расположенных в пределах Приволжской возвышенности, заметно менее разнообразная (201-217 видов) по сравнению с 10-м районом, но более богатая, чем флора рек большинства районов Вятско-Камских увалов, Бугульминско-Белебеевской возвышенности и Общего Сырта (табл. 17). 8-й район отличается от всех других наличием в его речной флоре *Potamogeton lacunatus* и *Eleocharis mitrocarpa*, 9-й - *Peplis alternifolius*, *Sium sisaroides*, *Dichostylis michaliana* и *Mariscus hamulosus*, 11-й - *Cyperus glaber*. Коэффициенты сходства речных флор этих районов варьируют в пределах 0,65 - 0,73, т. е. они у данных флор заметно ближе друг к другу, чем у флор рек лесного Заволжья и лесостепного и степного Заволжья (табл. 17).

В Заволжском лесостепном субрегионе во флористическом отношении наиболее разнообразны водотоки 12-го природного района (222 вида). Как это ни странно, но структура речной флоры этого низменного района во многом похожа на таковую 10-го района, лежащего на противоположной, высокой стороне Волги. Значительное сходство (0,79) показывают они и по видовому составу. Чуть выше коэффициент сходства (0,80) у речной флоры 12-го района лишь с флорой 13-го района (табл. 17). Специфичных видов на реках Черемшанского района всего 2 - *Potamogeton acutifolius* и *Typha x glauca*. Но кроме них еще 20 встречающихся здесь видов не замечены на реках других районов этой части Заволжья.

При рассмотрении флоры водотоков по физико-географическим провинциям и субрегионам Среднего Поволжья обнаруживается, что наиболее высокое флористическое разнообразие рек имеет лесостепная провинция Приволжской возвышенности - 289 видов, 129 из которых - водные. Следующими идут лесная провинция Низменного Заволжья - 267 (118) видов, лесная провинция Вятско-Камской возвышенности - 252 (111) видов, лесостепная провинция Высокого Заволжья - 228 (109) видов, лесостепная провинция Низменного Заволжья - 222 (100) видов и степная провинция Сыртового Заволжья - 138 (74) вида. По субрегионам эти показатели выглядят так: За-

волжский лесной субрегион - 287 (130) видов, Приволжский лесостепной - 289 (129) и Заволжский лесостепной и степной - 252 (116) видов. То есть, в последнем случае флоры рек лесного Заволжья и лесостепного Приволжья по числу видов почти равны. Однако по видовому составу они различаются на 80 таксонов и коэффициент их сходства равен 0,75 (по водной флоре - 0,76 при различии по 35 видам). тогда как это коэффициент между речными флорами лесного и лесостепного и степного Заволжья равен 0,71 (0,72), а в паре лесостепное Приволжье - лесостепное и степное Заволжье - 0,80 (0,79). То есть, в субрегиональном отношении речные флоры достаточно близки, в провинциальном - уже имеются существенные различия, а между районами коэффициенты их сходства варьируют в широких пределах - от весьма низких до высоких.

Сопоставление средневолжской речной флоры с верхневолжской показывает, что богатство первой значительно выше, чем последней, список которой включает 265 видовых таксонов. Соотношение водных (120) и околоводных растений (145 видов) в этих флорах почти одинаковое (45 - 55 и 44 - 56 %), т. е. во флоре рек как Среднего, так и Верхнего Поволжья доминируют заходящие в воду береговые растения. Существенным различием рассматриваемых флор, дополняющим разницу в числе таксонов, является гораздо большее разнообразие на верхневолжских реках и ручьях гибридных растений. Здесь они представлены 39 таксонами. Сходство сравниваемых флор очень низкое - 0,39.

Таким образом, флора водотоков Среднего Поволжья характеризуется высоким разнообразием и повышенным числом редких, неактивных и широкоареальных видов растений, преобладанием околоводных макрофитов над водными; она существенно различается по природным районам территории и имеет максимальный численный состав на наиболее многочисленных в регионе реках и ручьях Приволжской возвышенности.

### 3.3.2. Флора водораздельных озер

Водораздельные озера на территории Среднего Поволжья сосредоточены в 8 природных районах: 1 - 4, 8, 10, 11 и 12-м. В других районах они либо отсутствуют, либо единичны (см. раздел 2.3.2). С некоторых из них (из 9, 13, 15 и 16-го районов) имеются единичные флористические материалы, которые учитываются в общем списке флоры водораздельных озер. Но по ним нельзя судить о соответствующей флоре территорий, поэтому данные по таким "безозерным" районам в приводимые ниже табл. 18 - 20 не включены. К числу водораздельных отнесены также террасные озера. По происхождению многие из них являются древними старицами. Но они давно потеряли связь с водотоком и их экосистемы функционируют в режиме, свойственном типичным водораздельным, а не пойменным водоемам.

В водной среде водораздельных озер территории отмечено 313 видов растений из 125 родов и 65 семейств, 262, или 84 % видов которых, 97 (78 %) родов и 46 (71 %) семейств относятся к цветковым растениям. По видам, родам и семействам это на 4-5 % меньше доли цветковых во флоре рек, что объясняется повышенной ролью на озерах мхов и харовых водорослей (табл. 8).

Среди флор разных типов водных объектов озерная выделяется большим (самым большим) числом водных в целом (166) и настоящих водных (89 видов) растений. Их доля во флоре водораздельных озер всего региона равна 53 %, но по районам она колеблется от 49 до 51 % (табл. 18). Гидрофитность в целом как для всей, так и для водной флоры озер плюсовая (табл. 13).

Гибриды, умеренно обильные в озерах, представлены в основном гидрофитами (9 из 16). Подавляющая часть гибридных таксонов связана с озерами лесного Заволжья и особенно с озерами 2-го природного района (табл. 18), в них встречены *Batrachium* x *felixii*, *Nymphaea* x *borealis*, *Potamogeton* x *babingtonii*, *P.* x *decipiens*, *P.* x *fluitans*, *P.* x *nerviger*, *Carex* x *friesii*, *C.* x *pannewitziana*, *Salix* x *holosericea*, *S.* x *puberula*, *S.* x *rubens*; в одном из озер 3-го района собран *P.* x *cognatus*. В лесостепных озерах отмечено только 6 гибридов: *Potamogeton* x *acutus* (10 и 12-й районы), *P.* x *babingtonii* (10-й), *P.* x *pseudosarmaticus* (13-й), *Typha* x *glauca* (13-й), *Carex* x *pannewitziana* (10-й) и *Salix* x *rubens* (все районы).

Десятку ведущих семейств возглавляют *Cyperaceae* - 34, *Potamogetonaceae* - 28 и *Poaceae* - 22 вида. Это второе место рдестовых свойственно лишь флорам самых озеронасыщенных 2 и 12-го районов, тогда как в 3 и 11-м районах рдестовые на озерах представлены равным числом видов со злаковыми, а в других - уступают им (табл. 19). То есть, здесь явно иная композиция семейств, нежели в речной флоре, где доминируют злаковые, а рдестовые стоят 3 - 4-ми. Следующую позицию в целом занимает *Salicaceae*, но 4-е место у этого семейства только во флоре озер 2-го района (13 видов), тогда как в 4-м районе эту позицию с ивовыми делят *Polygonaceae* и *Amblystegiaceae*, а во всех других районах на нее выходят гречишные, 11 видов которых распространены по озерам всего региона. Обращает внимание высокое положение в озерной флоре 2 и 4-го районов представителей *Amblystegiaceae*. Эти и другие мхи на большинстве озер лесного Заволжья являются неотъемлемой частью их флоры. Необходимо также отметить отсутствие в ведущей десятке семейств анализируемой флоры *Asteraceae*, делящего с ивовыми на реках 4 - 5-ю позиции (табл. 17), и сравнительно низкую долю объединяющих этой десяткой видов - всего 48 - 52 % (табл. 19).

Имеет определенные различия с речным и родовой спектр флоры водораздельных озер. Собственно одинаковым является лишь лидерование рода *Potamogeton* и четвертое место *Juncus*. Осоки в данном случае с большим

Таблица 18. Данные по флоре водораздельных озер

Показатели, классы	Номера природных районов								Весе р-ны	Номера природных районов								Все р-ны
	1	2	3	4	8	10	11	12		1	2	3	4	8	10	11	12	
	Число таксонов всех макрофитов									Число таксонов водных растений								
Число семейств	57	62	56	58	54	59	53	53	65	37	42	38	40	36	41	39	37	44
Число родов	104	120	104	114	92	103	96	98	125	59	68	59	65	54	60	58	55	72
Число видов	203	276	209	242	191	226	196	219	313	99	141	107	124	95	115	100	108	166
Видов на семейство	3,6	4,5	3,7	4,2	3,5	3,8	3,7	4,1	4,8	2,7	3,4	2,8	3,1	2,6	2,8	2,6	2,9	3,8
Видов на род	2,0	2,3	2,0	2,1	2,1	2,2	2	2,2	2,5	1,7	2,1	1,8	1,9	1,8	1,9	1,7	2,0	2,3
Родов на семейство	1,8	1,9	1,9	2	1,7	1,7	1,8	1,8	1,9	1,6	1,6	1,6	1,6	1,5	1,5	1,5	1,5	1,6
Число гибридов	1	11	4	6	1	4	1	2	16	0	7	3	3	0	2	0	1	12
Встречаемость	Число всех видов по классам встречаемости									Число водных видов по классам встречаемости								
1	77	121	88	104	79	97	90	92	150	30	54	39	46	32	41	36	36	74
2	49	56	45	50	42	42	35	40	58	22	23	21	23	22	20	18	19	23
3	37	50	40	43	28	43	31	44	56	16	27	21	21	10	21	15	21	32
4	15	22	14	19	23	19	18	17	23	9	15	7	12	15	12	11	10	15
5	25	27	22	26	19	25	22	26	26	22	22	19	22	16	21	20	22	22
Σ	203	276	209	242	191	226	196	219	313	99	141	107	124	95	115	100	108	166
Экотипы	Число видов по экотипам									То же, в %								
I	45	77	53	56	43	54	45	56	89	22	28	25	23,1	23	24	23	26	29
II	15	19	14	19	18	20	18	17	24	7	7	7	8	9	9	9	8	8
III	39	45	40	49	34	41	37	35	53	19	16	19	20	18	18	19	16	17
IV	91	116	88	100	82	97	85	99	127	45	42	42	41	43	43	43	45	40
V	13	19	14	18	14	14	11	12	20	6	7	7	7	7	6	6	5	6
I-III	99	141	107	124	95	115	100	108	166	49	51	51	51	50	51	51	49	53
IV-V	104	135	102	118	96	111	96	111	147	51	49	49	49	50	49	49	51	47
Σ	203	276	209	242	191	226	196	219	313	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Тип ареала	Число видов по региональным типам ареалов									То же, в %								
Гемиксисомопитный	38	47	39	44	32	35	29	32	48	19	17	19	18	17	15	15	15	16
Голарктический	84	107	84	96	78	88	81	88	114	41	39	40	40	41	39	41	40	36
Евразийский	59	77	59	70	59	71	63	71	95	29	28	28	29	31	31	32	32	30
Евросибирский	17	29	20	24	18	22	17	19	32	8	10	10	10	9	10	9	9	10
Европейский	4	14	7	8	3	9	5	9	19	2	5	3	3	2	4	3	4	6
Североамериканский	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0,5	0,4	0,5	0	0,3
Эндемичный	0	2	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Тип ареала	Число видов по зональным типам ареалов									То же, в %								
Плупоризональный	124	150	128	138	115	122	107	119	155	61	55	61	57	60	54	55	54	50
Субплупоризональный	68	97	68	88	68	90	80	87	121	33	35	33	36	36	40	41	40	39
Арктобореальный	1	2	1	0	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1
Бореонеморальный	10	22	11	14	8	13	8	8	26	5	8	5	6	4	6	4	4	8
Неморально-степной	0	3	1	2	0	1	1	3	7	0	1	0	1	0	0	0,5	1	2
Степно-субтропический	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Эндемичный	0	2	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Σ	203	274	209	242	191	226	196	219	313	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Примечание: обозначение те же, что и в предыдущих таблицах

Таблица 19. Число видов в первых 10 семействах и родах флоры водораздельных озер.

Таксоны	Номера природных районов								В	Таксоны	Номера природных районов								В
	1	2	3	4	8	10	11	12			1	2	3	4	8	10	11	12	
Cyperaceae	23	28	18	30	21	24	20	23	34	Potamogeton	11	23	16	16	13	15	14	18	28
Potamogetonaceae	11	23	16	16	13	15	14	18	28	Carex	14	17	11	19	12	15	11	14	23
Poaceae	14	19	16	18	14	16	14	16	22	Salix	9	13	9	11	10	10	9	9	14
Salicaceae	9	13	9	11	10	10	9	9	14	Juncus	6	8	6	7	7	9	8	8	10
Polygonaceae	11	11	11	11	11	11	11	11	11	Epilobium	7	7	7	6	7	8	8	8	8
Amblystegiaceae	8	11	6	11	2	3	3	3	11	Chara	5	6	6	6	5	6	5	6	7
Ranunculaceae	8	10	7	9	7	8	9	9	11	Ranunculus	5	5	4	6	3	4	5	5	6
Juncaceae	6	8	6	7	7	9	8	8	10	Persicaria	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Scrophulariaceae	4	7	5	6	5	5	5	8	9	Veronica	2	4	2	3	4	3	3	6	6
Onagraceae	7	7	7	6	7	8	8	8	8	Sparganium	4	6	3	3	3	5	3	3	6
Σ	101	137	101	125	97	109	101	113	158	Σ	69	95	70	83	70	81	72	83	114
%	50	50	48	52	51	48	52	52	50	%	34	34	33	34	37	36	37	38	36

Примечание: В - весь регион

(22) числом видов занимают вторую позицию, отодвигая с нее на третье место ивы. На пятое место выходят кипреи, а на шестом располагаются не входящие в десятку на реках харовые водоросли. Далее идут лютики и замыкают эту группу родов ежеголовники. И те, и другие в речной флоре за пределами десятки. В то же время среди ведущих родов на озерах не значатся жерушники, ситняги и щавели (табл. 17, табл. 19).

По частоте встречаемости и активности видов флора озер в целом ничем особенным не выделяется. Но водная ее составляющая специфична тем, что имеет самое высокое (74) число редких видов (табл. 15), среди которых много истинно редких растений. Прежде всего это гидрофиты *Isoetes setacea*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea alba*, *Ceratophyllum submersum*, *Batrachium x felixii*, *Elatine alsinistrum*, *E. triandra*, *Trapa maeotica*, *T. natans*, *T. okensis*, *T. septentrionalis*, *T. wolgensis*, *Nymphoides peltata*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Callitriche hermaphroditica*, *Potamogeton acutifolius*, *P. x acutus*, *P. alpinus*, *P. biformis*, *P. x cognatus*, *P. x decipiens*, *P. x fluitans*, *P. henningii*, *P. heterophyllus*, *P. longifolius*, *P. x nerviger*, *P. obtusifolius*, *P. praelongus*, *P. x pseudosarmaticus*, *P. rutilus*, *Najas major*, *N. marina*; а также гелофиты *Alisma lanceolatum*, *Sparganium gramineum*, *S. microcarpum*, *S. minimum*, *Typha x glauca* и гиетрогелофиты *Ranunculus gmelini*, *R. polyphyllus*, *Sium sisaroides*, *Carex x bogstadensis*, *C. x friesii*, *C. rhynchophysa*, *Eleocharis austriaca*, *Acorus calamus*. Ряд видов этой группы (*Isoetes setacea*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea alba*, *Potamogeton rutilus*, виды рода *Trapa*, *Ranunculus gmelini*, *R. polyphyllus*), стали редкими не только на Средней Волге, но и во многих частях своего ареала.

Ядро флоры водораздельных озер намного богаче как ядра речной, так и всей флоры водных объектов Среднего Поволжья, что выделяет эту флору как наиболее устойчивую, состоящую из видов, большинство из которых

имеют длительную историю совместного существования на данной территории. В это ядро входит 147 видов макрофитов, 31 из которых - гидрофиты (21 %), 11 (7 %) - гелофиты, 28 (19 %) - гиетрогелофиты, 67 (46 %) - гиетрофиты и 10 (7 %) - гиетромезо- и мезофиты. То есть, доля водных растений (47 %) меньше доли заходящих в воду береговых (53 %). Интересно, что во всей озерной флоре (как и в ядре речной) с точно тем же процентом преобладают водные экотипы. Если сравнить озерное флористическое ядро с общим, то окажется, что в нем присутствует все виды последнего.

Высокоактивных, наиболее широко распространенных на озерах видов 20. Кроме *Typha angustifolia*, они те же, что и во флоре рек с добавлением *Hydrocharis morsus-ranae*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton natans* и *Sparganium emersum*.

По соотношению географических элементов флора водораздельных озер отличается от речной с одной стороны чуть большим процентом широкоареальных видов, а с другой - присутствием в ней 4 эндемичных таксонов. Ими являются водные орехи, встречающиеся в некоторых озерах 2 и 9-го районов.

На озерах территории встречено 27 видов растений, не отмеченных на других ее водных объектах. В их числе *Sphagnum cuspidatum*, *Sph. jensenii*, *Sph. majus*, *Bryum cyclophyllum*, *Calliergon stramineum*, *Campylium hispidulum*, *Isoetes setacea*, *Nuphar pumila*, *Ranunculus flammula*, *R. gmelini*, *Elatine triandra*, *Trapa maeotica*, *T. septentrionalis*, *Veronica poljensis*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Cirsium oleraceum*, *Potamogeton x fluitans*, *P. x nerviger*, *P. x pseudosarmaticus*, *Juncus tenuis*, *Carex x bogstadensis*, *C. omskiana*, *Calamagrostis neglecta*, *Hierochloë odorata*, *Sparganium gramineum*.

Флоры озер природных районов, провинций и субрегионов имеют довольно высокое сходство между собой (табл. 20). Самый высокий его коэффициент (0,95) у флоры

Таблица 20. Коэффициенты сходства флор водораздельных озер по районам, провинциям и субрегионам

	Природные районы									Провинции и субрегионы				
	1	2	3	4	8	10	11	12		лнз	лвз	ЛЗ	ПВ	ЛСЗ
1		0,72	0,81	0,76	0,76	0,78	0,73	0,73	лнз		0,82	0,95	0,75	0,69
2			0,71	0,78	0,63	0,71	0,63	0,70	лвз			0,87	0,81	0,75
3				0,78	0,75	0,75	0,78	0,73	ЛЗ				0,77	0,70
4					0,74	0,71	0,79	0,74	ПВ					0,83
8						0,79	0,75	0,87						
10							0,76	0,80						
11								0,85						

Примечание: лнз - лесная провинция Низменного Заволжья, лвз - лесная провинция Вятско-Камской возвышенности, ЛЗ - лесное Заволжье (субрегион), ПВ - лесостепное Приволжье (субрегион) и лесостепная провинция Приволжской возвышенности, ЛСЗ - лесостепное и степное Заволжье (субрегион) и лесостепная провинция Низменного Заволжья.

озер лесной провинции низменного Заволжья с флорой озер лесного Заволжского субрегиона, поскольку в первой не значатся всего 14 из 290 видов, отмеченных в озерных водах субрегиона. Это *Nitella opaca*, *Cratoneurum filicinum*, *Palustrella commutata*, *P. decipiens*, *Alisma lanceolata*, *Potamogeton x cognatus*, *P. henningii*, *Juncus conglomeratus*, *Carex atherodes*, *C. x bogstadensis*, *C. bohémica*, *Agrostis albida*, *Zizania latifolia*, *Typha laxmannii*.

На уровне субрегионов наибольшее сходство (коэффициент 0,83) показывают флоры лесостепных приволжских и лесостепных и степных заволжских озер, тогда как их сходство с флорой озер лесных заволжских заметно ниже (0,70 - 0,77). На уровне провинциальных флор наиболее близки лесные озера (0,82) и озера Вятско-Камской и Приволжской возвышенностей (0,81), а вот лесные озера Марийской низины и лесостепные Мелекесской мушлы оказались наименее сходными (0,69). В пределах природных районов высокое сходство (0,80 - 0,87) у озерной флоры 12-го района с флорами озер 8, 10 и 11-го районов, а также между флорами 1 и 2-го районов; самое низкое (0,63) - у флор 8 и 11 районов с флорой 2-го района (табл. 20).

Таким образом, основными особенностями флоры водораздельных озер является то, что 1) в ней сосредоточено наибольшее среди флор разных типов водных объектов число водных растений в целом и настоящих водных в частности; 2) она имеет самое высокое число редких видов, среди которых немало истинно редких, сокращающих свой ареал и ставших редкими во многих его частях; 3) у этой флоры самое большое ядро и высокий уровень сходства на уровне районов и субрегионов территории и 4) что она имеет наиболее долгую историю становления, о чем свидетельствуют изложенное в предыдущих пунктах. Дополнить сказанное можно кажется естественно вытекающим из всего этого выводом, что водораздельные озера являются основным истинным хранителем генофонда водной флоры региона.

### 3.3.3. Флора стариц

В данном разделе речь пойдет о старицах ныне существующих пойм. Это самая многочисленная группа водоемов в Среднем Поволжье. Она осталась таковой даже после затопления огромного числа разнообразных стариц Волги, Камы и низовья Суры. Сейчас крупные старичные водоемы на исследуемой территории сохранились в пойме Вятки (7-й природный район), в сурской пойме (9-й район) и в низовьях р. Самары (15-й район). Значительные по размерам старицы имеются и в низовьях ряда средних рек: Б. Кокшаги, Илети, Свияги, Ика, Шешмы, Сока, Б. Кинеля. Но основную массу этого типа водоемов составляют средние и крайне недолговечные малые старицы. Исследовались пойменные водоемы всех размеров, поэтому приводимые ниже данные должны достаточно полно отражать богатство и структуру старичных флор региона.

Для флоры стариц отмечено 276 видов макрофитов из 115 родов и 61 семейства 5 отделов. Из них 236 видов (86 %), 92 рода (80 %) и 45 семейств (74 %) представляют цветковые растения. По доле последних флора стариц занимает промежуточное положение между флорами рек и водораздельных озер, отличаясь на 2 % в сторону уменьшения по сравнению с первой и на столько же в сторону увеличения по отношению ко второй. Среди цветковых преобладают двудольные растения, на долю которых приходится 53 % видов, 61 % родов и 69 % семейств, т. е. это почти столько же, сколько и во флорах рек и озер. Так же как и озерная, старичная флора богата харовыми водорослями (14 видов из 4 родов и 3 семейств), тогда как моховидные в старицах менее разнообразны даже по сравнению с реками (21 вид из 16 родов и 10 семейств). Кроме этого во флоре стариц представлены папоротники (2) и хвощи (3 вида) (табл. 8).

От других естественных водных объектов старицы отличаются также наиболее низким значением среднего числа видов их флоры на 1 семейство (4,5) и небольшим числом (14) гибридных таксонов (табл. 7 и 21). Наиболее

Таблица 21. Данные по флоре стариц Среднего Поволжья

Показатели, таксоны, классы	Номера природных районов																В
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Число и соотношение таксонов																	
Число семейств	54	59	57	56	46	42	53	54	55	58	52	55	56	51	49	44	61
Число родов	99	109	104	104	76	65	95	94	102	104	95	102	101	88	86	72	115
Число видов	192	237	201	217	143	124	178	189	207	221	193	220	212	175	163	138	276
Видов на семейство	3,6	4,0	3,5	3,9	3,1	3,0	3,4	3,5	3,8	3,8	3,7	4,0	3,8	3,4	3,3	3,1	4,5
Видов на род	1,9	2,2	1,9	2,1	1,9	1,9	1,9	2,0	2,0	2,1	2,0	2,2	2,1	2,0	1,9	1,9	2,4
Родов на семейство	1,8	1,8	1,8	1,9	1,7	1,5	1,8	1,7	1,9	1,8	1,8	1,9	1,8	1,7	1,8	1,6	1,9
Число гибридов	2	10	3	5	0	0	1	1	1	6	0	5	7	0	0	0	14
Доля видов флоры в ведущих семействах, в %																	
<i>Cyperaceae</i>	21	28	18	28	15	16	17	22	23	24	24	25	28	18	17	15	32
<i>Potamogetonaceae</i>	11	20	15	15	11	10	13	14	12	16	13	18	18	11	12	11	26
<i>Poaceae</i>	12	14	15	16	11	7	11	14	13	17	14	17	16	13	14	9	19
<i>Salicaceae</i>	10	12	11	11	7	7	8	7	9	9	8	9	8	7	6	5	13
<i>Polygonaceae</i>	11	11	11	11	9	7	11	11	11	11	11	11	11	11	7	6	11
<i>Asteraceae</i>	8	10	6	7	7	5	7	7	8	8	7	8	8	7	7	6	10
<i>Ranunculaceae</i>	6	7	6	6	5	5	6	7	6	8	8	8	7	8	7	6	9
<i>Brassicaceae</i>	5	8	5	9	4	4	6	6	8	8	8	8	7	5	4	1	9
<i>Scrophulariaceae</i>	4	6	5	6	4	3	3	3	6	5	5	6	3	3	3	3	8
<i>Characcae</i>	5	6	6	6	2	2	6	5	4	6	5	6	5	7	7	6	7
<i>Amblystegiaceae</i>	6	7	5	7	2	2	6	2	7	3	3	3	5	3	2	1	7
Σ	52	54	51	56	54	55	53	52	52	52	55	54	55	53	53	51	55
Доля видов флоры в ведущих родах, в %																	
<i>Potamogeton</i>	11	20	15	15	11	10	13	14	12	16	13	18	18	11	12	11	26
<i>Carex</i>	13	17	11	17	10	10	11	11	13	15	11	15	18	10	9	8	19
<i>Salix</i>	10	12	11	11	7	7	8	7	9	9	8	9	8	7	6	5	13
<i>Chara</i>	5	6	6	6	2	2	6	5	4	6	5	6	5	7	7	6	7
<i>Persicaria</i>	6	6	6	6	5	5	6	6	6	6	6	6	6	6	5	5	6
<i>Juncus</i>	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	5	4	4	6
<i>Epilobium</i>	5	5	5	4	4	4	5	6	6	6	6	6	5	5	5	5	6
<i>Rumex</i>	5	5	5	5	4	2	5	5	5	5	5	5	5	5	2	1	5
<i>Nitella</i>	4	4	5	5	1	1	3	4	4	5	2	5	5	4	3	3	5
<i>Sparganium</i>	4	5	3	3	2	2	2	3	4	5	3	3	3	3	3	3	5
Σ	36	36	36	36	36	40	37	35	33	36	34	36	37	36	34	38	36
Доля видов флоры по экотипам, в %																	
I	23	26	24	23	22	23	25	24	23	24	23	26	24	26	27	31	28
II	8	8	7	9	8	9	6	9	8	10	10	8	8	10	12	11	9
III	18	17	19	20	20	19	18	20	18	19	20	17	20	19	20	16	17
IV	44	43	43	41	43	42	44	40	44	41	41	43	43	40	37	38	41
V	7	6	7	7	7	7	7	7	7	6	6	6	5	5	4	4	5
I-III	48	51	50	52	50	51	49	53	49	53	53	51	52	55	59	57	54
IV-V	52	49	50	48	50	49	51	47	51	47	47	49	48	45	41	43	46

Показатели, таксоны, классы	Номера природных районов																В
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Доля видов флоры по классам встречаемости, в %																	
1	35	38	42	42	39	40	30	38	34	42	44	40	42	36	36	38	46
2	25	23	22	23	27	27	25	22	24	20	19	22	19	24	25	19	19
3	21	19	20	18	20	19	23	20	21	20	18	19	20	18	17	20	17
4	9	11	8	7	8	7	11	12	11	10	10	10	10	11	12	13	10
5	10	9	8	10	6	7	11	8	10	8	9	9	9	11	10	10	8
Процент видов с разным типом регионального распространения																	
Гемикосмополитные	19	17	18	18	17	19	19	17	18	15	15	15	17	18	17	18	15
Голарктические	41	38	40	40	42	40	40	39	39	39	41	38	39	40	42	41	35
Евразийские	27	28	28	27	28	29	28	30	29	30	31	33	30	32	29	32	31
Евросибирские	7	8	7	9	8	7	8	8	9	9	8	9	8	7	9	7	10
Европейские	4	6	4	4	2	2	3	2	3	5	3	4	4	2	1	1	7
Евросевероамериканские	2	2	2	1	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Азиатские	0	0	0	0,5	0	0	0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0	0	1	0	0,4
Североамериканские	0,5	0	0	0	0	0	0	0,5	0,5	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0,4
Эндемичные	0	1	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	1
Процент видов с разным типом зонального распространения																	
Плоризональные	62	55	61	59	64	65	63	60	58	54	56	54	57	61	60	63	50
Субплоризональные	31	35	32	34	31	31	31	34	35	39	38	39	34	35	37	33	37
Арктобореальные	0,5	0,4	0,5	0	0	0	0,6	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0,4
Бореальные	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4
Бореонеморальные	6	8	6	7	4	4	6	5	6	7	5	5	8	4	3	3	9
Неморально-степные	0	0,4	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0,5	0,5	1	1	0	0	0	1
Степно-субтропические	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	1	1
Эндемичные	0	1	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	1
Коэффициенты сходства для всей (вверху справа) и для водной флоры (внизу слева)																	
Районы: 1		0,79	0,85	0,77	0,68	0,63	0,86	0,79	0,83	0,77	0,70	0,72	0,76	0,72	0,64	0,60	0,70
2	0,74		0,80	0,81	0,58	0,52	0,74	0,72	0,80	0,78	0,68	0,78	0,77	0,67	0,60	0,54	0,86
3	0,79	0,74		0,81	0,69	0,62	0,82	0,77	0,78	0,78	0,73	0,75	0,80	0,75	0,67	0,60	0,73
4	0,72	0,77	0,81		0,64	0,57	0,76	0,79	0,79	0,81	0,76	0,79	0,82	0,73	0,67	0,57	0,79
5	0,67	0,54	0,71	0,62		0,85	0,72	0,72	0,64	0,62	0,66	0,60	0,63	0,69	0,65	0,64	0,52
6	0,64	0,51	0,63	0,56	0,86		0,68	0,66	0,60	0,56	0,63	0,56	0,58	0,67	0,65	0,70	0,45
7	0,86	0,72	0,80	0,73	0,70	0,69		0,76	0,81	0,74	0,71	0,75	0,79	0,75	0,66	0,62	0,64
8	0,75	0,70	0,77	0,78	0,69	0,63	0,72		0,77	0,78	0,77	0,75	0,74	0,76	0,71	0,64	0,68
9	0,82	0,76	0,73	0,75	0,65	0,62	0,78	0,76		0,77	0,75	0,74	0,74	0,68	0,62	0,56	0,75
10	0,72	0,74	0,77	0,78	0,59	0,53	0,68	0,72	0,71		0,78	0,86	0,83	0,76	0,70	0,59	0,80
11	0,68	0,68	0,76	0,80	0,68	0,62	0,69	0,79	0,73	0,77		0,76	0,75	0,79	0,76	0,66	0,70
12	0,68	0,77	0,74	0,79	0,56	0,56	0,70	0,71	0,69	0,83	0,77		0,83	0,75	0,69	0,61	0,80
13	0,72	0,74	0,79	0,80	0,60	0,57	0,74	0,71	0,68	0,80	0,75	0,79		0,78	0,70	0,61	0,77
14	0,73	0,69	0,79	0,79	0,66	0,65	0,75	0,76	0,67	0,78	0,79	0,77	0,78		0,87	0,77	0,63
15	0,64	0,64	0,72	0,75	0,65	0,64	0,68	0,72	0,64	0,75	0,83	0,75	0,73	0,87		0,82	0,59
16	0,65	0,60	0,66	0,63	0,67	0,75	0,68	0,64	0,62	0,63	0,69	0,68	0,66	0,80	0,80		0,50
Весь регион	0,62	0,81	0,67	0,75	0,48	0,42	0,58	0,67	0,68	0,79	0,68	0,75	0,74	0,65	0,64	0,53	

разнообразны гибриды в старицах 2-го природного района. Здесь отмечено 11 из них: *Nymphaea* x *borealis*, *Potamogeton* x *hobingtonii*, *P.* x *decipiens*, *P.* x *olivaceus*, *P.* x *pseudolacunatus*, *Carex* x *friesii*, *C.* x *pannewitziana*, *Salix caprea* x *pentandra*, *S.* x *holosericea*, *S.* x *puberula*, *S.* x *reichardtii*. Не отмечены гибриды в старицах 5, 6, 11, 14-16-го районов. Всего по 1 гибриднему таксону в старичных флорах 7-го (*Potamogeton* x *decipiens*), 8-го (*Nymphaea* x *borealis*) и 9-го (*Nuphar* x *spenneriana*) районов.

По расположению ведущих семейств флора стариц больше соответствует флоре водораздельных озер, нежели рек: первое место как в целом, так и по всем природным районам занимает *Cyperaceae* (32 вида), далее идут *Potamogetonaceae* (26) и *Poaceae* (19 видов), но в 3 и 5-м районах в этих семействах число видов одинаковое, а в 1, 4, 9-11, 14 и 15-м районах вторую строчку занимает *Poaceae*. Далее располагаются *Salicaceae* и *Polygonaceae* (13 и 11 видов соответственно), хотя лишь во 2-м районе ивовых на 1 вид больше, чем гречишных, а в 3 и 4-м - одинаковое количество, тогда как во всех других районах преобладают гречишные. Пятую позицию с 10 видами достаточно уверенно занимает *Asteraceae*. Места же других семейств, имеющих 7-9 видов в районных флорах очень не постоянны (табл. 21). Как и во флоре озер, в число лидирующих семейств входит и *Amblystegiaceae*, но оно замыкает их группу, делая с *Characeae* 10 - 11-е места. Последнее же замыкает собой достаточно представительное во флоре рек и озер, но малообильное на старицах семейство *Juncaceae*.

Родовой спектр флоры в первой десятке в целом похож на таковой флоры озер. В нем также три первых места занимают *Potamogeton* (26), *Carex* (19) и *Salix* (13 видов), но далее вместо *Juncus*, отодвигаемого на 7-е место, следует *Chara*, в юго-восточных районах имеющая даже 3-ю позицию, а места *Ranunculus* и *Veronica* занимают *Rumex* и *Nitella* (табл. 19 и 21). Как и на водораздельных озерах, в старичной флоре 1 и 4-го районов *Potamogeton* уступает первое место *Carex*, это же имеет место и на старицах 9-го района (табл. 21). Таким образом, основным отличием родового состава флоры стариц являются высокие места двух родов харовых водорослей: *Chara* и *Nitella*.

Флора стариц имеет и очень близкую к флоре озер картину распределения видов по экотипам (табл. 18 и 21). Хотя по числу водных растений она уступает даже флоре рек из-за несколько пониженного числа гидрогелофитов, их доля (54 %) в целом на 1 % выше, чем во флоре озер, а по районам колеблется от 48 - 49 % (1 и 7-й) до 57 - 59 % (16 и 15-й районы) (табл. 13). В отношении частоты встречаемости видов старичная флора имеет сходное распределение таксонов по классам, но отличается несколько пониженной долей редких растений (46 %, тогда как в речной флоре - 49, а в озерной - 48 %) и немного повышенной - часто встречаемых (10 % против 8 и 7 %). Доля активных и высокоактивных видов такая же как во флоре

озер, но доля неактивных несколько понижена за счет повышения роли слабоактивных видов. Это в целом. В отношении же водной составляющей картина несколько иная: здесь имеет место понижение роли как неактивных, так и высокоактивных растений за счет большей представленности слабоактивных и активных видов, занимающих промежуточное положение по сравнению с их долей во флоре рек и озер (табл. 16).

Ядро флоры стариц составляет 101 вид, т. е. оно почти на треть меньше ядра флоры водораздельных озер (147 видов), но больше, чем ядро флоры рек (94 вида). От того и другого отличается большей ролью в нем водных растений (55 % против 52 % у речной флоры и 47 % - у озерной). В него входит 28 гидрофитов, 11 гелофитов, 17 гидрогелофитов, 40 гиетрофитов и 5 гиетромезо- и мезофитов. Центр этого ядра составляют 17 высокоактивных (т. е. имеющих 5-й класс встречаемости и доминирующих в фитоценозах) видов, 9 из них представляют настоящие водные растения (*Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Potamogeton lucens*, *P. natans*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Spirodela polyrhiza*), 5 - воздушно-водные (*Alisma plantago-aquatica*, *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*) и 3 - растения, образующие сообщества по урзу воды (*Carex acuta*, *Eleocharis palustris*, *Oenanthe aquatica*). В этом списке нет входящих в речное флористическое ядро *Butomus umbellatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Nuphar lutea*, *Scirpus lacustris* и *Typha angustifolia*, а также входящего в ядро озерной флоры *Persicaria amphibia*, но присутствуют не значащиеся в ядрах речной и озерной флор, но встречающиеся практически на каждой старице и именно в их растительном покрове нередко формирующие обширные фитоценозы *Alisma plantago-aquatica* и *Oenanthe aquatica*.

Среди 127 редких в старичной флоре видов истинно редких 58 (26 гидрофитов, 3 гелофита, 5 гидрогелофитов и 14 гиетрофитов). Кроме гибридов, подавляющее большинство которых являются редкими, это гидрофиты *Batrachium rionii*, *Caulinia minor*, *Najas major*, *N. marina*, *Potamogeton acutifolius*, *P. alpinus*, *P. henningii*, *P. heterophyllus*, *P. lacunatus*, *P. longifolius*, *P. obtusifolius*, *P. praelongus*, *P. sarmaticus*, *Tolypella prolifera*, *Trapa natans*, *T. okensis*, *T. rossica*, *T. wolgensis*; гелофиты *Alisma bjorqvistii*, *Phragmites altissimus*, *Typha laxmannii*; гидрогелофиты *Acorus calamus*, *Eleocharis uniglumis*, *Ranunculus polyphyllus*, *Sium sisaroides*; гиетрофиты *Alopecurus arundinaceus*, *Carex bohémica*, *Cyperus glaber*, *Lythrum thymifolia*, *Peplis alternifolium*, *Scirpus supinus*, *Senecio fluviatilis*, *V. psevdocatena*, *V. scardicoides*.

Видов, отмеченных только для стариц, всего 2 - это *Batrachium rionii* и *Phragmites altissimus*. Распределение таксонов по группам ареалов близкое к тому, что наблюдается у флоры озер (табл. 14). Помимо 141 плоры- и субплоризональных (87 %), в старичную флору входит 25

бореально-неморальных вида (9 %), а также по 1 арктобореальному (*Rhizomnium pseudopunctatum*) и бореальному (*Potamogeton x olivaceus*), 3 неморально-степных (*Agrostis alba*, *Potamogeton sarmaticus*, *Potamogeton salicifolia*), 2 степно-субтропических (*Lythrum thymifolia*, *Cyperus glaber*) вида и 3 эндемика (*Potamogeton x pseudolacunatus*, *Trapa okensis*, *T. wolgensis*). В региональном аспекте, так же как и в других флорах, доминируют голарктические (96), евроазиатские (85) и гемикосмополитные (41 вид). Среди видов с менее широким региональным распространением преобладают евро-сибирские (27) и европейские (18 таксонов). Кроме этого в стариичной флоре имеется 4 евро-североамериканских вида (*Alnus incana*, *Dichelyma falcata*, *Glyceria fluitans*, *Myosotis palustris*), по 1 интродуцированному азиатскому (*Zizania latifolia*) и североамериканскому (*Zizania aquatica*) виду и 3 уже названных эндемика.

Наиболее богата флора стариц 2-го природного района. Она насчитывает 237 видов макрофитов, что всего на 39 меньше, чем в стариичной флоре всего региона, в связи с чем коэффициент ее сходства с региональной флорой самый высокий (0,86) (табл. 21). Здесь имеется небольшое преобладание водных растений (51 %) над околоводными, больше всего отмеченных для стариц гибридов (10 из 14), видов рдестов (20 из 26) и ив (12 из 13). Но таксонов, известных со стариц только этого района, немного - всего 4 (*Potamogeton x olivaceus*, *P. x pseudolacunatus*, *Trapa rossica*, *T. wolgensis*).

Значительным богатством выделяются также флоры стариц 10 и 12-го районов (221 и 220 таксонов), специфичными видами для которых являются *Phragmites altissimus*, *Potamogeton longifolius* (10-й), *P. x zizii* и *Lythrum thymifolia* (12-й район). Дальше в этом ряду стоят стариичные флоры 13-го (212), 9-го (207) и 3-го районов (201 вид). Из них только в 9-м районе есть специфичные виды (*Trapa okensis* и *T. septentrionalis*). Среди неназванных и менее флористически богатых такими видами обладают также юго-восточные 14-й (*Batrachium rionii*), 15-й (*Alisma bjorqvistii*) и 16-й (*Tolipella prolifera*) районы. Последний, а также 6-й район имеют самые бедные стариичные флоры и, следовательно, самые низкие коэффициенты сходства со всей флорой стариц Среднего Поволжья (табл. 21).

Таким образом, флора стариц по ряду показателей занимает промежуточное положение между флорами рек, от которых старицы произошли, и флорами водораздельных озер, с которыми они близки по характеру гидрорежима. Вместе с тем имеются черты, характерные лишь этой флоре: невысокое среднее число видов на одно семейство, пониженное число гибридов, незначительное количество специфичных видов, большое разнообразие представителей семейств *Characeae* и *Nitellaceae* и сравнительно небольшое - *Juncaceae*, высокая активность *Alisma plantago-aquatica* и *Oenanthe aquatica*.

### 3.3.4. Флора водохранилищ

Флора водохранилищ, как уже было показано выше, является самой богатой по числу видовых таксонов среди флор водных объектов Среднего Поволжья. Однако это касается только всей флоры этого типа водоемов, представленной 347 видами из 124 родов и 56 семейств, тогда как по водной ее составляющей (142 вида, 61 род и 38 семейств) она уступает флорам озер, рек и стариц и опережает лишь флору прудов (табл. 7). То есть на водохранилищах в формировании видового состава заметно более высокую роль по сравнению с реками и естественными водоемами играют заходящие в воду береговые растения (205 видов, или 59 %), тогда как богатство водных растений здесь явно понижено (142 вида), о чем говорит и самый низкий среди флор водных объектов индекс общей гидрофитности (-0,18) (табл. 13). Однако при этом водохранилищная флора имеет самый богатый состав рдестов (табл. 10), являющихся истинно водными растениями, в связи с чем гидрофитность водной составляющей водохранилищной флоры теряет минусовое и повышается до нулевого значения (табл. 13), т. е. доли истинно водных и прибрежно-водных растений равны.

Необходимо при этом отметить, что 14 из 35 встречающихся на средневолжских водохранилищах представителей рода *Potamogeton* имеют гибридную природу. В целом же высокое обилие гибридов - это тоже одна из характерных черт флоры водохранилищ Средней Волги. Вернее не всех водохранилищ, а только центрального или, может быть точнее, осевого средневолжского водохранилища - Куйбышевского. Именно в его флоре зафиксировано 36 из 38 гибридов, тогда как на Чебоксарском водохранилище их отмечено всего 3, а на Нижнекамском - 9 (табл. 22).

Особенностью всей водохранилищной флоры является также повышенное число видов в расчете на род и на семейство, то есть представленность относительно небольшого числа семейств и родов большим числом видовых таксонов (табл. 7 и табл. 22). Что хорошо видно уже по числу видов в ведущих семействах. Так, *Cyperaceae*, лидирующее во флоре водохранилищ, представлено 43 таксонами (табл. 22), тогда как во флорах других водных объектов это семейство содержит от 23 до 34 видов. Для занимающего второе место семейства *Rosaceae* это соотношение числа видов будет выглядеть как 38 и 19 - 35, для следующих за ним *Potamogetonaceae* - как 35 и 17 - 22, *Salicaceae* - 21 и 13 - 16, *Polygonaceae* 18 и 10 - 14, *Asteraceae* - 18 и 8 - 16, *Scrophulariaceae* 16 и 8 - 12 (табл. 9, табл. 22).

Многообразие представителей 3 первых семейств предопределяет самую высокую долю однодольных (71,3 %) в составе флоры цветковых растений водохранилищ по сравнению с флорами других водных объектов Среднего Поволжья (от 61,7 % во флоре водораздельных озер до 70,1 % во флоре прудов).

Таблица 22. Данные по флоре водохранилищ Среднего Поволжья

Показатели, таксоны, классы	В	Номера природных районов										Водохранилища		
		2	4	5	7	8	10	11	12	13	Ч	К	Н	
Число и соотношение таксонов														
Семейств	56	54	52	41	47	52	53	48	52	51	51	56	51	
Родов	124	111	113	80	90	101	114	90	112	101	96	124	101	
Видов	347	263	253	151	171	206	257	188	273	214	186	344	213	
Видов в семействе	6,2	4,9	4,9	3,7	3,6	4,0	4,8	3,9	5,3	4,2	3,6	6,1	4,2	
Видов в роде	2,8	2,4	2,2	1,9	1,9	2,0	2,3	2,1	2,4	2,1	1,9	2,8	2,1	
Родов в семействе	2,2	2,1	2,2	2,0	1,9	1,9	2,2	1,9	2,2	2,0	1,9	2,2	2,0	
Гбридов	38	20	13	4	4	4	12	3	18	8	3	36	9	
Число видов флоры в 10 ведущих семействах														
<i>Cyperaceae</i>	43	28	34	17	17	23	29	23	31	27	21	41	26	
<i>Poaceae</i>	38	24	33	14	13	16	27	16	30	21	15	38	21	
<i>Potamogetonaceae</i>	35	25	18	13	12	14	17	12	22	13	12	34	13	
<i>Salicaceae</i>	21	15	15	10	9	11	12	10	14	10	10	21	10	
<i>Polygonaceae</i>	18	16	12	9	11	12	14	12	16	11	10	18	11	
<i>Asteraceae</i>	18	14	13	12	9	12	12	9	17	11	11	18	11	
<i>Scrophulariaceae</i>	16	11	8	4	4	7	7	8	13	6	5	16	6	
<i>Brassicaceae</i>	13	10	11	6	8	8	11	9	11	9	7	13	9	
<i>Juncaceae</i>	11	8	7	6	6	7	9	8	10	8	7	11	8	
<i>Ranunculaceae</i>	8	8	7	5	6	6	8	6	7	6	6	8	6	
Σ	221	159	158	96	95	116	146	113	171	122	104	218	121	
%	64	60	62	64	56	56	57	60	63	57	56	63	57	
Число видов флоры в 10 ведущих родах														
<i>Potamogeton</i>	35	25	18	13	12	14	17	12	22	13	12	34	13	
<i>Carex</i>	29	17	21	10	11	12	19	11	21	17	12	27	17	
<i>Salix</i>	21	15	15	10	9	11	12	10	14	10	10	21	10	
<i>Veronica</i>	14	10	6	3	3	6	5	7	11	5	4	14	5	
<i>Rumex</i>	11	9	6	4	5	6	8	7	10	6	5	11	6	
<i>Juncus</i>	11	8	7	6	6	7	9	8	10	8	7	11	8	
<i>Equisetum</i>	8	4	3	3	4	3	5	3	7	5	3	8	5	
<i>Rorippa</i>	8	6	7	4	5	6	7	6	8	6	5	8	6	
<i>Persicaria</i>	7	7	6	5	6	6	6	5	6	5	5	7	5	
<i>Epilobium</i>	7	6	6	4	5	7	7	6	7	6	7	7	6	
Σ	151	107	95	62	66	78	95	75	116	81	70	148	81	
%	44	41	38	41	39	38	37	40	42	38	38	43	38	
Доля видов флоры разных экотипов, в %														
I	20	21	18	21	20	19	19	20	20	18	19	20	18	
II	7	7	8	7	6	9	8	10	7	8	7	7	8	
III	14	15	16	15	16	16	15	16	13	18	18	14	18	
IV	46	45	44	45	46	44	43	47	46	45	45	45	45	
V	13	12	14	12	12	12	15	7	14	11	11	14	11	
I-III	41	43	42	43	43	44	42	45	40	44	44	41	44	
IV-V	59	57	58	57	57	56	58	55	60	56	56	59	56	

Показатели, таксоны, классы	В	Номера природных районов										Водохранилища		
		2	4	5	7	8	10	11	12	13	Ч	К	Н	
		Доля видов флоры по классам встречаемости, в %												
1	45	37	41	43	30	32	42	41	37	34	26	46	33	
2	21	21	17	25	24	26	25	23	24	22	26	19	23	
3	15	18	18	16	20	18	14	16	17	18	17	16	18	
4	8	11	11	8	12	12	7	9	10	12	15	8	12	
5	11	13	13	8	14	12	12	11	12	14	16	11	14	
		Процент видов с разным типом регионального распространения												
Гемикосмополитный	11	13	14	17	17	16	14	15	13	14	16	11	15	
Голарктический	32	35	35	39	40	36	35	38	34	36	40	32	37	
Евразийский	33	33	34	29	30	35	33	35	34	34	31	34	33	
Евросибирский	11	9	11	10	9	9	10	8	9	9	9	10	9	
Европейский	10	7	4	3	2	3	6	3	8	4	2	10	4	
Евросевероамериканский	2	2	1	1	1	1	1	0,5	1	2	2	2	2	
Азиатский	0,3	0	0,4	0	0	0,5	0,4	0,5	0,4	0	0	0,3	0	
Эндемичный	1	1	0	0	0	0	0	0	0,4	0,5	0	1	0,5	
		Процент видов с разным типом зонального распространения												
Плоризональный	43	50	50	60	63	56	50	53	49	55	60	43	55	
Субплоризональный	39	36	40	34	32	38	42	42	41	36	35	40	36	
Арктобореальный	0,3	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0	
Бореальный	1	0,4	0	0	0	0,5	1	0	0	0	0	0,6	0	
Бореально-степной	11	9	7	5	5	4	5	4	7	8	5	11	8	
Степно-субтропический	4	3	3	1	0,6	2	2	1	3	1	0	4	1	
Эндемичный	1,4	1,1	0	0	0	0	0	0	0,4	0,5	0	1	0,5	

Необходимо также отметить малую представленность в водохранилищной флоре хоровых водорослей (здесь их меньше всего - всего 7 видов) и моховидных (10 видов) - последних меньше только во флоре прудов.

Наиболее высокий коэффициент сходства видового состава (0,61) флора водохранилищ имеет с флорой рек (табл. 11), но по расположению семейств в первой десятке она больше всего напоминает флору стариц (табл. 9). В отношении расположения родов лишь по положению трех первых из них (*Potamogeton* - 35, *Carex* - 29, *Salix* - 21 вид) эта флора похожа на флоры других водоемов (но не рек), по позициям же ниже стоящих родов - достаточно своеобразна (табл. 10, табл. 22). Так, только здесь столь высокое (4-е) место занимает род *Veronica* с 14 видами, многие из которых описаны мною в качестве новых таксонов (см. раздел. 3.1). Только здесь с 8 видами в первую десятку родов входят хвощи и наиболее высоким разнообразием (5 видов) выделяется род *Calamagrostis* (табл. 10).

Водохранилищную флору отличает также несколько пониженная роль широкоареальных и, соответственно, немного повышенная роль узкоареальных видов. В ней, по сравнению с другими флорами, наиболее высока доля евро-

пейских и евросибирских растений (в сумме 20,5 %) и доля бореально-неморальных и неморально-степных видов (в сумме 15,5 %) (табл. 14). То есть, именно в этой флоре наибольшее выражение нашла ее зональная специфика.

Интересно, что самая богатая флора водных объектов региона выделяется повышенным обилием часто встречаемых и обычных видов (табл. 15), а не обилием редко встречаемых, хотя при имеющимся наличии на водохранилищах большого числа заносных и гибридных растений последнее, кажется, было бы более естественным. Объясняется это, с одной стороны, высоким разнообразием экониз, пригодных для оптимального развития многих растений с разной экологией и биологией, а с другой - большим количеством периодически возникающих на Куйбышевском водохранилище с его резко переменным уровнем наполнения свободных экониз, в которых получает возможность для массового развития в отсутствии конкурентов то или иное погруженное растение, играющее в условиях сомкнутых сообществ подчиненную роль. Именно в этом видится причина большой доли активных и высокоактивных гидрофитов на водохранилищах (41 % при 29 % для всех водоемов и водотоков территории).

При всем этом ядро флоры водохранилищ, представленное видами, встречающимися на всех водохранилищах и во всех районах с ними связанных, относительно небольшое - 129 таксонов, что составляет 31,2 % от всей их флоры. Хотя по абсолютной величине оно уступает лишь ядру флоры водораздельных озер (147 видов, или 47 %), в процентном отношении меньше оно только на реках (28,1 %). В ядро входит 27 гидрофитов, 11 гелофитов, 22 гигрогелофита, 58 гигрофитов и 11 гигромезо- и мезофитов, т. е. на 53,5 % оно представлено заходящими в воду береговыми растениями. Такое соотношение водных и береговых растений отмечалось и для ядра озерной флоры, тогда как в ядрах рек и стариц преобладали водные виды.

Центр этого ядра составляют 22 высокоактивных вида, 11 из них представляют настоящие водные растения (*Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton berchtoldii*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Spirodela polyrrhiza*), 8 - гелофиты (*Butomus umbellatus*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*) и 3 - гигрогелофиты (*Agrostis stolonifera*, *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*).

По числу редких видов (157) флора водохранилищ уступает только флоре рек (163 вида). Но 62 % из них, или 98 видов - это заходящие в воду береговые растения. По числу же редких водных растений (59 видов) водохранилищная флора опережает лишь флору прудов (табл. 15). Почти половина (49 %, или 77 видов) редких растений на водохранилищах относится к категории истинно редких. Практически все они упомянуты в предыдущем разделе 3.2, поэтому приведу лишь те из них, которые отмечены только на водохранилищах. Это *Equisetum x litorale*, *E. ramosissimum*, *E. scirpoides*, *E. x trachyodon*, *Rumex x heterophyllus*, *R. x scharlokii*, *R. x stenophylloides*, *R. stenophyllus*, *Cardamine hirsuta*, *Salix cinerea x phyllicifolia*, *S. x lisopclados*, *S. starkeana*, *Euphorbia palustris*, *Veronica breviramosa*, *V. minutissima*, *Cirsium incanum*, *Pulicaria vulgaris*, *Tephroseris palustris*, *Butomus junceus*, *Alisma wahlenbergii*, *Potamogeton x franconicus*, *P. graminifolius*, *P. x lacunatifolius*, *P. x mariensis*, *P. x nericus*, *P. x nitens*, *P. x pseudolongifolius*, *P. x torsanderi*, *P. wolfgangii*, *Carex x allopilis*, *C. x elytroides*, *C. cespitosa x omskiana*, *C. colchica*, *C. juncella*, *C. melanostachya*, *C. x toezensis*, *Calamagrostis lapponica*, *C. phragmitoides*, *Crypsis alopecuroides*, *Echinochloa caudata*. Кроме этого только на водохранилищах отмечены изредка заходящие в воду, но нередкие на Средней Волге *Carex appropinquata*, *Chenopodium rubrum*, *Hierochloa arctica*, *Iris sibirica* (табл. 5). Из 44 приведенных таксонов 18 (или 41 %) являются гибридами, что подчеркивает значение водохранилищ в возникновении и распространении этих растений.

Необходимо также отметить, что с этим типом водоемов связано расселение ряда видов за пределы основной

части своих ареалов. Так, на южном и юго-восточном пределе распространения находятся здесь *Alisma junczuckii*, *A. wahlenbergii*, *Calamagrostis lapponica*, *Equisetum x trachyodon*, *Hierochloa arctica*, *Tephroseris palustris*; на восточном и северо-восточном - *Agrostis alba*, *Lemna gibba*, *Nymphoides peltata*, *Persicaria hypanica*, *Potamogeton nodosus*, *P. sarmaticus*; далеко на север и северо-восток проникли *Butomus junceus*, *Crypsis schoenoides*, *Digitaria ischaemum*, *Echinochloa caudata*, *Eragrostis suaveolens*, *Hierochloa repens*, *Potamogeton biflorus*, *Salvinia natans*, *Scirpus supinus*, *Typha laxmannii*, *Veronica heureca*, *V. tenuis*. Здесь обильны давно и широко распространившиеся (*Elodea canadensis*, *Epilobium adenocaulon*), а также сейчас интенсивно распространяющиеся (*Bidens frondosa*, *Xanthium albinum*) заносные североамериканские растения.

Все отмеченные особенности относятся и определяются прежде всего флорой Куйбышевского водохранилища, о чем говорят и коэффициент ее сходства с водохранилищной флорой территории в целом, равный 0,99 (табл. 23). На этом водохранилище не отмечены лишь *Potamogeton x cognatus*, *Carex appropinquata* и *C. cespitosa x omskiana*, известные только с Нижнекамского водохранилища.

Флоры Нижнекамского и Чебоксарского водохранилищ отличаются от флоры Куйбышевского прежде всего значительно более низким богатством (соответственно 213 и 186 видов при 344 видах на Куйбышевском). Для них характерно пониженное видовое разнообразие семейств и родов и родовое разнообразие семейств, особенно выраженное для флоры Чебоксарского водохранилища (табл. 22). То есть, эти флоры представлены главным образом тривиальными видами, в них понижен процент редких растений и повышена доля часто встречаемых и обычных видов, имеющих большей частью гемикосмополитный и голарктический ареалы, плоризональное и субплоризональное распространение. Рдесты, разнообразие которых может быть показателем богатства флоры водоемов, здесь уступают 1-ю позицию осокам; за счет резкого понижения разнообразия вероник, хвощей и щавелей повышаются позиции ситников, кипреев и жерушников. В расположении семейств обращает внимание понижение роли ивовых и норичниковых и увеличение разнообразия сложноцветных, гречишных, крестоцветных и ситниковых (табл. 22).

Разнообразие флоры Куйбышевского водохранилища значительно различается по его участкам: от 151 вида в правобережье Камского и Волжско-Камского плесов (5-й природный район) до 273 видов в их левобережной части (12-й район). Высоко оно в Волжском подпорном районе (2-й) и в верхней части Волжского плеса (10-й районы) (табл. 22). Куйбышевское водохранилище обладает наиболее богатой флорой не только в Среднем Поволжье, но и во всем Волжском каскаде водохранилищ.

Если для сопоставимости данных из флористических списков исключить харовые водоросли, мхи, гибридные ивы

Таблица 23. Коэффициенты сходства водохранилищных флор Среднего Поволжья

	В	2	4	5	7	8	10	11	12	13	Ч	К	Н
В		0,76	0,73	0,44	0,49	0,59	0,74	0,54	0,79	0,62	0,54	0,99	0,62
2	0,79		0,74	0,55	0,63	0,71	0,70	0,61	0,68	0,67	0,69	0,76	0,66
4	0,75	0,74		0,58	0,66	0,71	0,76	0,66	0,75	0,73	0,69	0,74	0,72
5	0,46	0,58	0,61		0,77	0,68	0,55	0,67	0,53	0,63	0,75	0,44	0,63
7	0,51	0,64	0,67	0,82		0,73	0,64	0,70	0,60	0,74	0,80	0,49	0,75
8	0,63	0,73	0,75	0,68	0,73		0,69	0,70	0,65	0,69	0,87	0,60	0,70
10	0,77	0,71	0,78	0,57	0,64	0,70		0,65	0,76	0,71	0,67	0,75	0,72
11	0,60	0,66	0,79	0,72	0,76	0,79	0,72		0,63	0,68	0,69	0,55	0,68
12	0,76	0,69	0,78	0,57	0,65	0,69	0,79	0,74		0,70	0,62	0,79	0,71
13	0,66	0,69	0,77	0,64	0,72	0,72	0,68	0,70	0,76		0,76	0,61	0,99
Ч	0,58	0,71	0,72	0,72	0,79	0,86	0,67	0,73	0,66	0,77		0,55	0,77
К	0,99	0,79	0,75	0,46	0,51	0,64	0,77	0,60	0,77	0,67	0,59		0,61
Н	0,66	0,66	0,74	0,62	0,74	0,72	0,69	0,70	0,76	0,96	0,79	0,65	

Примечание: В - вся водохранилищная флора Среднего Поволжья; 2 - 13 - номера природных районов территории; Ч - Чебоксарское, К - Куйбышевское и Н - Нижнекамское водохранилища. В верхней правой части - коэффициенты сходства для полной флоры, в нижней левой - для водной ее составляющей.

и вновь описываемые виды вероник, поскольку соответствующие материалы есть далеко не по всем волжским водохранилищам, то флора Куйбышевского водохранилища будет насчитывать 308 видов. Следующими за ним по флористическому богатству идут Рыбинское и Горьковское водохранилища, флора которых насчитывает всего 229 и 228 видов соответственно, затем в этом ряду стоят водохранилища Ивановское - 219, Угличское - 185, Чебоксарское - 176 (без мхов и водорослей), Волгоградское - 173 и Саратовское водохранилища - 154 видов растений.

Чем можно объяснить такие значительные различия числа видов в этих флорах?

В каскаде самым старым является Ивановское водохранилище, существующее с 1937 г., самым молодым - Чебоксарское, заполнение которого началось в 1980 г. С 1940 г. развиваются экосистемы Угличского и Рыбинского водохранилищ, с 1955 г. - Горьковского и Куйбышевского, с 1958 г. - Волгоградского, с 1965 г. - Саратовского. Самые крупные среди них Куйбышевское и Рыбинское водохранилища - площадь зеркала соответственно 6450 и 4550 км<sup>2</sup>. Далее по убывающей следуют водохранилища Волгоградское - 3120, Саратовское - 1830, Горьковское - 1590, Чебоксарское - 1270, Ивановское - 327 и Угличское - 249 км<sup>2</sup> (Литвинов, Законнова, 1986; Мозжерин, 1991). Рыбинское, Горьковское и Куйбышевское водохранилища от других волжских водохранилищ отличаются значительным колебанием уровня воды как по годам, сезонам, месяцам, так и в пределах недели и суток.

Анализ приведенных данных показывает, что наибольшим флористическим разнообразием выделяются

крупные, существующие более 40 лет водохранилища с переменным уровнем наполнения. Причем последний фактор самый существенный. Хотя безусловно важны и размеры, и возраст водоемов.

Практически на всех вновь появляющихся зарегулированных водоемах в первые 2 - 3 - 5 лет можно зафиксировать заметно большее число видов растений в пределах их акваторий, чем в последующие 10 - 15 - 20 лет, поскольку первые годы - это период выживания, адаптации к новым условиям представителей флоры водоемов, водотоков и болот, затопленных водохранилищем. Далеко не все эти виды растений, даже буйно развивающиеся в первые годы, переживут это кризисное время. Сохранившиеся и вновь привносимые сюда виды будут формировать уже собственную флору данного водоема, разнообразие которой со временем будет увеличиваться, пока из-за резко возросших конкурентных условий не начнется обратный процесс за счет выпадения ценотически нестойких видов.

Чем меньше водоем и стабильнее его гидрорежим, тем быстрее произойдет заполнение и насыщение свободных эконош, наступит стадия зрелости его растительного покрова. Чем крупнее он и, следовательно, разнообразнее создаваемые им условия, тем на более длительное время растягивается этот период насыщения. В условиях же переменного уровня наполнения водоемов свободные эконоши будут появляться вновь и вновь и такой водоем как бы застывает на стадии растянутой ("всичной") молодости на неопределенное время.

В подобных водоемах наблюдается активизация гибридизации. Гибридизационные процессы, по видимому,

шли и идут постоянно, но с разной интенсивностью и разной судьбой возникающих потомков. Появление большого числа водохранилищ в сочетании с другими видами деятельности человека породило волну активизации этих процессов среди водных и околоводных растений. Связано это прежде всего с тем, что на обширных мелководьях водохранилищ возникают частые и многочисленные контакты растений, прежде возможностей для них не имевшие и барьеров против таких контактов не выработавшие.

Как считает Н. Н. Цвелев (1992), в крайних условиях существования возможности гибридизации повышаются. Такие крайние условия создаются как для пришельцев из других природных зон, так и для представителей переживших катастрофическое затопление местных популяций, сохранивших далеко не весь свой генофонд. Ведь в первую очередь в катаклизмах гибнут специализированные формы, великолепно чувствующие себя в давно существующих стабильных условиях, а остаются неспециализированные (Левченко, Менишуткин, 1990), главная задача которых - выжить. У таких растений очевидно ослаблены барьеры, препятствующие скрещиванию с другими видами и они образуют многочисленные помеси, часть которых сохраняется и распространяется, формируя жизнеспособные гибридные таксоны.

И пришельцы, и гибриды, и береговые растения в водной среде являются ценофобами. Им не выжить в условиях сформированных сообществ. Для них нужны свободные площади, свободные экониши (Попов, 1925; Грант, 1984; Старобогатов, 1985, 1992). В изобилии, причем в постоянно обновляющемся изобилии, их дают крупные водохранилища с переменным уровнем наполнения. Только в таких условиях и пришельцы, и гибриды имеют шанс закрепиться, адаптироваться, войти наряду с аборигенами в биоту местных экосистем.

Таким образом, имеющая место система водохранилищ оказывает серьезное влияние на флористическое разнообразие водных объектов регионов, с одной стороны понижая разнообразие ранее существовавших местных популяций, а с другой, увеличивая общее разнообразие таксонов за счет вселенцев и возникающих гибридов.

О роли флоры водохранилищ в региональных флорах могут говорить следующие данные, полученные по материалам исследований на Средней и Верхней Волге. Во флоре Куйбышевского водохранилища на 3,5 % больше видов, чем во флоре водотоков, на 10 % больше чем во флоре водораздельных озер, на 20 % - чем во флоре стариц и на 42 % - чем во флоре прудов этого региона. Таким образом, флора этого водохранилища, как самая разнообразная на Средней Волге, во многом определяет "лицо" флоры водных объектов этой территории и служит источником ее обогащения.

Несколько менее значима, но все же очень высока в бассейне Волги и роль во многом похожего по гидроре-

жиму, размерам и возрасту Рыбинского водохранилища. Его флора на 41 % богаче флоры озер Верхнего Поволжья (Кузьмичев и др., 1990), но на 10 % беднее флоры рек этого региона. Повышенное богатство речной флоры (а оно характерно не только для Верхнего, но и для Среднего Поволжья) имеет в принципе те же корни, что и разнообразие флоры водохранилищ - и на реках, и на водохранилищах много постоянно обновляющихся эконис.

Богатство свободных эконис на Куйбышевском водохранилище определяется не только их постоянным обновлением, но и разнообразием природных условий, в которых они формируются, ведь это водохранилище, начинаясь в южной тайге и заканчиваясь у границ степи, только по Волге протянулось на 500 км. Именно поэтому его флористическое разнообразие самое высокое среди всех водных объектов бассейна р. Волги.

Резюмируя все сказанное об особенностях флоры крупных водохранилищ Среднего Поволжья отметим, что они почти целиком определяются параметрами флоры Куйбышевского водохранилища, которая выделяется: 1) самым большим разнообразием среди флор как прочих водохранилищ, так и других водных объектов не только в регионе, но и во всем волжском бассейне; 2) наиболее высоким, почти 60-% уровнем представленности в ней заходящих в воду береговых гигрофитов и мезофитов; 3) обилием гибридных, заносных и находящихся на границах своих ареалов растений; 4) крайне многочисленным видовым составом родов *Potamogeton* и *Veronica* и 5) наибольшим проявлением зональной специфики в составе географических элементов флоры.

### 3.3.5. Флора прудов

Флора прудов среди флор водных объектов исследуемой территории является самой бедной (табл. 7). В числе отмеченных на прудах 202 видов макрофитов из 93 родов и 50 семейств (табл. 24) отсутствуют представители *Polypodiophyta* и лишь 5 видами представлены *Bryophyta*. Однодольных в этой флоре всего на 1 вид меньше, чем двудольных, тогда как в других флорах преобладание последних более значительно (табл. 8). В ней самое низкое видовое разнообразие семейств и родов (в среднем по 4 и 2,2 вида соответственно при варьировании по природным районам от 2,4 до 3,4 видов на семейство и от 1,6 до 1,9 видов на род), наименьшее число рдестов (17 при варьировании по районам от 6 до 13) и гибридов - всего 4 (от 0 до 2) (*Bidens* x *garumnae*, *Potamogeton* x *acutus*, *P.* x *cooperi* и *Salix* x *rubens*), самое маленькое (62 вида) ядро, центр которого занимают 12 высокоактивных видов, представленных 5 гидрофитами (*Lemna minor*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton berchtoldii*, *P. perfoliatus*, *Spirodela polyrrhiza*), 5 гелофитами (*Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*) и 2

Таблица 24. Данные по флоре прудов Среднего Поволжья

Показатели, классы, таксоны	Номера природных районов																В
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Число и соотношение таксонов																	
Семейств	42	44	42	38	36	35	40	44	40	45	39	44	43	43	40	40	50
Родов	68	71	66	60	55	52	63	79	67	77	61	74	73	69	71	64	93
Видов	115	128	116	106	90	84	108	149	123	148	115	141	134	131	128	106	202
Видов / семейство	2,7	2,9	2,8	2,8	2,5	2,4	2,7	3,4	3,1	3,3	2,9	3,2	3,1	3,0	3,2	2,7	4,0
Видов / род	1,7	1,8	1,8	1,8	1,6	1,6	1,7	1,9	1,8	1,9	1,9	1,9	1,8	1,9	1,8	1,7	2,2
Родов / семейство	1,6	1,6	1,6	1,6	1,5	1,5	1,6	1,8	1,7	1,7	1,6	1,7	1,7	1,6	1,8	1,6	1,9
Гибридов	2	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	0	4
Число видов флоры в 10 ведущих семействах																	
<i>Cyperaceae</i>	12	15	12	11	11	10	12	19	15	17	11	13	12	12	10	8	23
<i>Poaceae</i>	12	13	10	10	9	6	9	20	14	17	11	17	17	16	19	13	23
<i>Potamogetonaceae</i>	8	9	8	7	7	6	8	12	11	12	10	13	11	10	12	10	17
<i>Salicaceae</i>	6	8	7	6	5	5	5	7	6	7	7	8	7	6	6	5	13
<i>Polygonaceae</i>	6	6	6	6	6	5	6	9	8	9	8	8	7	7	5	2	10
<i>Asteraceae</i>	6	5	5	5	5	5	5	9	7	9	7	9	9	8	8	8	10
<i>Onagraceae</i>	4	4	4	4	3	3	4	5	4	5	4	4	4	5	5	3	7
<i>Juncaceae</i>	2	2	2	2	2	2	2	4	3	4	3	3	3	4	3	3	7
<i>Characeae</i>	4	5	5	5	2	2	5	4	3	5	4	5	4	6	6	5	6
<i>Nitellaceae</i>	4	4	5	5	1	1	3	4	4	5	2	5	5	4	3	3	5
Σ	64	71	64	61	51	45	59	93	75	90	67	85	79	78	77	60	121
%	56	55	55	58	57	54	55	62	61	61	58	60	59	60	60	57	60
Число видов флоры в 10 ведущих родах																	
<i>Potamogeton</i>	8	9	8	7	7	6	8	12	11	12	10	13	11	10	12	10	17
<i>Carex</i>	8	11	8	7	7	6	8	12	10	13	7	8	7	7	5	3	14
<i>Salix</i>	6	8	7	6	5	5	5	7	6	7	7	8	7	6	6	5	13
<i>Juncus</i>	2	2	2	2	2	2	2	4	3	4	3	3	3	4	3	3	7
<i>Rumex</i>	2	2	2	2	2	1	2	5	4	5	4	5	4	4	2	1	6
<i>Epilobium</i>	4	4	4	4	3	3	4	5	4	5	4	4	4	5	4	3	6
<i>Chara</i>	4	5	5	5	2	2	5	4	3	5	4	5	4	6	6	5	6
<i>Nitella</i>	4	4	5	5	1	1	3	4	4	5	2	5	5	4	3	3	5
<i>Persicaria</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	1	4
<i>Equisetum</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	3	4	3	3	3	3	4
Σ	45	52	48	45	36	33	44	60	52	64	48	58	51	52	47	37	82
%	39	41	41	42	40	39	41	40	42	43	42	41	38	40	37	35	41
Доля видов флоры разных экотипов, в %																	
I	25	25	27	30	22	24	27	23	24	26	27	28	26	27	28	31	24
II	9	9	10	11	11	12	9	8	11	7	10	9	9	10	11	11	8
III	17	16	16	16	19	18	17	14	14	14	14	14	14	14	13	14	15
IV	39	40	38	33	37	37	39	41	42	39	38	35	36	35	34	31	40
V	10	10	9	10	11	9	8	14	9	14	11	14	15	14	14	13	13
I-III	50	50	53	57	52	54	53	45	49	47	51	51	49	51	52	56	47
IV-V	50	50	47	43	48	46	47	55	51	53	49	49	51	49	48	44	53

Показатели, классы, таксоны	Номера природных районов																В
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Доля видов флоры по классам встречаемости, в %																	
1	32	27	37	37	45	42	30	36	27	31	32	26	25	27	30	24	34
2	30	33	25	25	17	21	26	23	30	28	25	32	34	33	30	30	29
3	14	18	15	24	23	19	22	22	24	23	21	23	19	19	21	29	17
4	14	12	13	7	8	10	13	12	11	10	12	10	13	12	13	13	13
5	10	10	10	7	7	8	9	7	8	8	10	9	9	9	6	4	7
Процент видов с разным типом регионального распространения																	
Гемиксисомопольный	20	18	20	22	20	21	19	17	17	18	18	17	18	19	18	21	15
Голарктический	39	39	39	37	41	38	40	35	35	34	34	36	36	35	35	35	34
Евразийский	31	33	32	34	33	36	32	40	37	40	41	37	39	40	41	38	40
Азиатский	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1
Европейский	3	3	3	3	2	1	2	1	3	2	1	2	1	1	1	1	4
Евросибирский	3	3	3	2	2	2	3	3	3	3	3	4	3	2	2	2	3
Евросевероамериканский	4	4	3	2	2	2	4	3	4	3	3	4	3	3	3	3	3
Процент видов с разным типом зонального распространения																	
Плоризональный	70	66	69	74	74	72	71	63	62	65	63	66	64	66	64	68	58
Субплоризональный	26	29	27	25	24	26	25	32	32	31	32	29	31	30	31	27	34
Бореально-степной	3	5	4	1	2	1	4	4	5	3	3	4	3	3	3	3	6
Степно-субтропический	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2

гигрогелофитами (*Carex acuta*, *Eleocharis palustris*). Кроме этих высокоактивных видов ядра наиболее обычными для прудовой флоры являются также *Alisma plantago-aquatica*, *Bidens tripartita* и *Scirpus sylvaticus*. Наиболее часто встречаемыми и, следовательно, самыми характерными для прудов видами растений являются *Lemna minor* и *Typha latifolia*.

Редкие растения во флоре прудов составляют 34,1 %, а редкие водные - 28,7 %, что значительно меньше чем во флорах других водных объектов. Так, в речной флоре на их долю приходится 48,7 % (редких водных - 44,0 %), в озерной - 47,9 (44,6) %, в старичной - 46,0 (43,0) %, во флоре водохранилищ - 45,2 (41,5) %. То есть, прослеживается общая закономерность увеличения доли редких видов с возрастанием флористического богатства. Эта закономерность несколько нарушается в случае со всей водохранилищной флорой, но вполне выдерживается при рассмотрении только водной ее части (табл. 15). Однако при рассмотрении водохранилищной и, в особенности, прудовой флор по природным районам региона не трудно заметить, что в случае с этими искусственными водоемами скорее имеет место противоположное - чем беднее флора, тем больше в ней редких видов. Но эта частная закономерность менее очевидна, чем общая. Так, в самой бедной флоре прудов 5 и 6-го природных районов (90 и 84 видов) самая высокая доля редких макрофитов - 45 и 42 % соответственно, а в самых богатых флорах прудов 8 и 10-го районов (149 и 48 видов) их доля 36 и 31 %, т. е. средняя для прудовой фло-

ры. Самые же низкие доли (24 и 25 %) - во флоре 16-го района, богатство которой ближе к низкому, нежели к высокому (106 видов), и во флоре 13-го, насчитывающей 134 вида (ближе к высокому, чем к низкому) (табл. 24).

Среди 69 редких видов флоры прудов Среднего Поволжья истинно редкими являются 13 таксонов: *Bidens x garumnae*, *Blasmus compressus*, *Caulinia flexilis*, *C. minor*, *Ceratophyllum submersum*, *Eleocharis mamillata*, *Potamogeton x acutus*, *P. x cooperi*, *P. heterophyllus*, *P. obtusifolius*, *P. panormitanus*, *P. rutilis*, *Zizania latifolia*.

Три вида всей исследуемой флоры отмечены только для прудов - это *Bidens x garumnae*, *Caulinia flexilis* и *Chamaenerion angustifolium*.

Прудовая флора имеет самую высокую долю видов с широким региональным (85,6 %) и зональным (92,6 %) распространением (табл. 14). Относительно узкоареальными в ней являются лишь европейские бореально-неморальные *Potamogeton x acutus*, *P. panormitanus*, *P. rutilis*, *Salix aurita*, *S. myrsinifolia*; евросибирский бореально-неморальный *Calamagrostis canescens*; евро-североамериканские бореально-неморальные *Ainus incana*, *Alopecurus geniculatus*, *Myosotis palustris* и неморально-степной *Bidens x garumnae*.

В связи с низким богатством флоры прудов она имеет весьма невысокие коэффициенты сходства с флорами других водных объектов региона - от 0,48 с флорой рек и водохранилищ до 0,51 с флорой стариц (табл. 11). Тем ни

менее прудовая флора по ряду параметров проявляет явное сходство с одной стороны с флорой рек, на которых большинство прудов расположено, с другой - с флорой водохранилищ, родственных прудам по происхождению и режиму эксплуатации, и с третьей - с флорой стариц. Оно проявляется, например, в последовательности семейств первой десятки. Поскольку первая их пара (*Cyperaceae* и *Poaceae*) во флоре прудов имеет одинаковое число видов (по 23) (табл. 24) и на первое место можно ставить любое из них, то порядок расположения первых 6 семейств в ней будет таким же и как во флоре рек, в которой первое место занимают злаковые, так и во флоре водохранилищ, в которой лидируют осоковые. А вот расположение семейств стоящих ниже 6-го иное - здесь замыкают десятку два семейства харовых водорослей, не входящие в нее ни в речной, ни в водохранилищной флорах, но насыщенные видами на старицах, и отсутствуют *Scrophulariaceae* и *Brassicaceae*, имеющие заметный вес на реках и водохранилищах (табл. 17, 22 и 24). По лидирующей десятке родов прудовая флора более всего соответствует старичной, имеющей тот же набор первых 9-ти родов (правда, по разному ниже третьего места расположенных) и только рода, занимающие 10-ю позицию разные: во флоре прудов - это *Equisetum*, а во флоре стариц - *Sparganium* (табл. 22 и 24). И все же, несмотря на отдаленное сходство с флорой стариц и флорой рек, прудовую флору следует, очевидно, признать обедненной флорой водохранилищ, причем водохранилищ с относительно постоянным уровнем наполнения. К этому, очевидно, закономерному выводу приводит расчет коэффициентов сходства флоры прудов с небогатыми флорами Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ. Они равны соответственно 0,62 и 0,58, т. е. заметно выше, чем коэффициенты сходства с флорами рек и стариц.

Разнообразие природных условий Среднего Поволжья не могло не проявиться в существенном территориальном различии флор таких малых водных объектов, как пруды. Уровень этих различия отражают коэффициенты сходства прудовых флор по природным районам и субрегионам исследуемой территории. Как видно из данных табл. 25, в той или иной степени высокое сходство наблюдается между флорами прудов одного субрегиона и заметно более низкое - при сравнении флор районов разных субрегионов. Это проявляется как в случае со всей прудовой флорой, так с водной ее составляющей, коэффициенты сходства которой преимущественно на 1 - 3 % выше. Так, значения этих коэффициентов в пределах лесного Заволжья (1 - 7 районы) колеблются от 0,63 (между самой бедной флорой прудов 6-го и самой богатой в субрегионе прудовой флорой 2-го районов) до 0,94 (между одинаковыми по богатству флорами прудов 1 и 3-го районов), равняясь в среднем 0,79. Для флор лесостепного Приволжья (8-11 районы) их значения лежат в пределах 0,71-0,87 (в среднем 0,76), для флор лесостепного Завол-

жья - 0,78-0,90 (0,85). Между же флорами прудов районов разных субрегионов эти коэффициенты имеют значения от 0,52 до 0,77, т. е. примерно на 10-20 % ниже (табл. 25). На уровне субрегионов самыми близкими являются флоры прудов лесостепного Приволжья и лесостепного Заволжья - коэффициент сходства 0,60, самыми далекими - прудовые флоры лесного Заволжья и степного Заволжья - 0,39. Между флорами прудов лесного Заволжья и лесостепных Приволжья и Заволжья сходство выражается коэффициентами 0,53 и 0,54. Близкой величиной (0,56) оно выражается и для прудовых флор лесостепного и степного Заволжья. Это если анализировать всю флору. По водной же ее составляющей межсубрегиональное сходство флоры прудов выше - от 0,52 (лесное и степное Заволжье) до 0,70 (лесостепное и степное Заволжье).

Наиболее богатую флору имеют многочисленные и разнообразные пруды северной части Приволжской возвышенности в пределах 8 и 10-го природных районов, а также пруды низменного лесостепного Заволжья (12-й район), самую бедную, как уже отмечалось, - пруды 5 и 6-го районов, располагающихся в пределах южной и юго-восточной части Вятских увалов (табл. 24). В целом лесостепные пруды во флористическом отношении значительно богаче (186 видов), чем лесные (138 видов) и тем более степные (106 видов). В лесостепи более богата прудовая флора Приволжья (167), нежели Заволжья (156 видов). На лесостепных прудах не встречено всего 16 видов из списка всей прудовой флоры, 14 из которых отмечены только для лесных прудов (*Bidens x garumnae*, *Calamagrostis canescens*, *Caltha palustris*, *Carex diandra*, *Caulinia flexilis*, *Menyanthes trifoliata*, *Galium uliginosum*, *Potamogeton x acutus*, *Salix acutifolia*, *S. aurita*, *S. myrsinifolia*, *S. phylicifolia*, *Sparganium microcarpum*, *Utricularia australis*), 1 - для лесных и степных (*Solanum dulcamara*) и 1 - только для степных (*Salix pentandra*).

На прудах лесного Заволжья и лесостепного Приволжья десятку ведущих семейств возглавляет семейство осоковых, в лесостепном же и степном Заволжье бесспорное лидерство имеют злаковые (табл. 24). По направлению с северо-запада на юго-восток идет увеличение числа представителей рода *Potamogeton* и сокращение числа видов рода *Carex*.

Таким образом, прудовая флора среди флор водных объектов Среднего Поволжья выделяется наименьшим богатством и самым малым разнообразием таксонов всех рангов, пониженной долей редких видов и небольшим числом гибридов и истинно редких макрофитов, самой высокой долей растений с широким зональным и региональным распространением. Наиболее характерными для этой флоры видами являются *Lemna minor* и *Typha latifolia*. Несмотря на очень низкие коэффициенты ее сходства с другими подобными флорами, она обнаруживает черты сходства с структурами речной, старичной и водохранилищной флор, являясь в целом обедненной флорой водохранилищ с постоянным уровнем наполнения.

## Глава 4. Растительность

### 4.1. Синтаксономический состав

В данной работе принят доминантно-детерминантный подход к выделению ассоциаций (Марков, 1955; Миркин 1965, 1968 б, 1974), и использована доминантная система высших синтаксонов, основными единицами которой (в порядке возрастания ранга) являются ассоциации, формации, группы формаций, классы формаций, группы классов формаций и тип растительности. В число этих единиц входит также группа ассоциаций (Воронов, 1973), но мною она не используется, поскольку объем ассоциаций принимается более широким, чем это принято в доминантной системе, в которой ассоциация рассматривается как низшая единица, выделяемая по доминирующим видам всех ярусов (Александрова, 1969, 1971), и он скорее соответствует объему такой группе ассоциаций, объединяющей типы фитоценозов, различающиеся по составу одного яруса (Воронов, 1973).

В условиях большого разнообразия определений понятия "ассоциация", за основу берется одно из наиболее "нейтральных" из них, принятое еще в 1910 г. на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе, согласно которого ассоциация - "это растительное сообщество определенного флористического состава с единообразными условиями местообитания и единообразной физиономией" (по: Миркин, Розенберг, Наумова, 1989: 25). При этом степень сходства состава растительных сообществ, достаточная для отнесения их к одной ассоциации, мною определяется статистически по методике, изложенной в разделе 1.2.3. При необходимости в пределах ассоциаций выделяются субассоциации и варианты типовых сообществ. Ассоциация рассматривается как тип фитоценозов, или растительных сообществ.

Все ассоциации, характеризующиеся общим доминантом-эдификатором (или, реже, парой общих эдификаторов) объединяются в одну формацию. Последняя может объединять и сообщества сходных по экологии близкородственных таксонов. К одной группе относятся формации, в сообществах которых эдификаторы принадлежат к одной и той же экогруппе макрофитов. Фитоценозы с эдификаторами одного экотипа объединяются в один класс формаций. В группу классов последних входят сообщества с эдификаторами одной группы экотипов. Все синтаксоны растительного покрова водоемов и водотоков относятся к одному типу растительности, называемой водной.

Принцип формирования названий ассоциаций в данной работе принят таким же, каким он рекомендован "Кодексом фитосоциологической номенклатуры" (Баркман и др., 1988) и развернут в "Рекомендациях" К. О. Короткова (1989). Названия формаций и других высших синтаксонов традиционны для доминантной системы (Шенников, 1964; Воронов, 1973).

Сейчас, когда "... россияне ... конвергируют в единую систему классификаций на основе эколого-флористических критериев" (Миркин и др., 1997: 10), доминантные системы многими, возможно, уже воспринимаются как архаизм. Поэтому, не вдаваясь в детальный разбор преимуществ и недостатков того или иного подхода, кратко поясню свое предпочтение.

Доминантная система синтаксонов наиболее физиономична и, в связи с этим, в полной мере соответствует принятой здесь классификации макрофитов водоемов (вводный раздел главы 3) и представлениям автора о необходимости использовать классификационные системы, зримо демонстрирующие взаимосвязи классифицируемых объектов разных рангов. Флористическая же система, особенно в первоначальном ее варианте, при работе с водной растительностью дает слишком общую картину и не отражает ряда особенностей растительного покрова водоемов.

Правда, сейчас эта проблема отчасти снята, так как благодаря интенсивной работе зарубежных (Husák, 1984; Matuszkiewicz, 1984; Sanda et al., 1987; Баркман, 1990; Hejný, 1990; Otáhelová, 1990; Passarge, 1992 a, b; Schmidt, 1993; и др.) и отечественных (Миркин, 1986; Наумова, 1986; Григорьев, Соломещ, 1987; Лосев, Голуб, 1988; Соломещ, Гаврилов, 1989; Голуб, Лосев, 1991; Golub, Saveljeva, 1991; Kotočkov et al., 1991; Голуб, 1993; Иванова и др., 1997; и др.) исследователей, занимающихся классификацией растительности с использованием метода Браун-Бланке, современные союзы, порядки и классы ассоциаций стали не такими обширными, как прежде и по объему сблизились с формациями и классами формаций доминантной системы, а ассоциации, по крайней мере в отношении водной растительности, часто совпадают с теми, что выделены согласно доминантно-детерминантного принципа. Но полного совпадения, естественно нет, как нет и единства в классификациях приверженцев метода Браун-Бланке.

Считаю немаловажным также образность названий высших синтаксонов при выделении их с использованием доминантных принципов и отсутствие таковой при флористическом уложении ассоциаций в союзы, порядки и классы. Так, например, сообщества, объединяемые в класс *Phragmitetia* R. Tx. et Preising 1942, порядок *Phragmitetalia* Koch 1926, союз *Phragmition* Koch 1926 и ассоциация *Phragmitetum australis* Koch 1926 могут быть одинаково названы тростниковыми. Но в чем разница между союзом ценозов тростника, их классом и порядком, не зная в деталях классификационной схемы, которая к тому же постоянно меняется, не скажешь, и по подобным названиям не поймешь, какой тип местообитаний каждая из этих групп определяет.

Подобных проблем не возникает в случае такого ряда соподчиненных названий как: сообщества тростника рясковые (ассоциация), тростниковые сообщества (форма-

ция). сообщества высокотравных воздушно-водных растений (группа формаций), сообщества воздушно-водных растений (класс формаций), сообщества прибрежно-водных растений (группа классов формаций), водная растительность (тип растительности). Сами названия такого рода обозначают круг сообществ, который во многом определяют доминантные растения определенного морфотипа, свидетельствующего о их экологической сущности.

Указанный недостаток флористического метода классификации косвенно признают и российские последователи Браун-Бланке, когда дают русские названия классам, порядкам и союзам не используя перевод или транскрипцию их латинских названий, а применяя уже готовые названия и термины, принятые в доминантной классификационной системе. Но при этом те закономерные последовательности названий и логика их соподчинения в этом случае обычно разрушается.

Это хорошо демонстрирует работа Б. М. Миркина и др. (1989). В ней водная и прибрежно-водная растительность выделена римской цифрой I и названа по-русски. Это название не имеет латинского эквивалента, поскольку синтаксон соответствующего ранга "Кодексом фитосоциологической номенклатуры" (Баркман и др., 1988) не предусмотрен (хотя Passarge, 1992 b, например, в подобном случае использует несанкционированный кодексом термин "формация *Hydrophytosa* Pass. 66"). Данный безранговый синтаксон представлен 6 классами. Все они имеют русские "расшифровки" названий, 3 из которых вполне подошли бы в качестве наименований для классов формаций доминантной системы: 1) *Lemnetea* - сообщества свободноплавающих на поверхности и в толще воды неукореняющихся растений - плейстофитов, 2) *Potametea* - сообщества гидатофитов - прикрепленных к дну растений с плавающими и погруженными в толщу воды листьями и 3) *Phragmiti-Magnocaricetea* - сообщества гелофитов - прикрепленных к дну возвышающихся над водой растений. Но вот 3 последующих класса явно выбиваются из этого параллелизма двух систем, поскольку их русские названия несут иную смысловую нагрузку, нежели три первые и не совпадают в этом отношении между собой: 4) *Littorelletea* - сообщества мелководий, 5) *Isoëto-Nanojuncetea* - сообщества песчано-илистых отмелей и пересыхающих в середине лета участков дна и 6) *Charetea* - сообщества харовых водорослей (Миркин и др., 1989).

Приведенный пример показывает, что преимуществом доминантной системы, кроме образности названий синтаксонов крупных рангов, является и то, что она позволяет классифицировать сообщества водных растений, четко отражая их зональное распределение, зависящее от глубины воды, которое в свою очередь являет собой сукцессионный ряд ценозов, сменяющих друг друга в процессе зарастания водоема (Сукачев, 1926, 1928; Лепилова, 1934; Воронов, 1973; Работнов, 1978; и др.). Выявление

же таких рядов входит в круг задач данной работы, поэтому эта система в полной мере соответствует ее замыслу.

Описанием и систематизацией подобных устойчивых комбинаций растительных группировок занимается относительно недавно возникшее в фитоценологии направление, названное симфитосоциологией (Tüxsp., 1973; Gehu, 1978; Наумова и др., 1987; Голуб, Чорбадзе, 1991; и др.). Согласно В.Б. Голуба и Н.Б. Чорбадзе (1991), основная единица симфитосоциологии - сигма-ассоциация (сигметум) - выделяется на основании аналитического полевого (работа на профилях) и синтетического камерального этапов выявления комбинаций ассоциаций, свойственных тому или иному ландшафту и, судя по материалам цитируемой работы, называется по одному или двум видам, наиболее ярко характеризующим эту комбинацию. Физиономичности в таких названиях не больше, чем в названиях синтаксонов, выделенных по методу Браун-Бланке, поэтому не вижу каких-либо преимуществ в использовании идей симфитосоциологии по сравнению со сходными подходами геоботаников, использующих для обозначения серийных фитоценозов доминантный принцип, что, например, имело место при выделении эколого-фитоценологических рядов разных типов растительности (Крашенинников, 1922; Алексин, 1923-1924; Раменский, 1938; Шенников, 1941; Ярошенко, 1961; Александрова, 1968), рядов серийных лесных сообществ в поймах рек (Сочава, 1962), эволюционных и эколого-динамических рядов развития растительности долин (Тимофеев, 1970, 1971 а, б) и стариц (Матвеев, 1990) и т. д.

Опираясь на доминантный принцип построения классификации растительности не могу не отметить, что выделения ассоциаций только на его основе во многом механистично и применение этого принципа в чистом виде ставит в один ряд реально существующие типы сообществ и их погодичные и даже сезонные вариации. Доминантно-детерминантный подход позволяет избежать этого, поскольку в таком случае основное внимание уделяется не только растениям, представленным наибольшим числом или большой величиной их проективного покрытия (последнее экологически более важно), но и видам, определяющим структуру и экологическую сущность сообщества, маркирующим его; и эти виды ставятся в основу названия ассоциации. Так, фитоценоз, состоящий из рогоза узколистного с 10-20-% проективным покрытием и сплошного ковра рясок будет не рясковым с рогозом, а рогозовым с ряской, поскольку именно рогоз структурирует данный ценоз и определяет его суть. И в целом название дву-многоярусных водных сообществ дается прежде всего с учетом растений, образующих самый верхний ярус. Конечно, нередко встречаются переходные сообщества, в которых верхний ярус представлен единичными экземплярами макрофитов, еще только начинающих проникать в существовавший ранее без них фитоценоз; либо ситуации,

когда явным эдификатором является доминант не верхнего, а ниже расположенного яруса. Поскольку одним из наиболее важных признаков природных сообществ является их продуктивность (Одум, 1975; Уиттекер, 1980; Лавренко, 1982), то такие переходные фитоценозы наверное логичнее относить к формации вида, наиболее обильного в этом ценозе и чаще всего дающего в нем максимальную биомассу.

Из приведенного примера следует, что под термином "детерминант" в данном случае понимается и эдификатор, что соответствует пониманию термина В. Н. Сукачевым (по: Миркин, Розенберг, Наумова, 1989), и индикатор условий среды, каким принимали детерминант А.Я. Гордягин (1900-1901) и Л.Г. Раменский (1938).

Доминантно-детерминантный метод во многом сходен с доминантно-флористическим подходом к выделению ассоциаций В.И. Василевича (1995), предложенный им как компромисс между полностью субъективными методами классификации и методами количественной классификации.

Проведенные мною описания растительности на всех типах водных объектов Среднего Поволжья позволяют представить эту растительность в виде следующей классификационной системы:

Тип растительности. Водная растительность -

*Aquiphytosa*.

А. Группа классов и I. Класс формаций. Настоящая водная (гидрофитная) растительность - *Aquiphytosa genuina*.

1. Группа формаций макроводорослей и водных мхов - *Aquiphytosa macroalgacea et muscosa*.

1. Формация харовых водорослей - *Charophyteta*.

Ассоциации: 1) *Charetum asperae*, 2) *Charetum fragilis*, 3) *Charetum hispidae*, 4) *Charetum tomentosae*, 5) *Charetum vulgaris*, 6) *Nitellopsidetum obtusa*, 7) *Nitelletum hyalinae*, 8) *Nitelletum opaca*.

2. Формация фонтиналиса противопожарного - *Fontinalieta antipyreticae*.

Ассоциация: 9) *Fontinalietum antipyreticae*.

2. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды - *Aquihervosa genuina demersa natans*.

3. Формация ряски трехдольной - *Lemneta trisulcae*.

Ассоциация: 10) *Lemnetum trisulcae*.

4. Формация роголистника темно-зеленого *Ceratophylleta demersi*.

Ассоциации: 11) *Ceratophylletum demersi*, 12) *Lemno-Ceratophylletum demersi*, 13) *Hydrocharito-Ceratophylletum demersi*, 14) *Hydroherboso-Ceratophylletum demersi*.

5. Формация пузырчатки обыкновенной - *Utricularieta vulgaris*.

Ассоциации: 15) *Utricularietum vulgaris*, 16) *Lemno-Utricularietum vulgaris*.

3. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов - *Aquihervosa genuina submersa radicans*.

6. Формация рдеста блестящего - *Potameta lucentis*.

Ассоциации: 17) *Potametum lucentis*, 18) *Lemno-Potametum lucentis*, 19) *Ceratophyllo-Potametum lucentis*, 20) *Charophyto-Potametum lucentis*, 21) *Agrostio stoloniferae-Potametum lucentis*.

7. Формация рдеста длиннейшего - *Potameta praelongi*.

Ассоциация: 22) *Potametum praelongi*, 23) *Charophyto-Potametum praelongi*.

8. Формация рдеста Бабingtona - *Potameta babingtonii*.

Ассоциация: 24) *Potametum babingtonii*.

9. Формация рдеста пронзеннолистного - *Potameta perfoliati*.

Ассоциации: 25) *Potametum perfoliati*, 26) *Lemno-Potametum perfoliati*, 27) *Ceratophyllo-Potametum perfoliati*, 28) *Myriophyllo-Potametum perfoliati*, 29) *Potametum lucentis-perfoliati*, 30) *Potametum pectinati-perfoliati*.

10. Формация рдеста курчавого - *Potameta crispi*.

Ассоциация: 31) *Potametum crispi*.

11. Формация рдеста гребенчатого - *Potameta pectinati*.

Ассоциации: 32) *Potametum pectinati*, 33) *Lemno-Potametum pectinati*, 34) *Potametum compressi-pectinati*.

12. Формация мелколистных рдестов - *Potameta pusilli*.

Ассоциации: 35) *Potametum berchtoldii*, 36) *Potametum pusilli*, 37) *Potametum trichoides*, 38) *Potametum friesii*, 39) *Potametum lacunati*, 40) *Potametum panormitani*.

13. Формация рдеста остролистного - *Potameta acutifolii*.

Ассоциации: 41) *Potametum acutifolii*.

14. Формация урути мутноватой - *Myriophylleta verticillati*.

Ассоциация: 42) *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*.

15. Формация урути колосистой - *Myriophylleta spicati*.

Ассоциации: 43) *Myriophylletum spicati*, 44) *Spirodelo-Myriophylletum spicati*, 45) *Charophyto-Myriophylletum spicati*.

16. Формация шелковников - *Batrachietta*.

Ассоциации: 46) *Myriophyllo spicati-Batrachietum circinati*, 47) *Lemno-Batrachietum divaricati*, 48) *Batrachietum kauffmannii*, 49) *Batrachietum trichophylli*.

17. Формация элодеи канадской - *Elodeeta canadensis*.

Ассоциации: 50) *Elodeetum canadensis*, 51) *Lemno-Elodeetum canadensis*, 52) *Ceratophyllo-Elodeetum canadensis*.

18. Формация телореза алоэвидного - *Stratioteta aloidis*.

Ассоциации: 53) *Stratiotetum aloidis*, 54) *Lemno-Stratiotetum aloidis*, 55) *Hydroherboso-Stratiotetum aloidis*.

4. Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями - *Aquihervosa genuina radicans foliis natantibus*.

19. Формация водяного ореха плавающего - *Trapeta natantis*.

Ассоциации: 56) *Trapetum natantis*, 57) *Lemno-Trapetum natantis*, 58) *Stratioto-Trapetum natantis*.

20. Формация горца земноводного - *Persicarieta amphibii*.

Ассоциации: 59) *Persicarietum amphibii*, 60) *Pota-*

meto-Persicarietum amphibii, 61) Lemno-Persicarietum amphibii.

21. Формация кубышки желтой - *Nupharetum luteae*.

Ассоциации: 62) *Nupharetum luteae*, 63) *Lemno-Nupharetum luteae*, 64) *Ceratophyllo-Nupharetum luteae*, 65) *Utriculo-Nupharetum luteae*, 66) *Stratioto-Nupharetum luteae*, 67) *Myriophyllo spicati-Nupharetum luteae*, 68) *Potameto lucentis-Nupharetum luteae*, 69) *Potameto pectinati-Nupharetum luteae*, 70) *Potameto natanti-Nupharetum luteae*, 71) *Nyphaeto-Nupharetum luteae*, 72) *Butomo-Nupharetum luteae*, 73) *Sagittarieto-Nupharetum luteae*, 74) *Sparganieto emersi-Nupharetum luteae*.

22. Формация кубышки Спеннера - *Nupharetum spenneriana*.

Ассоциация: 75) *Nupharetum spenneriana*.

23. Формация кубышки чисто-белой - *Nupharetum candidae*.

Ассоциации: 76) *Nymphaetum candidae*, 77) *Ceratophyllo-Nymphaetum candidae*, 78) *Potameto lucentis-Nymphaetum candidae*.

24. Формация рдеста альпийского - *Potameta alpini*.

Ассоциация: 79) *Potameta alpini*.

25. Формация рдеста двуморфного - *Potameta biformis*.

Ассоциация: 80) *Potametum biformis*.

26. Формация рдеста плавающего - *Potameta natantis*.

Ассоциация: 81) *Potametum natantis*.

27. Формация рдеста узловатого - *Potameta nodosi*.

Ассоциация: 82) *Potameta nodosi*.

5. Группа формаций гидрофитов свободно плавающих на поверхности воды - *Aquiherbosa genuina natans*.

28. Формация ряски горбатой - *Lemnetum gibbae*.

Ассоциация: 83) *Lemnetum gibbae*.

29. Формация ряски маленькой и многокоренника - *Lemno minori-Spirodeletum*.

Ассоциация: 84) *Lemno minori-Spirodeletum*.

30. Формация водокраса лягушачьего - *Hydrochaietum morsus-ranae*.

Ассоциация: 85) *Lemno-Hydrochaietum morsus-ranae*.

31. Формация сальвинии плавающей - *Salvinietum natantis*.

Ассоциация: 86) *Lemno-Salvinietum natantis*.

Б. Группа классов. Прибрежно-водная растительность - *Aquiherbosa vadosa*.

II. Класс формаций. Воздушно-водная (гелофитная) растительность - *Aquiherbosa helophyta*.

6. Группа формаций низкотравных гелофитов - *Aquiherbosa helophyta humilis*.

32. Формация частухи подорожниковой - *Alismatetum plantago-aquaticae*.

Ассоциация: 87) *Alismatetum plantago-aquaticae*.

33. Формация сусака зонтичного - *Butometum umbellati*.

Ассоциации: 88) *Butometum umbellati*, 89) *Lemno-Butometum umbellati*, 90) *Sparganieto emersi-Butometum umbellati*, 91) *Heteroherboso-Butometum umbellati*.

34. Формация стрелолиста обыкновенного - *Sagittarietum sagittifoliae*.

Ассоциации: 92) *Sagittarietum sagittifoliae*, 93) *Potameto-Sagittarietum sagittifoliae*, 94) *Butomo-Sagittarietum*

*sagittifoliae*, 95) *Heteroherboso-Sagittarietum sagittifoliae*.

35. Формация ежеголовника всплывшего - *Sparganietum emersi*.

Ассоциации: 96) *Sparganietum emersi*, 97) *Hydroherboso-Sparganietum emersi*.

36. Формация ежеголовника прямого - *Sparganietum erecti*.

Ассоциации: 98) *Sparganietum erecti*, 99) *Lemno-Sparganietum erecti*, 100) *Hydroherboso-Sparganietum erecti*, 101) *Agrostio stoloniferae-Sparganietum erecti*.

37. Формация хвоща приречного - *Equisetetum fluviatilis*.

Ассоциации: 102) *Equisetetum fluviatilis*, 103) *Hydroherboso-Equisetetum fluviatilis*, 104) *Heteroherboso-Equisetetum fluviatilis*.

7. Группа формаций высокотравных гелофитов - *Aquiherbosa helophyta procera*.

38. Формация камыша озерного - *Scirpetum lacustris*.

Ассоциации: 105) *Scirpetum lacustris*, 106) *Nuphareto-Scirpetum lacustris*, 107) *Heteroherboso-Scirpetum lacustris*.

39. Формация рогоза узколистного - *Typhetum angustifoliae*.

Ассоциации: 108) *Typhetum angustifoliae*, 109) *Lemno-Typhetum angustifoliae*, 110) *Ceratophyllo-Typhetum angustifoliae*, 111) *Stratioto-Typhetum angustifoliae*, 112) *Potameto-Typhetum angustifoliae*, 113) *Persicarieto amphibiae-Typhetum angustifoliae*, 114) *Nuphareto-Typhetum angustifoliae*, 115) *Sparganieto erecti-Typhetum angustifoliae*, 116) *Typhetum latifoliae-angustifoliae*, 117) *Scirpeto lacustris-Typhetum angustifoliae*, 118) *Glycerieto maximae-Typhetum angustifoliae*, 119) *Heteroherboso-Typhetum angustifoliae*.

40. Формация рогоза широколистного - *Typhetum latifoliae*.

Ассоциации: 120) *Typhetum latifoliae*, 121) *Heteroherboso-Typhetum latifoliae*.

41. Формация рогоза Лаксмана - *Typhetum laxmannii*.

Ассоциации: 122) *Typhetum laxmannii*, 123) *Cariceto acutae-Typhetum laxmannii*.

42. Формация манника большого - *Glycerietum maximae*.

Ассоциации: 124) *Glycerietum maximae*, 125) *Lemno trisulcae-Glycerietum maximae*, 126) *Equiseto fluviatilis-Glycerietum maximae*, 127) *Typheto latifoliae-Glycerietum maximae*.

43. Формация тростника южного - *Phragmitetum australis*.

Ассоциации: 128) *Phragmitetum australis*, 129) *Spirodelo-Phragmitetum australis*, 130) *Ceratophyllo-Phragmitetum australis*, 131) *Nuphareto-Phragmitetum australis*, 132) *Equiseto fluviatilis-Phragmitetum australis*, 133) *Scirpeto lacustris-Phragmitetum australis*, 134) *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis*.

III. Класс формаций. Гигрогелофитная растительность - *Aquiherbosa hygrophilophyta*.

44. Формация осоки острой - *Caricetum acutae*.

Ассоциации: 135) *Caricetum acutae*, 136) *Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae*.

45. Формация осоки пузырчатой - *Caricetum vesicariae*.

Ассоциация: 137) *Caricetum vesicariae heteroherbosa*.

46. Формация ситника болотного - *Eleocharietum palustris*.

Ассоциация: 138) *Eleocharietum palustris*.

47. Формация сабельника болотного - *Comareta palustris*.

Ассоциация: 139) *Comaretum palustris*.

48. Формация омежника водного - *Oenantheta aquatica*.

Ассоциация: 140) *Oenanthetum aquaticae*.

49. Формация жерушника земноводного - *Rorippeta amphibiae*.

Ассоциация: 141) *Rorippeta amphibiae*.

50. Формация полевицы побегообразующей - *Agrosteta stoloniferae*.

Ассоциация: 142) *Agrostetum stoloniferae*.

Таким образом, растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья описывается 142 ассоциациями, относящимися к 50 формациям. Наибольшим разнообразием выделяется настоящая водная растительность, представленная 86 ассоциациями (более 60 % от их общего числа), которые входят в 31 формацию, т.е. на одну формацию в среднем приходится около 2,8 ассоциаций. Воздушно-водная растительность характеризуется 48 ассоциациями 12-ти формаций (4 ассоциации на формацию); гидрогелофитная - всего 8 ассоциациями 7 формаций (1,1 ассоциации на формацию). Наиболее разнообразными в синтаксономическом отношении являются формации *Nupharcta luteae* и *Typheta angustifoliae* - соответственно 13 и 12 ассоциаций.

Этот цифровой материал подчеркивает вполне закономерное для растительного покрова водных экосистем лидерство по абсолютному числу синтаксонов настоящих водных растений и наибольшее разнообразие фитоценозов формаций, формируемых растениями переходных экотипов: гидрофитами с плавающими на воде листьями и гелофитами. Низкое разнообразие пограничных сообществ гидрогелофитов объясняется узостью границ их распространения, почти исключаяющих постоянное участие в таких ценозах гидрофитов.

## 4.2. Характеристика синтаксонов

Тип растительности. Водная растительность -

*Aquiphytosa*.

А. Группа классов и I. Класс формаций. Настоящая водная (гидрофитная) растительность - *Aquiphytosa genuina*.

1. Группа формаций макроводорослей и водных мхов -

*Aquiphytosa macroalgacea et muscosa*.

Сообщества этой группы формаций на условном профиле дна водоема занимают самые нижние отметки, то есть образуют наиболее глубоководный пояс ценозов макрофитов. Это относится к ценозам зеленых мхов (Priddle, Dartnall, 1978) и, в особенности, к сообществам харовых водорослей, которые в условиях отсутствия эвтрофирования водоема (Blindow, 1992a) могут быть встречены на глубине до 30-40 м (Голлербах, 1977). Вместе с тем как мхи, так и водоросли обычны и на небольших глубинах у

берегов. Последние способны активно заселять нарушенные пресноводные местообитания (Wade, 1990), поэтому они достаточно обильны на прудах (табл. 5). Но наиболее массового развития харовые водоросли достигают в условиях повышенной для высших растений глубины воды, неблагоприятного кислородного режима и мощных илистых отложений сметанообразной консистенции в их верхних слоях, где сосудистые растения укорениться не могут, что свидетельствует о пониженной конкурентной способности харовых по сравнению с другими водными макрофитами (Доброхотова, 1953).

### 1. Формация харовых водорослей - *Charophyteta*

Поскольку все сообщества харовых водорослей независимо от их родовой принадлежности в условиях водоемов Среднего Поволжья выглядят весьма сходно, считаю возможным объединить их в рамках одной формации с выше обозначенным названием. В условиях рек и водохранилищ значительных по площади сообществ с доминированием представителей *Charophyta* не отмечено. Обычно в них эти водоросли представлены небольшими чистыми зарослями, либо встречаются в качестве сопутствующих видов в сообществах различных погруженных гидрофитов, занимающих защищенные от течения и волнобой участки мелководий с заиленным дном. Иное дело старицы (особенно с выходами ключей), карстовые или осложненные карстом озера, а также пруды на небольших речках. В этих типах водных объектов нередко можно встретить обширные харовые поля. Наибольшим разнообразием и обилием обычно чистых зарослей различных видов родов *Chara*, *Nitella* и *Nitellopsis* (см. табл. 5) отличаются озера 2-го природного района и старицы входящих в него низовьев р. Иеть. К сожалению геоботанических описаний этой формации было сделано очень мало. На их основании выделено всего 8 ассоциаций: *Charetum asperae*, *Charetum fragilis*, *Charetum hispidae*, *Charetum tomentosae*, *Charetum vulgaris*, *Nitellopsidetum obtusa*, *Nitellum hyalinae*, *Nitelletum opaca*. Что явно не отражает всего их разнообразия в регионе. Описания первых 4 выполнены в карстовых озерах природного национального парка "Марий Чодра" (Марий Эл). При этом четвертая отмечалась гораздо чаще, чем первые три. Сообщества *Charetum vulgaris* описаны главным образом с территории Чувашии (8 и 10-й природные районы: небольшое придорожное озерко у с. Напольное, р. М. Цивиль, пруды в Красноармейском и Ядринском районах) и Татарстана (бочажок на р. Санарке в 10-м районе и пойменное озерко в 12-м природном районе). Сообщества *Nitellopsidetum obtusa*, *Nitellum hyalinae*, *Nitellum opaca* отмечены в старицах р. Иеть (2-й район), а ценозы 2-х последних, кроме этого, в прудах 14 и 15-го районов. Определение продукции этих сообществ не проводилось, но ее о уровне можно судить по данным А.Ф. Живогляд и Г.А. Кривоносова (1982) о биомассе зарослей харовых водорослей в низовьях дельты

Волги, которая варьировала в пределах от 30-60 до 100-200 ц/га в воздушно-сухом состоянии.

## 2. Формация фонтиналисы противопожарного - *Fontinalieta antipyreticae*.

Наиболее типичными местообитаниями сообществ единственной в этой формации ассоциации *Fontinalietum antipyreticae* являются речные перекаты с каменистым и песчано-каменистым дном. Встречаются эти сообщества по всей территории Среднего Поволжья, но наиболее характерны для рек, речек и ручьев лесного Заволжья. Ассоциация представлена 3 субассоциациями: 1) *Fontinalieta antipyreticae rigidum* (чистые заросли *Fontinalis antipyretica* с проективным покрытием от 10-20 % до 80-100 %), *F. a. Lemnosum trisulcae* (среди растений *F. antipyretica* в различном количестве присутствуют цепки листцов *Lemna trisulca*) и *F. a. myriophyllosum spicati* (в качестве примеси среди *F. antipyretica* попадаются побеги *Myriophyllum spicatum*; в данном случае, возможно, имеет место смена одного сообщества - урутьевого, другим - фонтиналис-вым). Если первые две субассоциации встречаются как на перекатах, так и в озерах и старицах, то последняя отмечена только на речных перекатах.

## 2. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды - *Aquiherbosa genuina demersa natans*.

Сообщества этой группы формаций, по-видимому, не имеют своего четко выделяющегося пояса. Но если это часть следующего пояса, то наиболее глубоководная ее часть, поскольку слагающие эти сообщества растения, не имея необходимости быть связанными с дном, могут наступать на заметно большие глубины, чем укореняющиеся гидрофиты и встречаются при глубинах до 3-3,5 м.

## 3. Формация ряски трехдольной - *Lemna trisulcae*.

Ассоциация *Lemnetum trisulcae*. Представлена двумя субассоциациями: *Lemnetum trisulcae typicum* и *L. t. spirodelosum*. Первая из них может быть подразделена на два варианта: речной и озерный. Чистые речные сообщества ряски трехдольной отмечены в р. Юшут и некоторых других более мелких притоках р. Илеть в пределах 2 и 3-го природных районов. Они небольшие по площади и имеют невысокое проективное покрытие (10-30 %). Встречаются на речных быстринах в условиях значительного течения, небольшой глубины (20-50 см) и песчаного грунта. Цепки листцов ряски прилегают ко дну или выются на течении, закрепленные (обычно занесенные песком) в верхней части цепки. Сырая биомасса таких сообществ не превышает 200 г/м<sup>2</sup>.

Озерный вариант *Lemnetum trisulcae typicum* изредка встречается по всей территории региона и особенно характерен для пойменных озер, а также для глухих заливов и протоков верховьев Куйбышевского и Икского отрога Нижнекамского водохранилища, где ценозы этого варианта иногда на больших площадях, при глубинах от несколь-

ких см до 1,5-2 м выстилают грубодетритное или сильно заиленное дно бывших стариц, залитых водохранилищными водами. В них часто в качестве примеси присутствуют другие виды гидрофитов: *Lemna minor* (проективное покрытие 0 - 10 %), *Ceratophyllum demersum* (0 - 10%), *Spirodela polyrhiza* (0 - 5 %), *Hydrocharis morsus-ranae* (0 - 5 %), *Myriophyllum verticillatum* (0-2 %), *Utricularia australis* (0 - +). Проективное покрытие ряски трехдольной в таких сообществах 90 - 100 %. Средняя сырая биомасса 1,7 (от 0,65 до 3,6) кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 71 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества 50 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 211 ккал/м<sup>2</sup>.

Субассоциация *L. t. spirodelosum* отмечена в тех же условиях, что и озерный вариант *L. t. typicum*, но при глубинах не более 80 см. Отличается наличием на поверхности воды покрова из *Spirodela polyrhiza* и *Lemna minor* с проективным покрытием в 60-100 % при 100-% покрытии ряски трехдольной, заполняющей всю или значительную часть водной толщи. В таких ценозах сырая биомасса может достигать 6,4 кг/м<sup>2</sup>, более 90 % которой дает их доминант, абсолютно сухая - 354 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 273 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1150 ккал/м<sup>2</sup>.

Средняя биомасса сообществ всей ассоциации в сыром веществе равна 1,9 кг/м<sup>2</sup>, в сухом - 105 г/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 81 г/м<sup>2</sup>, в валовой энергии - 341 ккал/м<sup>2</sup>.

## 4. Формация роголистника темно-зеленого - *Ceratophylleta demersi*.

Данная формация является одной из наиболее обычных в растительном покрове водоемов и водотоков, но особенно характерна она для плесов средних рек, стариц и заливов крупных водохранилищ. На Средней Волге представлена 4 ассоциациями.

Ассоциация *Ceratophylletum demersi*. В ее фитоценозах отмечено 18 видов макрофитов. Кроме доминанта - роголистника темно-зеленого, имеющего в среднем 90 % проективного покрытия (от 60 до 100 %), для ассоциации отмечено еще 17 видов. Из них наиболее часто встречаются *Lemna minor* (в 70 % случаев с проективным покрытием от + до 5 %) и *Spirodela polyrhiza* (встречаемость 40 %, проективное покрытие + - 6 %). Другие виды отмечены в каком-либо одном из описаний. Это *Lemna trisulca*, *Potamogeton berchtoldii* (по 5 % покрытия), *Potamogeton natans*, *P. perfoliatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Carex acuta*, *Rorippa amphibia* (по 2 %), *Utricularia vulgaris*, *Elodea canadensis*, *Sparganium erectum*, *Comarum palustre* (по 1 %), *Butomus umbellatus*, *Sparganium emersum* и *Agrostis stolonifera* (< 1 %). Причем приведенные в этом списке виды гигрогелофитов являются явно заходящими из соседних сообществ, характерных для теплых прибрежных стариц, озер и заливов водохранилищ.

Фитоценозы данной ассоциации отмечены при глубине от 10-20 до 320 см на побережьях всех типов водных объектов, имеющих самые разнообразные грунты. Они предпочитают стоячие, либо слабо проточные воды. По-

этому на реках очень часто встречается на плесовых глубоководных участках и заметно реже на участках со значительным течением. В последнем случае ценозы роголистника располагаются под прикрытием песчаных и каменистых кос, упавших в воду стволов деревьев, в небольших ямах и они имеют значительно меньшую продукцию, чем ценозы плесов (соответственно около 1,5 кг/м<sup>2</sup> и до 4-5,6 кг/м<sup>2</sup> в сыром весе).

Средняя биомасса сообществ ассоциации на 1 м<sup>2</sup> составляет 4,3 кг сырой, 0,22 кг - абсолютно сухой массы, 0,16 кг органического вещества и 674 ккал/м<sup>2</sup> энергии. В наиболее благоприятных условиях, когда роголистник имеет 100-% проективное покрытие и занимает весь столб воды при глубине около 1м показатели биомассы ценозов могут достигать соответственно величин: 5,6 кг/м<sup>2</sup>, 0,25 кг/м<sup>2</sup>, 0,19 кг/м<sup>2</sup> и 800 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Lemno-Ceratophylletum demersi*. Проективное покрытие роголистника 90 - 100 %, ряски трехдольной - около 65 % (от 30 до 95 %), ряски маленькой - около 30 (0-90) %, многокоренника - около 20 (0 - 70) %. Участие 15 других видов незначительно и носит случайный характер. Сообщества ассоциации отмечены при глубине от 5 - 10 до 120 см, преимущественно на илистых, реже на иных грунтах заливов и протоков Свияжского отрога Куйбышевского водохранилища (10-й природный район) и на многих озерах и речных старицах 2-го района. Очевидно на Средней Волге распространение этой ассоциации гораздо шире. Сырая биомасса ее сообществ колеблется в пределах 1,5 - 4,8 кг/м<sup>2</sup>, а средняя равна 4 кг/м<sup>2</sup>. Средний абсолютно сухой вес составляет 232 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 182 г/м<sup>2</sup>, запас валовой энергии вещества - 766 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Hydrocharito-Ceratophylletum demersi*. Встречается заметно реже, чем две предыдущие. Описания сообществ этой ассоциации имеются лишь с ряда глубоководных плесов р. Сок (14-й природный район) и р. Б. Кокшаги в границах 1-го района, а также с одной из стариц р. Илеть в пределах 3-го района. Для подобных фитоценозов характерно наличие двух четко выраженных ярусов: доминирующего яруса роголистника со средним проективным покрытием 98 (90-100 %) и содоминирующего яруса водокраса обыкновенного (47 %, 5-90 %) с многокоренником обыкновенным и ряской маленькой (среднее проективное покрытие соответственно 31 и 16 %, лимиты - 2-60 % и 1-40 %). Всего в фитоценозах ассоциации отмечено 12 видов макрофитов. Это наиболее высокопродуктивная ассоциация роголистника, характерная прежде всего для средних рек, имеющих обширные глубоководные плесы. Средняя надземная биомасса ее сообществ в сыром виде равна 7,9 кг/м<sup>2</sup>, в абсолютно сухом - 0,4 кг/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 0,33 кг/м<sup>2</sup>, в энергетическом эквиваленте - 1390 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Hydroherboso-Ceratophylletum demersi*.

Возможно это сборный синтаксон и каждая из ниже приведенных субассоциаций в действительности имеет более высокий ранг. Но все описания сообществ, по которым выделена данная ассоциация выполнены в пределах мелководных заливов Свияжского отрога Куйбышевского водохранилища и в других местах региона подобные сообщества не отмечались. Эти заливы возникли на месте затопленных пойменных осоковых болот и стариц. Дно их сильно заиленное и имеет большое количество не разложившихся остатков макрофитов в верхнем слое донных осадков. В этих условиях встречены следующие субассоциации: 1) *Hydroherboso-Ceratophylletum demersi utriculosum*, 2) Н.-С. d. *myriophyllosum*, 3) Н.-С. d. *batrachiosum*, 4) Н.-С. d. *potametosum pectinati* и 5) С. d. *potametosum berchtoldii*.

Первая из них занимает наиболее глухие, самые топкие места заливов с глубиной воды 30-40 см. Проективное покрытие роголистника в ценозах этой субассоциации 90 %, пузырчатки обыкновенной в среднем 50 % (от 10 до 90 %), ряски маленькой, ряски трехдольной и многокоренника - от 5 - 10 до 40 - 70 %. Кроме этого в отдельных описаниях таких сообществ отмечены *Potamogeton compressus* (10 %), *P. acutifolius* (+), *Utricularia australis* (5 %), *Sagittaria sagittifolia* (1 %), *Typha angustifolia* (+).

Вторая тяготеет к центральным частям вершин заливов с глубиной до 120 см и ямовидным углублением среди мелководных разливов. В описании подобного сообщества вошли *Ceratophyllum demersum* - 95 %, *Myriophyllum verticillatum* - 30 %, *Lemna minor* - 40 %, *L. trisulca* - 10 %, *Spirodela polyrhiza* - 10 %, *Utricularia vulgaris* - 5 %, *Glyceria maxima* - 5 %.

Третья субассоциация, Н.-С. d. *batrachiosum*, связана с более открытыми мелководьями заливов и глубиной воды 40-60 см. В описании относящегося к ней фитоценоза значатся *Ceratophyllum demersum* - 80 %, *Batrachium circinatum* - 30 %, *Elodea canadensis* - 20 %, *Spirodela polyrhiza* - 60 %, *Lemna trisulca* - 60 %, *L. minor* - 40 %.

Четвертая, Н.-С. d. *potametosum pectinati*, также встречается в открытых частях заливов, но при глубине 10-40 см и на менее заиленных грунтах, чем все другие. Для нее отмечены *Ceratophyllum demersum* - 60 %, *Potamogeton pectinatus* - 20 %, *P. trichoides* - 10 %, *P. biflorus* - 5 %, *Lemna trisulca* - 30 %, *L. minor* - 10 %, *Spirodela polyrhiza* - 20 %, *Oenanthe aquatica* - 5 %, *Rorippa amphibia* - 5 %.

Пятая, С. d. *potametosum berchtoldii*, отмечена для довольно обширных оков среди полей манника большого на торфяно-илистом грунте при глубине 20-40 см (в отдельные годы до 60-80 см). Это сообщество наблюдалось на протяжении более 10 лет и почти каждый год в нем делалось описание. Это позволило обнаружить значительные флуктуации доли участия слагающих его видов. Постоянно в нем присутствовали *Ceratophyllum demersum* - в среднем 55 % проективного покрытия (от 5 до 100 %), *Potamogeton berchtoldii* - 50 (10-90) %, *P. lucens* - 4 (+ -

30) %, *Utricularia vulgaris* - 1 (+ - 5) %, *Lemna trisulca* - 7 (1-60) %, *L. minor* - 5 (+ - 40) %, *Spirodela polyrhiza* - + - 1 %, кроме этого однажды, в тот или иной год, появлялись *Myriophyllum verticillatum* - 10 %, *Batrachium trichophyllum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Rorippa amphibia* (все единично). Чаше всего явно доминировал роголистник, но в 1978 и 1985 гг., которые характеризовались многоводностью и следовали за годами маловодными, лидерство захватывал рдест Берхгольда (судя по всему, именно такой режим водного уровня по годам вызывает вспышку развития данного вида рдестов). Однако и в эти годы доля сырой фитомассы рдеста была меньше, чем роголистника (соответственно 0,75 и 1,3 кг/м<sup>2</sup>) (другие растения в это время давали 0,15 кг/м<sup>2</sup>).

Средняя надземная биомасса фитоценозов всей ассоциации в сыром весе 4 кг/м<sup>2</sup>, в абсолютно-сухом - 214 г/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 164 г/м<sup>2</sup>, в энергетическом эквиваленте - 692 ккал/м<sup>2</sup>, то есть, это наименее продуктивная ассоциация в формации.

#### 5. Формация пузырчатки обыкновенной - *Utricularieta vulgaris*.

Сообщества формации характерны для небольших водоемов или заливов крупных водоемов, находящихся в стадии заболачивания или имеющих в прибрежье на дне торфяные отложения, либо мощные отложения ила с жидкой консистенцией его верхнего слоя. Представлена 2 ассоциациями.

Ассоциация *Utricularietum vulgaris*. Характерна для провалных озер 2-го природного района, где встречается на узкоприбрежных мелководных с быстро нарастающей глубиной. Обычно это чистые сообщества с проективным покрытием 20-80 % из редко расположенных, но сильно разветвленных у поверхности воды растений, поднимающихся с глубины до 3 м. Иногда среди побегов пузырчатки встречаются листецы ряски трехдольной. Нередки такие сообщества и в небольших водоемах с торфянистым дном. Продуктивность их не высокая.

Ассоциация *Lemno-Utricularietum vulgaris*. Наиболее широко распространенная ассоциация данной формации. Кроме пузырчатки обыкновенной, имеющей проективное покрытие от 10 до 100 %, и трех видов рясковых (*Lemna trisulca*, *L. minor*, *Spirodela polyrhiza*), проективное покрытие которых 70 - 100 %, в этих сообществах других видов макрофитов обычно нет. Но в одной из стариц р. Илеть сделано описание рясково-пузырчаткового сообщества с большой (до 30 - 60 % проективного покрытия в отдельных пятнах) долей участия водокраса обыкновенного. Оно, очевидно, может быть выделено в субассоциацию *Lemno-Utricularietum vulgaris hydrochariosum*, тогда как прочие сообщества ассоциации - в субассоциацию *L.-U. v. typicum*.

Биомасса сообществ ассоциации в среднем равна 6,3 кг/м<sup>2</sup> в сыром весе (от 2,3 до 10,2 кг/м<sup>2</sup>), в абсолютно сухом - 256 (93 - 414) г/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 201 (73 - 325) г/м<sup>2</sup>, в валовой энергии - 850 (310 - 1370) ккал/м<sup>2</sup>.

### 3. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов - *Aquiherbosa genuina submersa radicans*.

Основная группа формаций гидрофитов по распространению, разнообразию и роли в сложении гидрофитной растительности. На условном профиле дна водоема она образует хорошо выраженную зону растительности между зоной глубоководных харовых водорослей и мхов и зоной укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями. Ее сообщества встречаются при глубинах от 10-20 см до 2 - 2,5 м, иногда - до 5 - 6 м (Bermantowicz et al., 1968), а в редких случаях - до 8 - 12 м (Лепилова, 1933; Зуева, 1987).

#### 6. Формация рдеста блестящего - *Potameia lucentis*

Сообщества формации широко распространены по всей территории региона. Они встречаются на илистых, торфяно-илистых, песчано-илистых и песчаных грунтах при глубинах от 0 до 3 - 3,5 м в самых разных типах водоемов и водотоков (не отмечены лишь в ручьях и клочках). Но тяготеют к глубинам 80 - 160 см, поэтому особенно разнообразны и обильны они на плесах средних рек (прежде всего таких как Б. Кокшага, Сок и Ток, где преобладает настоящая водная растительность), в наиболее крупных речных старицах, в богатых водной растительностью озерах и в различных биотопах крупных водохранилищ. В формации 5 ассоциаций.

Ассоциация *Potametum lucentis*. Является самой широко распространенной в формации. Особенно она характерна для рек, на которых другие типы ценозов с доминированием рдеста блестящего встречаются редко. Ассоциация может быть разделена на глубоководный и мелководный варианты. Сообщества первого занимают биотопы с глубиной воды 1,5 - 3,5 м, имеют проективное покрытие 70 - 100 % и сложены одним лишь рдестом без каких-либо сопутствующих видов. Средняя биомасса речных сообществ ассоциации глубоководного варианта в сыром виде равна 7,5 кг/м<sup>2</sup> (от 0,9 до 11,2 кг/м<sup>2</sup>), в абсолютно сухом - 1,2 кг/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 0,89 кг/м<sup>2</sup>, в валовой энергии вещества - 3750 ккал/м<sup>2</sup>.

Мелководный вариант сообществ этой ассоциации обычен при глубинах меньше 1 м, для него характерен более широкий размах варьирования проективного покрытия (20 - 100 %) и присутствие в ценозах единичных экземпляров 2 - 6 сопутствующих видов. В числе последних значатся рясковые, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nuphar lutea*, *Persicaria amphibium*, *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*. Средняя биомасса сообществ этого варианта, определенная в условиях мелководный Куйбышевского водохранилища, в сыром виде равна 5,4 кг/м<sup>2</sup> (от 0,4 до 7,2 кг/м<sup>2</sup>), в абсолютно сухом - 0,6 кг/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 0,44 кг/м<sup>2</sup>, в валовой энергии - 1860 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Lemno-Potametum lucentis*. Сообщества подобного типа характерны для стариц и глухих заливов

озер и водохранилищ с сильно заиленным дном и глубиной воды от 40 - 60 до 150 см; менее свойственны для рек. В них вместе с *Potamogeton lucens* (80 - 100 % покрытия) постоянно присутствуют рясковые (*Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*) (покрытие 20 - 40 %, суммарно - до 60-80 %); иногда в них единично встречаются *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Ceratophyllum demersum*, *Hippuris vulgaris*. Средняя сырая биомасса надземных органов растений в фитоценозах ассоциации 4,0 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 416 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 311 г/м<sup>2</sup>, валовой энергии - 1310 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Ceratophyllo-Potametum lucentis*. Встречается гораздо шире предыдущей и особенно часто в старицах, озерах и водохранилищах в условиях различных грунтов, при глубине до 1 - 1,5 м, нередко на открытых, незащищенных от волнобоя побережьях. Проективное покрытие рдеста 15 - 90 %, роголистника темно-зеленого - 5 - 60 %. Среди других видов с постоянством до 70 % и проективным покрытием + - 60 % встречаются рясковые, в 30 % случаев (обычно в закрытых заливах или в прудах) отмечается *Potamogeton berchtoldii* (15 - 30 %). Растения прочих видов (*Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia vulgaris*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*) единичны и встречаются редко. Продуктивность таких фитоценозов наиболее низкая в формации: надземная биомасса в сыром виде в среднем равна 2,25 кг/м<sup>2</sup>, в абсолютно сухом - 190 г/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 143 г/м<sup>2</sup>, в валовой энергии вещества - 600 ккал/м<sup>2</sup>.

По-видимому, в данной ассоциации необходимо рассматривать 2 субассоциации: С.-Р. I. *typicum*, куда войдут сообщества без *P. berchtoldii*, отмечаемые во всех биотопах, свойственных данной ассоциации, и С.-Р. I. *potametosi berchtoldii*, встречающейся по мелководным небольшим водоемам и заливам, в которых хорошо себя чувствует рдест Берхтольда.

Ассоциация *Charophyto-Potametum lucentis*. Встречена лишь однажды на карстовом оз. Кужьер в ГПНП "Марий Чодра" (2-й природный район), где на значительном протяжении тянулась вдоль берега при глубине от 40 см до 2,5 м. Проективное покрытие рдеста 40-80 %, харовых водорослей - около 100 %. Кроме этого в сообществе в незначительном количестве присутствовали рясковые. Биомасса фитоценоза не определялась.

Ассоциация *Agrostio stoloniferae-Potametum lucentis*. Это переходной тип сообществ, встречаемый в условиях водоемов с переменным уровнем наполнения по годам. Они наблюдаются на мелководьях Куйбышевского водохранилища, когда после ряда многолетних лет наступает маловодный период и сообщества обсыхающих мелководий начинают наступать на ценозы некогда достаточно глубоководных мест. Подобное сообщество отмечено и на песчаной отмели р. Рутки в Марий Эл (крайний запад 2-го природного района). Для таких сообществ характерен не

очень густой (40 - 60 %) покров рдеста блестящего, обилие рясковых (*Lemna trisulca* - 60 - 90 %, *L. minor* - + - 70 %, *Spirodela polyrhiza* - 0 - 20 %) и высокая доля участия гигрогелофитов *Agrostis stolonifera* (10 - 80 %) и *Rorippa amphibia* (2 - 30 %) при заметном разнообразии, но малом обилии других прибрежно-водных и береговых растений (*Aisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Carex acuta*, *Phalaroides arundinacea*). Продуктивность таких сообществ может быть достаточно высокой (сырая надземная биомасса от 2,5 до 5,6 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - до 1,1 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - до 1,0 кг/м<sup>2</sup>, запас валовой энергии - до 4220 ккал/м<sup>2</sup>) и заметный вклад в нее дают гигрогелофиты, что особенно проявляется при подсчете валовой энергии вещества - в ней доля этой группы макрофитов более 40 % (тогда как в сырой биомассе - около 10 %).

#### 7. Формации рдеста длиннейшего - *Potameta praelongi*.

Редкая формация, имеющая наиболее заметное распространение лишь на некоторых карстовых озерах 2-го природного района, где было описано 2 относящихся к ней ассоциации: *Potametum praelongi* и *Charophyllo-Potametum praelongi*. Наиболее крупные сообщества первой из них, представляющих собой чистые заросли рдеста длиннейшего с проективным покрытием 40 - 70 %, отмечены на оз. Соленом и оз. Паленом (бассейн р. Б. Кокшаги) при глубине 1,5 - 2,5 м. Небольшие, узкоприбрежные ценозы этой ассоциации в условиях такой же глубины встречены также на некоторых озерах Керебелякского лесничества ГПНП "Марий Чодра". На одном из этих последних озер (оз. Кужьер) отмечено одно обширное и несколько небольших сообществ рдеста длиннейшего (проективное покрытие около 60 %) с харовыми водорослями, сплошным ковром покрывающими сильно илистое дно на глубине 2 - 3 м. Других видов макрофитов в этом, представляющем вторую ассоциацию фитоценозе замечено не было.

#### 8. Формация рдеста Бабингтона - *Potameta babingtonii*

Ассоциация *Potametum babingtonii*. Редко встречаемый гибридный *Potamogeton* x *babingtonii* чаще всего изолированно растет небольшими клонами на слабо заросших участках дна озер и рек. Но на оз. Яльчик, в маленьком озере на его берегу и в русле р. Илеть в ее нижнем течении (восток 2-го природного района) чистые или с редкой примесью рясковых сообщества этого рдеста с проективным покрытием 40-90 % занимают обширные площади в условиях песчаного и песчано-илистого грунта при глубине воды 40-180 см.

#### 9. Формация рдеста пронзеннолистного - *Potameta perfoliata*

Фитоценозы данной формации по частоте встречаемости, широте распространения, спектру занимаемых глубин и разнообразию грунтов под ними сходны с сообществами предыдущей формации. Однако в целом они тяготеют к более мелководным участкам акваторий и, в

отличии от сообществ рдеста блестящего, весьма нередки в условиях речных перекатов. Образуют 6 ассоциаций, одна из которых типично перекатная и три других имеют варианты, характерные для перекатов.

Ассоциация *Potametum perfoliati*. Встречается в самых различных типах водоемов и водотоков, на разных грунтах, при глубине от 0 до 2 м, в условиях как стоячей, так и быстро текущей воды. Представлена перекатным вариантом чистых сообществ рдеста пронзеннолистного, занимающих песчано-каменистые перекаты и стремнины с песчаным дном, и вариантом сообществ почти чистых, характерных для слаботекущих и стоячих вод, в которых помимо *Potamogeton perfoliatus* (проективное покрытие чаще всего 80-90%) в единичных экземплярах или с покрытием 10 и менее % обычно встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza*, *Lemna minor*, *L. trisulca* и изредка другие виды макрофитов. Средняя надземная биомасса сообществ ассоциации в сыром виде равна 4,0 кг/м<sup>2</sup>, максимальная, отмеченная для чистого фитоценоза с проективным покрытием 95 % (р. Б. Кокшага, песчаный перекат с глубиной 40 см), - 4,9 кг/м<sup>2</sup>; в абсолютно сухом виде она равна 432 г/м<sup>2</sup> (максимальная - 830 г/м<sup>2</sup>), в органическом веществе - 340 г/м<sup>2</sup> (700 г/м<sup>2</sup>), в валовой энергии - 1435 ккал/м<sup>2</sup> (2950 ккал/м<sup>2</sup>).

Ассоциация *Lemno-Potametum perfoliati*. Сообщества с малопродуктивным ярусом свободно плавающих на поверхности воды *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, а также иногда с небольшим количеством *Hydrocharis morsus-ranae*, сочетаются с доминирующим ярусом рдеста пронзеннолистного, имеющего проективное покрытие 60-80 %. Они в виде узких прибрежных полос встречаются на реках и озерах; более обширные их площади характерны для молодых стариц, прудов и заливов водохранилищ. Приурочены к небольшим глубинам (обычно до 40 см) и бедным песчаным, суглинистым или слабо заиленным грунтам. Продукция таких сообществ не высокая, примерно в половину меньшая, чем у ценозов предыдущей ассоциации.

Ассоциация *Ceratophyllo-Potametum perfoliati*. Характерна для заливов водохранилищ и для зарастающих стариц. Ее сообщества наиболее часто встречаются при глубине 40-80 см на илистом или песчано-илистом грунте. Они обычно имеют высокие величины проективного покрытия не только доминирующего рдеста пронзеннолистного (60-95 %), но и роголистника темно-зеленого (30-70 %). Кроме этого, в них нередко бывают обильны рясковые и в небольших количествах могут присутствовать *Batrachium circinatum*, *B. divaricatum*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Salvinia natans*, а также единичные экземпляры *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Typha angustifolia*. Но состав конкретных сообществ чаще всего представлен 4 - 8 видами. Сырая надземная биомасса ценозов ассоциации в среднем равна 3,5

кг/м<sup>2</sup> и может достигать 5,2 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - соответственно 616 и 925 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 520 и 780 г/м<sup>2</sup>, валовой запас энергии - 2200 и 3300 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Myriophyllo spicati-Potametum perfoliati*. Ее сообщества изредка встречаются на песчано-каменистых перекатах средних рек лесного, лесостепного и степного Заволжья: Б. Кокшага, Илети, Б. Черемшане, Соке, Б. Кинеле, Токе. В них доминирует (40-60 % проективного покрытия) *Potamogeton perfoliatus*, содоминирует (10 - 30 %) - *Myriophyllum spicatum*. Нередко в них с проективным покрытием до 10 - 20 % присутствуют *Potamogeton pectinatus* и (либо) *Batrachium divaricatum*. Продуктивность этих сообществ не определялась.

Ассоциация *Potametum lucentis-perfoliati*. Это главным образом речной синтаксон, встречаемый как на плесах, так и на перекатных участках средних рек по всей территории региона. Но нередок он и в протоках водохранилищ и на их обширных заостровных мелководьях с песчаным и песчано-илистым дном при глубине 40 - 60 (до 120) см. В сообществах ассоциации доминирует *Potamogeton perfoliatus* (около 80 % проективного покрытия) и в значительном количестве (около 20 %) присутствует *P. lucens*. При слабом течении или в отсутствии его, в ценозах в небольшом количестве могут присутствовать рясковые и роголистник темно-зеленый. Иногда в них развиваются отдельные экземпляры *Butomus umbellatus* и *Sparganium erectum*. Сырая биомасса в одном из таких сообществ (р. Б. Кокшага, участок русла со спокойным течением, глубина 20 - 40 см, дно песчаное с наилком) была равна 5,6 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,0 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 860 г/м<sup>2</sup>, запас валовой энергии - 3630 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Potametum pectinati-perfoliati*. Более обычна по сравнению с предыдущей, поскольку часто встречается не только на плесах и перекатах рек, но и в прудах, у открытых берегов озер и водохранилищ. Ее сообщества чаще всего располагаются на не заиленных или слабо заиленных грунтах в интервале глубин от 10-20 до 40 см. Но на р. Ток (северо-запад Оренбургской обл.) она отмечена на песчано-каменистом перекате при глубине 115 см. Чаще всего эти сообщества 2-видовые (70 - 100 % покрытия у *Potamogeton perfoliatus* и 30 - 60 % - у *P. pectinatus*). Реже к этим растениям в небольших количествах примешивается *Lemna minor*, единичные экземпляры *Butomus umbellatus* и *Sparganium emersum*. Ценозы ассоциации обычно небольшие по площади, но высокопродуктивные: их надземная сырая биомасса достигает 8,8 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,4 кг/м<sup>2</sup>, запасы органического вещества - 1,18 кг/м<sup>2</sup>, запасы валовой энергии - почти 5000 ккал/м<sup>2</sup>. То есть, это самая продуктивная ассоциация в формации, хотя занимает она кажется не самые лучшие для развития водной растительности местообитания.

10. Формация рдеста курчавого - *Potameta crispi*.

Ассоциация *Potametum crispi*. Наиболее характерна

для средних рек региона, на мелководных участках которых в условиях песчаных и песчано-илистых грунтов и заметного течения изредка встречаются пятна небольших чистых ценозов *Potamogeton crispus*. Средняя их биомасса в сыром виде равна 6,75 (от 2,5 до 11,25) кг/м<sup>2</sup>, в абсолютно сухом - 1,25 кг/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 1,03 кг/м<sup>2</sup>, в энергетическом эквиваленте - 4340 ккал/м<sup>2</sup>.

### 11. Формация рдеста гребенчатого

#### - *Potamogeton pectinatus*

Рдест гребенчатый, как отмечал еще G. Wiegand (1981), с равным успехом активно образует сообщества как в водотоках при достаточно высоких скоростях течения, так и в разнообразных проточных и непроточных водоемах. Чаще всего он формирует чистые или почти чистые сообщества на бедных песчаных и суглинистых грунтах при глубине воды до 40 см, хотя может быть найден и при 2-метровой глубине. Особенно плотные, высокопродуктивные его заросли встречаются у мест сброса в реки бытовых сточных вод. Из чего можно сделать вывод о низкой конкурентной способности этого рдеста. Именно поэтому он чаще всего встречается в виде чистых, а не смешанных сообществ, является самым массовым рдестом в волнобойной зоне у открытых берегов озер и водохранилищ, на песчаных отмелях и перекатах быстро текущих рек, в молодых прудах. Но рдест гребенчатый не избегает и мелководных заливов с сильно заиленным дном. Отмечено 3 его ассоциации.

Ассоциация *Potamogeton pectinatus*. Самая обычная и широко распространенная. Сообщества ее обычно одно-видовые, плотные (90-100 % проективного покрытия), чаще небольшие по площади, но иногда, на мелководных песчаных отмелях и в молодых плоскостных прудах, в колониях, они образуют обширные рдестовые поля. В защищенных от волнобоя местах к рдесту в незначительных количествах начинают примешиваться рясковые и другие макрофиты (*Persicaria amphibia*, *Butomus umbellatus*, *Rorippa amphibia*, *Carex acuta*), постепенно трансформируя сообщество в другое, принадлежащее следующей ассоциации. Средняя надземная биомасса ценозов *Potamogeton pectinatus* в сыром виде равна 2,1 (от 1,2 до 3,75) кг/м<sup>2</sup>, в абсолютно сухом - 258 г/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 207 г/м<sup>2</sup>, в энергетическом эквиваленте - 874 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Lemno-Potamogeton pectinatus*. Иногда встречается в старицах, прудах, небольших заливах водохранилищ, в речных занозах на песчано-илистых или слабо заиленных грунтах при глубине до 1 м. В составе сообществ, помимо рдеста гребенчатого, имеющего проективное покрытие в среднем около 85 %, обычны *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna minor* и *L. trisulca* (покрытие каждого из этих видов от 10 до 50 %) и в небольших количествах могут присутствовать другие макрофиты (в описаниях отмечены *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Salvinia natans*, *Phalaroides arundinacea*). Сырая надзем-

ная биомасса сообществ ассоциации 2,1 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 148 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 142 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 600 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Potamogeton compressi-pectinatus*. Редкое сообщество явно переходного типа было описано на р. Б. Кокшаге у г. Санчурска (1-й природный район). Фитоценоз располагался крупным пятном в десятиметровой прибрежной зоне при глубине до 80 см, на илистом грунте, в отсутствии течения. В него входило 12 видов макрофитов, половина из которых имела высокие величины проективного покрытия: *Potamogeton pectinatus* - 80 %, *P. compressus* - 70 %, *P. perfoliatus* - 30 %, *P. crispus* - +, *Elodea canadensis* - 50 %, *Ceratophyllum demersum* - 3 %, *Spirodela polyrrhiza* - 60 %, *Lemna minor* - 10 %, *L. trisulca* - 1 %, *Sagittaria sagittifolia* - 15 %, *Butomus umbellatus* - 2 %, *Sparganium angustifolium* - 1 %. Сырая надземная биомасса этого сообщества была равна 8,75 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,06 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 910 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3850 ккал/м<sup>2</sup>. Данный ценоз возник после образования песчаной косы, отделившей часть русла реки с чистым сообществом рдеста гребенчатого от основного потока воды. Образовавшаяся заноза служит (или служила) ловушкой для зачатков растений и ила, поэтому быстро (за 2-3) года появилось это сложное сообщество, которое очевидно в скором времени трансформируется либо в элоидный, либо в стрелолистный ценоз.

### 12. Формация мелколистных рдестов

#### - *Potamogeton pusillus*

К данной формации считаю возможным отнести все сообщества близких к *Potamogeton pusillus* видов: *P. berchtoldii*, *P. lacunatus*, *P. panormitanus*, *P. pusillus*, *P. trichoides*, *P. frisii*. Все они образуют чистые или почти чистые сообщества, которые могут быть отнесены к ассоциациям: *Potamogeton berchtoldii*, *Potamogeton pusillus*, *Potamogeton trichoides*, *Potamogeton frisii*, *Potamogeton lacunatus*, *Potamogeton panormitanus*. Наиболее часто встречаются первые 4 (особенно первые 3) из них, особенно характерные для небольших озерков, лесных ям с водой, залитых понижений, прудов и мелких плесов малых рек и речек, нередко они в небольших эфемерных старицах и в почти отделенных от основной акватории небольших заливах водохранилищ. Распространены при глубинах до 1 м на заиленных суглинистых и торфяно-илистых грунтах небольшими, но густыми пятнами, либо обширными моноценозами, выстилающими дно водоема. Гораздо реже отмечаются сообщества двух других видов этой группы. Так, небольшие ценозы *Potamogeton lacunatus* были отмечены лишь на территории Чувашии в ручье по оврагу и в лесной низине, залитой болотными (цветными) водами. Ценозы *Potamogeton panormitanus* встречены также в Чувашии: в рр. Сорме, Б. Цивиле, М. Цивиле, Кубне и в 3-х прудах этой территории. Биомасса сообществ не определялась.

### 13. Формация рдеста остролистного

- *Potameta acutifolia*.

Все виденные мною сообщества редкого на Средней Волге рдеста остролистного (мелководные заливы Куйбышевского водохранилища во 2, 10 и 12-м природных районах) можно отнести к одной ассоциации *Lemno-Potametum acutifolii* с 2 субассоциациями: *Lemno-Potametum acutifolii typicum* (2 и 12-й районы) и *L.-P. a. utriculosum*. Для первой характерно сочетание рдеста (проективное покрытие 60 - 90 %) с рясковыми, общее проективное покрытие которых колеблется от 10-20 до 60-80 %. Для второй - заметное участие в сообществе *Utricularia vulgaris*. Фитоценоз последней, описанный в одном из заливов Свияжского отрога водохранилища (глубина 80 см, грунт торфяно-илистый) имел следующий состав: *Potamogeton acutifolius* - 90 %, *Utricularia vulgaris* - 20 %, *Spirodela polyrhiza* - 70 %, *Lemna trisulca* - 60 %, *L. minor* - 10 %, *Glyceria maxima* - +. Сырая фитомасса этого сообщества была равна 1,4 кг/м<sup>2</sup> (0,8 - рдест, 0,4 - рясковые и 0,2 - пузырчатка), абсолютно сухая биомасса - 200 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 160 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 675 ккал/м<sup>2</sup>.

14. Формация урути мутноватой - *Myriophylletum verticillati*

Ассоциация *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*. Распространена по заливам водохранилищ, по старицам и озерам в условиях илистого и торфяно-илистого грунта при глубине 30-80 см. Представлена двумя субассоциациями: *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati utriculosum* и *H.-M. v. potametosum*. Видовой состав первой: *Myriophyllum verticillatum* - 60 (30 - 80) %, *Utricularia vulgaris* - 35 (30 - 40) %, *Spirodela polyrhiza* - 40 (30 - 50) %, *Lemna trisulca* - 45 (40 - 50) %, *L. minor* - 20 (10 - 30) %, *Potamogeton lucens* - 5 %, *P. friesii* - 0-15 %, *P. compressus* - 0 - 5 %, *Ceratophyllum demersum* - 0 - 10 %, *Persicaria amphibia* - 0 - 5 %, *Sparganium emersum* - 0 - 5 %, *Hydrocharis morsus-ranae* - 0 - +. Видовой состав второй: *Myriophyllum verticillatum* - 50 %, *Potamogeton berchtoldii* - 40 %, *P. lucens* - 30 %, *Spirodela polyrhiza* - 30 %, *Lemna trisulca* - 40 %, *L. minor* - 10 %.

Средняя сырая надземная биомасса таких фитоценозов равна 5,3 кг/м<sup>2</sup> (от 2,6 до 9,55 кг/м<sup>2</sup>), при этом биомасса урути составляла 3,7 (от 1,0 до 7,5) кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 430 (210 - 770) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 345 (170 - 620) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1460 (710 - 2620) ккал/м<sup>2</sup>.

15. Формация урути колосистой - *Myriophylletum spicati*

Имеет более широкое распространение нежели предыдущая. Ее сообщества встречаются в озерах, на мелководьях водохранилищ, в прудах, но особенно они характерны для средних рек и их стариц. Представлена 3 ассоциациями.

Ассоциация *Myriophylletum spicati*. Весьма характерна для перекаатов средних рек лесостепных районов региона: Тока, Сока, Б. Кинеля, Б. Черемшана, Свияги. Обычно она представлена высокопродуктивными сообще-

ствами чистой или почти чистой урути колосистой со 100- % проективным покрытием. Сырая надземная биомасса таких сообществ 9,6 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,1 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 965 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4070 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Spirodela-Myriophylletum spicati*. Обычная для плесов приведенных выше рек, для стариц и озер, отмечена на мелководьях водохранилищ и в прудах. Встречается преимущественно на песчано-илистых грунтах при глубине 30-60 см. В ценозах помимо урути колосистой (проективное покрытие 90-100 %), присутствуют рясковые, из которых наиболее обильным бывает многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza* - 5-30 %, *Lemna minor* - +, *L. trisulca* - 0 - +), во всех описаниях был также отмечен водокрас (*Hydrocharis morsus-ranae* - + - 40 %). Средняя сырая надземная биомасса этих фитоценозов 8,6 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 920 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 800 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3390 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Charophyto-Myriophylletum spicati*. Отмечена для оз. Конан-Ер и некоторых стариц в низовьях р. Илеть в условиях сильно заиленного грунта при глубине 80-150 см. Состав описанного сообщества: *Myriophyllum spicatum* - 60 %, *Chara* sp. - 95 %, *Ceratophyllum demersum* - 20 %, *Lemna trisulca* - 40 %, *L. minor* - 10 %, *Spirodela polyrhiza* - 2 %. Его биомасса не определялась.

16. Формация шелковников - *Batrachietum*

Объединяет фитоценозы, в которых доминируют близкие по морфологии и сходные по экологии виды рода шелковник: *Batrachium circinatum*, *B. divaricatum*, *B. kauffmannii*, *B. trichophyllum*.

Ассоциация *Myriophyllo spicati-Batrachietum circinati*. Отмечена для плесовых участков р. Б. Кокшаги в условиях незначительного течения, песчано-илистого грунта, при глубине воды до 1 м. Состав описанного сообщества: *Batrachium circinatum* - 80 %, *Myriophyllum spicatum* - 70 %, *Sagittaria sagittifolia* - 5 %, *Nuphar lutea* - 1 %, *Elodea canadensis* - 1 %, *Potamogeton crispus* - +, *Lemna trisulca* - +, *L. minor* - +, *Spirodela polyrhiza* - +. Сырая надземная биомасса ценоза 9,0 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,3 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,1 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4660 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Lemno-Batrachietum divaricati*. Широко распространена. Обычно встречается узкими прибрежными сообществами при глубине до 40 см, на песчано-илистых грунтах рек, озер, водохранилищ; реже в прудах и старицах. На малых реках может занимать едва покрываемые водой и обсыхающие осередыши среди перекаатов. Помимо *Batrachium divaricatum*, имеющим проективное покрытие от 30 до 100 %, в сообществах присутствуют рясковые в том или ином сочетании видов при общем их покрытии 20-60 %. В них могут также входить в небольших количествах (10 и менее %) *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Potamogeton perfoliatus*.

Ассоциация *Batrachietum kauffmannii*. Изредка встре-

чается на малых, быстро текущих реках 1, 2 и 13-го природных районов. Обычно небольшие чистые сообщества *Batrachium kauffmannii* располагаются у берегов речных стремнин, на песчаных грунтах при глубине 20-40 см, а на небольших речках могут занимать почти всю ширину русла на сильном течении.

Ассоциация *Batrachietum trichophylli*. Характерна для небольших рек и ручьев, на которых обычно представлена двумя субассоциациями: *Batrachietum trichophyllum* и *B. l. callitrichosum*. Сообщества и той, и другой встречаются по перекатным и быстротечным участкам малых водотоков, но вторая связана прежде всего с ними, тогда как первая часто встречается и в ручьевых бочажках и в эфемерных старицах небольших рек. Очевидно при отсутствии течения шелковник вытесняет из сообщества болотник. Во всех случаях ценозы обычно имеют 100%- проективное покрытие. В первой субассоциации сопутствующих видов чаще всего нет. Во второй - с 10-30%- проективным покрытием присутствует *Callitriche palustris*, либо *C. cophocarpa*, нередко их дополняет *Veronica beccabunga* (5-10 %).

#### 17. Формация элодеи канадской - *Elodea canadensis*

Ассоциация *Elodeetum canadensis*. Распространена очень широко по рекам и всем типам водоемов. Обычно занимает прибрежную полосу с глубиной до 60 см (реже глубже), но в небольших прудах и копанях может выстилать все дно. Представлена либо чистыми, либо почти чистыми сообществами с проективным покрытием элодеи 80 - 100 %. Сопутствующие виды разнообразны (в описаниях отмечено 15 таксонов), но все они не имеют проективного покрытия более 5 %. Средняя сырая биомасса ценозов 3,6 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 370 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 305 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1290 ккал/м<sup>2</sup>. Максимальная биомасса почти чистого сообщества этой ассоциации отмечена на р. Б. Кокшаге (1-й природный район) при глубине воды 85 см, песчано-илистом грунте, 100%- проективном покрытии элодеи и 1-метровой длине ее побегов. В сыром виде она равнялась 6,25 кг/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Lemno-Elodeetum canadensis*. Более всего характерна для стариц малых и средних рек, а также для речных заводей, но встречается и в других типах водоемов в условиях заиленных грунтов и глубины до 1 м. Проективное покрытие элодеи в таких сообществах от 30 до 95 %, рясковые в совокупности имеют 40-60%- покрытие, иногда в них с покрытием до 30 % встречается водокрас лягушачий, часто (+ - 5 %) - роголистник темно-зеленый, кроме этого единичными экземплярами из соседних сообществ сюда проникают *Potamogeton natans*, *Nuphar lutea*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Glyceria maxima*, *Agrostis stolonifera*, *Carex acuta*, *Scirpus sylvaticus*, *Juncus compressus*. Средняя сырая надземная биомасса этих ценозов 3,3 (от 1,1 до 4,9) кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 320 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 257 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1085 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Ceratophyllo-Elodeetum canadensis*. Описана в условиях озеровидных заливов Свияжского отрога Куйбышевского водохранилища с илистым и торфяно-илистым грунтом, при глубине 20-60 см. Очевидно встречается не только здесь. Во всех описаниях отмечено только 5 видов. *Elodea canadensis* - 80-100 %, *Ceratophyllum demersum* - 20-80 %, *Lemna trisulca* - 5-60 %, *L. minor* - 2-20 %, *Spirodela polyrrhiza* - 5-20 %. Средняя сырая надземная биомасса ценозов ассоциации 5,2 кг/м<sup>2</sup> (при этом на долю элодеи приходится 3,2 кг/м<sup>2</sup>, на роголистник - 1,85 кг/м<sup>2</sup> и на рясковые - 0,16 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 477 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 394 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1660 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 18. Формация телореза алоэвидного

##### - *Stratioteta aloidis*

Телорез чаще всего считают растением, не связанным с дном и сообщества с его доминированием относят в группу формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды (Воронихин, 1953; Лукина, Никитина, 1975; Катанская, 1981; и др.). Однако опыт полевых наблюдений позволяет мне согласиться с утверждением Н. О. Пепеляевой и И. С. Антоновой (1985), что это растение находится в укорененном состоянии всю весну и лето и лишь с отмиранием корней осенью его розетки плавают свободно и что именно укорененное состояние не позволяет растениям подниматься к поверхности, когда они растут на глубине 2-3 м. В связи с этим считаю необходимым рассматривать *Stratioteta aloidis* в данной группе формаций.

Телорез алоэвидный на Средней Волге - это прежде всего растение стариц с сильно заиленным дном. С появлением крупных водохранилищ, в зонах подпора которых оказалось много полужатопленных старичных водоемов, этот вид стал обычным и на них. И в том и в другом случаях телорез находится в сходных экологических условиях, в связи с чем все его сообщества, возможно, следовало бы свести в одну ассоциацию с несколькими субассоциациями и вариантами в зависимости от строения этих сообществ и наличия в них тех или иных субдоминантов. Но анализ материалов картирования растительности карстовых озер природного парка "Марий Чодра" заставляет иначе взглянуть на эту проблему и выделить 3 ассоциации.

Ассоциация *Stratiotetum aloidis*. Именно к ней следует отнести чистые или почти чистые (с незначительной примесью рясковых) сообщества, отмеченные для провальных озер парка. Характерной особенностью занимаемых ими экотопов является большая глубина воды (1-3 м), ее высокая прозрачность и несколько пониженная температура.

Ассоциация *Lemno-Stratiotetum aloidis*. Является промежуточной по типу местообитаний и структуре сообществ между первой и следующей ассоциациями. Она встречается как у берегов тех же озер, так и в заливах водохранилищ и в старицах. Ее сообщества обычны при глубине до 1 - 1,5 м. Кроме телореза, имеющего 80 - 100%- проективное покрытие

тие, в них обычно бывают обильны *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza* (каждый из этих видов может иметь 40 - 80-% покрытие), которые нередко (особенно в старицах) дополняются *Hydrocharis morsus-ranae* (до 40 %).

Ассоциация *Hydroherboso-Stratiotetum aloidis*. Ее сообщества занимают наиболее топкие места в старицах и заливах водохранилищ с глубиной воды от 10-20 до 60-100 см. В них, так же как и в предыдущей ассоциации, обычно обильны рясковые, но если там они представлены главным образом поверхностно плавающими видами, то здесь, наряду с ними, массовое развитие часто имеет и *Lemna trisulca* (до 80 % проективного покрытия). Кроме этого, в составе данных сообществ всегда присутствуют либо все одновременно, либо 1 - 2 или 3 из четырех следующих видов: *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton natans* при значительном (до 40 - 80 %) проективном покрытии одного из них. Единичными экземплярами в этих фитоценозах могут быть представлены макрофиты соседних ценозов.

Сырая биомасса сообществ последней ассоциации в варианте с содоминированием роголистника темно-зеленого варьирует в пределах от 4,2 до 9,6 кг/м<sup>2</sup> и в среднем равна 6,2 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая биомасса равна 400 (от 270 до 620) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 340 (230 - 520) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1430 (970 - 2210) ккал/м<sup>2</sup>.

Возможно к этой же ассоциации можно отнести и очень интересное сообщество, которое довелось однажды встретить в пойме р. Суры (9-й природный район) на оз. Черном. Фитоценоз располагался широкой полосой по всему периметру озера (центр его занимал сообщество телореза ряскового) и имел очень плотное сложение из мощно развитых побегов *Stratiotes aloides*, буквально налезавших друг на друга и вытесняющих листья и цветки присутствующей здесь с 10-% проективным покрытием кубышки желтой с поверхности воды в воздух на высоту от 20 до 40 см. В сообществе с высоким покрытием присутствовали также рясковые и с низким покрытием - роголистник. Нет сомнения, что в недалеком прошлом здесь существовал фитоценоз кубышки с телорезом, который в момент наблюдений находился в стадии перехода в телорезовое сообщество.

#### 4. Группа формаций укореняющихся гидрофитов

с плавающими на воде листьями -

- *Aquiherbosa genuina radicans foliis natantibus*.

Растения, формирующие сообщества этой группы формаций, знаменуют собой переход между погруженным в воду и воздушно-водными растениями. Уже это ставит их ценозы на условном профиле дна между фитоценозами типичных гидрофитов и сообществами гелофитов. И хотя предельные глубины распространения отдельных экземпляров растений этого экотипа могут превышать 3 м, основная часть их сообществ располагается при глубине 80 - 160 см.

#### 19. Формация водяного ореха плавающего

- *Trapeta natantis*

При всем разнообразии таксонов водного ореха все они имеют сходные требования к параметрам среды, поэтому каждый из них в условиях одного региона даст один и тот же набор сообществ и все они могут быть описаны с участием как бы одного вида *Trapa natans* s. l. Это хорошо показано в сводке В. И. Матвеева и М. П. Шиловой (1996), обобщающей литературу по водному ореху. На Средней Волге водноореховые ценозы встречаются очень редко и принадлежат 3 ассоциациям.

Ассоциация *Trapetum natantis*. Представлена чистыми или почти чистыми (с незначительной примесью рясковых) сообществами *Trapa natans* s. l. Отмечена для озер Большой и Малый Марьер во 2-м природном районе (Богданов, Абрамов, 1992). Такие же сообщества описаны и для верховьев Саратовского водохранилища (Матвеев, Шилов, 1996), находящихся у границ исследуемого региона. Они распространены на заиленных или песчаных грунтах при глубине 50 - 130 см, проективное покрытие растений в них от 20 до 70 - 100 %. Более характерны для озер.

Ассоциация *Lemno-Trapetum natantis*. В отличие от предыдущей характерна прежде всего для стариц. Распространена в условиях топких илистых отложений на дне, при глубине 40 - 120 см. Многочисленна на 2-х старицах в пойме р. Суры (9-й природный район). В сообществах, кроме водного ореха, имеющего проективное покрытие от 40 до 100 %, в большом обилии (до 60 - 80 %) присутствуют рясковые (часто их фронды закрывают всю поверхность воды, свободную от листьев ореха, а погруженная *Lemna trisulca* еще больше увеличивает процент покрытия рясковых). Кроме этого с небольшим обилием в них обычно отмечаются *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton perfoliatus* и, реже, *P. lucens*.

Ассоциация *Stratioto-Trapetum natantis*. Отмечена для Марьерских озер (Богданов, Абрамов, 1992). Мне она не встречалась. Судя по названию, в ее сообществах сочетаются водный орех и телорез, их неизбежно будут дополнять рясковые. Условия обитания телореза достаточно специфичны (глухие заливы с глубоко илистым дном), поэтому считаю что такие сообщества действительно должны быть выделены в отдельную ассоциацию.

#### 20. Формация горца земноводного

- *Persicarieta amphibii*

Горец земноводный, широко распространенный на всех типах водных объектов, очень часто выступает сопутствующим или содоминирующим видом различных сообществ или встречается рассеянным по мелководьям отдельными растениями или небольшими группировками из нескольких особей. Реже он образует чистые или смешанные сообщества, достаточно обширные по площади. Они особенно характерны для мелководий Куйбышевского водохранилища, на которых наиболее ярко проявляют-

ся в годы стояния высокого уровня воды в летний период, когда многие другие фитоценозы испытывают явное угнетение. В формацию входит 3 ассоциации.

Ассоциация *Persicarietum amphibii*. Широко распространена по открытым бережьям озер и заливов водохранилищ, по крупным прудам в условиях песчаного, суглинистого и слабо заиленного грунта, при глубине 40 - 80 (до 150) см. Обычно представлена субассоциацией: *Persicarietum amphibii purum*. Типична на песках и суглинках в условиях частого волнобоя. Сообщества состоят из побегов горца земноводного с проективным покрытием 20-60 %. Их сырая надземная фитомасса  $0,6 \text{ кг/м}^2$ , абсолютно сухая -  $108 \text{ г/м}^2$ , запас органического вещества -  $101 \text{ г/м}^2$ , валовая энергия -  $426 \text{ ккал/м}^2$ .

Ассоциация *Potamo-Persicarietum amphibii*. Встречается в несколько более защищенных, нежели предыдущая ассоциация, условиях на слабо заиленных песках при глубинах до 1 м. В ее сообществах, наряду с горцем (30 - 60 % покрытия) развит рдест пронзеннолистный (20 - 40 %) (субассоциация Р.-П.а. *potametosum perfoliati*) либо (с тем же проективным покрытием, но реже) рдест блестящий (субассоциация Р.-П.а. *potametosum lucentis*) и могут присутствовать рясковые (от небольшой примеси до 20 %). Биомасса этих сообществ не измерялась, но визуально она в 1,5 - 2 раза выше, чем в ценозах *Persicarietum amphibii purum*.

Ассоциация *Lemno-Persicarietum amphibii*. С субассоциациями *Lemno-Persicarietum amphibii typicum* и *L.-P.a. ceratophyllosum*. Обе субассоциации встречаются в условиях илистых и торфяно-илистых грунтов заливов водохранилищ при глубине 60 - 80 см, но первая характерна для более открытых участков, чем вторая. Покрытие горца в сообществах 30 - 60 %, рясковых - от 30 - 50 % (Р.а. *ceratophyllosum*) до 100 % (*Lemno-Persicarietum amphibii typicum*), роголистника 20 - 80 %. Проективное покрытие присутствующих иногда других видов макрофитов (*Salvinia natans*, *Utricularia vulgaris*, *Agrostis stolonifera*, *Rorippa amphibia*) не превышает 5 - 10 %. Продукционные показатели не определялись.

#### 21. Формация кубышки желтой - *Nupharea luteae*.

Характерна прежде всего для рек и стариц, часто встречается на озерах, изредка - на прудах и водохранилищах. Отличается большим разнообразием синтаксонов. Объединяет 13 ассоциаций.

Ассоциация *Nupharetum luteae*. Встречается практически на всех сколько-нибудь зарастающих реках, реже отмечается для озер и стариц. Нередки как одновидовые фитоценозы данного типа, так и с примесью единичных экземпляров одного или нескольких видов макрофитов. Наиболее обычен вариант прибрежных сообществ, развивающихся при глубине 0,5 - 2 м на илистых и песчано-илистых грунтах. Но на некоторых средних реках (Б. Кокшага, Ик. Б. Черемшан, Сок, Б. Кинель, Ток) встречен

русловой погруженный вариант ценозов ассоциации, развивающийся в сужениях речных русел в условиях сильного течения, высоко прозрачной воды, на песчаном грунте, при глубине до 3,2 м. При этом у кубышки развиты только очень крупные, нежные погруженные листья, сплошным ковром покрывающим дно реки. Особенно обширные сообщества данного варианта отмечены на р. Б. Кокшаге при входе ее в древнюю волжскую пойму (граница между 1 и 2-м природными районами), где речное русло с 50-60 м сужается до 25-30 м и весь водный поток на большой скорости идет по этому, в 2 раза суженному, глубоко врезанному руслу. Средняя сырая надземная биомасса сообществ ассоциации при среднем проективном покрытии 75 (50 - 100) % равна  $5,6 \text{ кг/м}^2$ , абсолютно сухая -  $930 \text{ г/м}^2$ , запас органического вещества -  $811 \text{ г/м}^2$ , валовая энергия -  $3422 \text{ ккал/м}^2$ . В этой ассоциации отмечена максимальная биомасса кубышки желтой: сырой вес побегов при 91 см длины черешков листьев и цветоносов и 100-% проективном покрытии (р. Ток, глубина 25 - 40 см, грунт песчано-илистый) равнялся  $13,1 \text{ кг/м}^2$ , сухой -  $2,2 \text{ кг/м}^2$ , запас органического вещества -  $1,5 \text{ кг/м}^2$ , валовая энергия -  $6215 \text{ ккал/м}^2$ .

Ассоциация *Lemno-Nupharetum luteae*. По экологии близка к предыдущей ассоциации, но не отмечается на течении и распространена не только на песчаных и песчано-илистых, но на сильно заиленных грунтах при глубине от 5 - 10 до 160 см. Встречается как на плесовых участках рек, так и во всех типах водоемов. Практически вся масса растений находится в одном наводном ярусе, где в качестве содоминантов выступают ряска маленькая и многокоренник обыкновенный, часто занимающие всю поверхность воды, свободную от листьев кубышки. Реже (главным образом в старицах) в подобных сообществах бывают многочисленны также ряска трехдольная и водокрас обыкновенный. Другие макрофиты (*Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton pectinatus*, *Salvinia natans*, *Callitriche cophocarpa*, *Sagittaria sagittifolia*, *Coturnum palustre*) в них встречаются в небольшом количестве. По продуктивности фитоценозов эта ассоциация заметно уступает предыдущей (сырая надземная биомасса  $4,0 \text{ кг/м}^2$ , абсолютно сухая -  $560 \text{ г/м}^2$ , запас органического вещества -  $488 \text{ г/м}^2$ , валовая энергия -  $2060 \text{ ккал/м}^2$ ), что связано с более низкой величиной среднего проективного покрытия кубышки желтой, равной 56 (20 - 90) %.

Ассоциация *Ceratophyllo-Nupharetum luteae*. Также нередка на речных плесах, но более характерна для старицных водоемов и озер, имеющих значительные илистые отложения на дне. Отмечена при глубинах до 180 см. Среднее проективное покрытие кубышки 55 (30 - 90) %, роголистника темно-зеленого - 70 (30 - 100) %. Часто (но не всегда) в этих сообществах отмечается многокоренник (+ - 80 %). Другие виды макрофитов (*Lemna minor*, *L. trisulca*, *Salvinia natans*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria*

*sagittifolia*) встречаются в них не часто и в небольших количествах. Сырая надземная биомасса ценозов за счет обильного развития роголистника довольно высока - 7,5 (от 3,25 до 11,5) кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,1 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 840 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3530 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Utriculo-Nupharetum luteae*. Редкая ассоциация, сообщества которой отмечены для небольших озер с выраженным сфагново-сплавинным зарастанием и для копаней на торфяных разработках 2-го природного района. Обычно фитоценозы двувидовые с невысоким проективным покрытием кубышки желтой (20 - 40 %) и пузырчатки обыкновенной (30 - 60 %).

Ассоциация *Stratioto-Nupharetum luteae*. Характерна прежде всего для сильно зарастающих стариц средних и крупных рек, встречена в некоторых провальных озерах Марийской низины, отмечена на месте затопленных стариц в зонах подпора Чебоксарского (по р. Сура) и Нижнекамского (по р. Ик) водохранилищ. Занимает участки водоемов с сильно заиленным дном и глубиной воды 40 - 150 см. В составе сообществ кроме кубышки желтой (проективное покрытие 30-60 %) и телореза алоэвидного (60-90 %) обычно бывают обильны рясковые, часто встречается водокрас обыкновенный, нередко *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton compressus*. Биомасса сообществ не определялась, но визуально ее можно оценить как одну из наиболее высоких в формации.

Ассоциация *Myriophyllo spicati-Nupharetum luteae*. Отмечена в ряде провальных озер ГТНП "Марий Чодра" и в некоторых старицах р. Илеть в пределах этого парка. Распространена при глубине 80 - 120 см на илистых грунтах. Кроме кубышки желтой (проективное покрытие 20 - 60 %) и урути колосистой (20 - 40 %) в фитоценозах ассоциации в небольшом количестве могут присутствовать рясковые.

Ассоциация *Potameto lucentis-Nupharetum luteae*. Очень часто встречается на плесовых участках средних рек в условиях песчаного грунта при глубине от 80 до 250 см (чаще всего при 100-120 см), отмечена в озерах на слабо заиленных грунтах прибрежий. Сообщества либо чисто двувидовые, либо с незначительной примесью *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*. Среднее проективное покрытие кубышки 70 % (от 30 до 100 %), рдеста блестящего - 28 (от 10 до 60) %. Средняя сырая надземная биомасса 6,6 (от 2,8 до 12,0) кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,0 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 885 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3730 ккал/м<sup>2</sup>, т. е. очень близка к биомассе сообществ ассоциации *Ceratophyllo-Nupharetum luteae*.

Ассоциация *Potameto pectinati-Nupharetum luteae*. Отмечена лишь для русел средних и малых рек, в которых изредка встречается на песчаных грунтах при глубине от 40 до 110 см и наличии течения от слабого до достаточно заметного. Сообщества двувидовые или с незначительной

примесью рясковых. Встречается три их варианта: в одном из них кубышка дает до 100 % проективного покрытия, а рдест гребенчатый имеет покрытие в пределах 10-20 %, в другом - обратное соотношение проективных покрытий видов и в третьем - оба вида могут иметь по 60-70 % покрытия. Последний вариант наименее продуктивный (6,3 кг/м<sup>2</sup> сырой надземной биомассы), второй дает самую высокую продуктивность (до 11,0 кг/м<sup>2</sup>), первый - близкую к средней (7,7 кг/м<sup>2</sup>). Средняя сырая надземная биомасса сообществ ассоциации равна 8,3 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,2 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,0 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4220 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Potameto natanti-Nupharetum luteae*. Наиболее характерна для стариц и бочагов на полевых и пойменных ручьях, для озеровидных плесов на речках и малых реках. Но нередко встречается на плесах средних рек и в озерах. Предпочитает торфяно-илистые, илистые и песчано-илистые грунты и глубины от 40 до 160 см. Проективные покрытия кубышки и рдеста плавающего обычно близки и достаточно высоки (40-60 %). Такие сообщества часто состоят из сочетания густых пятен этих видов. Промежутки между пятнами занимают редко расположенные их плавающие листья и плотный покров из *Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza*, к которым часто примешивается *Hydrocharis morsus-ranae*. В подводном ярусе обычен и часто очень обилен (до 90-95 %) *Ceratophyllum demersum*. Другие иногда присутствующие макрофиты представлены малым числом экземпляров. Нередки также варианты сообществ со значительным преобладанием кубышки над рдестом и наоборот. Последний вариант (20 - 25 % кубышки и 80 - 85 % рдеста плавающего) наиболее продуктивен и в среднем дает 16,9 кг/м<sup>2</sup> сырой надземной биомассы, которая в сухом виде равна 2,4 кг/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 2,0 кг/м<sup>2</sup>, в энергетическом эквиваленте - 8530 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Nyphacto-Nupharetum luteae*. Встречается как на плесах средних рек, так и на озера, в старицах, в заливах водохранилищ со стабильным гидрорежимом, в старых прудах, но наиболее типична она для стариц. Сообщества ассоциации обычны в условиях заиленных и сильно илистых грунтов при глубине воды 100 - 270 см. Как правило они многовидовые и лишь иногда на речных плесах и отдельных озерах можно встретить фитоценозы, состоящие только из кубышки и кувшинки, имеющих небольшие (10 - 40 %) проективные покрытия. Поскольку вопрос о соотношении и распространении на территории Среднего Поволжья *Nymphaea candida* и *N. x borealis* остается пока не разрешенным, рассматривая сообщества с участием этих видов, буду говорить о кувшинке без упоминания ее видовой принадлежности. Чаще всего встречается вариант сообществ с преобладанием кубышки желтой (40 - 90 %) над кувшинкой (10 - 40 %), реже имеет место вариант с доминированием кувшинки (40 - 60 % при 10 -

40 % кубышки). Кроме этого в фитоценозах данной ассоциации часто присутствуют *Ceratophyllum demersum* (от + до 50 %), *Spirodela polyrhiza* (+ - 30 %) и *Lemna minor* (+ - 10 %), реже - *Hydrocharis morsus-ranae* (+ - 1 %). В отдельных кувшинково-кубышковых ценозах могут быть обильны (20 - 80 %) *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton lucens*, *Utricularia vulgaris*. В малых количествах (+ - 3 %) в них были также отмечены *Lemna trisulca*, *Potamogeton crispus*, *P. pectinatus*, *P. natans*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *Scirpus lacustris*. Средняя сырая надземная биомасса сообществ ассоциации, вероятно из-за конкуренции их доминантов, относительно невысокая и равна 5,6 кг/м<sup>2</sup>, что совпадает с таковой ценозов ассоциации *Nupharetum luteae*; абсолютно сухая биомасса - 900 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 796 г/м<sup>2</sup> и валовая энергия - 3360 ккал/м<sup>2</sup> чуть ниже.

Ассоциация *Butomo-Nupharetum luteae*. Часто встречается на песчано-илистых грунтах плесовых участков р. Б. Кокшаги в пределах 1-го природного района при глубине 70-125 см. Это зона растений с плавающими листьями и в сообществах кубышки с клонами сусака, часть из которых развивает лишь погруженные и плавающие листья, ведущую роль явно играет кубышка, поэтому данная ассоциация отнесена к формации последней, хотя верхний ярус формирует сусак, проективное покрытие этих видов близки (у кубышки - от 30 до 80 %, у сусака - от 20 до 70 %), примерно равен и вклад в продукцию сообщества. Помимо доминантов в фитоценозах ассоциации обычно присутствуют *Ceratophyllum demersum* - (от единичных экземпляров до почти 100-% покрытия) и *Potamogeton lucens* (+ - 60 %), очень часто, но в виде незначительной примеси - *Lemna minor*. В отдельных ценозах бывают обильны *Hydrocharis morsus-ranae* (до 50 %), *Lemna trisulca* (до 10 %) и *Sparganium erectum* (15-30 %). В незначительном количестве в них отмечено еще 8 видов гидрофитов и гелофитов. Средняя сырая надземная биомасса сообществ ассоциации весьма высока - 12,6 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 2,3 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 2,1 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 8750 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Sagittarieto-Nupharetum luteae*. Обычна для средних рек, нередко на старицах и мелководьях водохранилищ с постоянным уровнем наполнения. Встречается на илистых, песчано-илистых, песчаных и супесчаных грунтах при средней глубине 80-100 см (от 10 до 130 см). При глубине более 60 см у стрелолиста развиваются лишь погруженные и плавающие листья. Проективное покрытие кубышки от 20 до 80 % (в среднем 50 %), стрелолиста - от 5 до 40 % (в среднем 20 %). Среди 18 других видов, отмеченных в сообществах ассоциации, местами особенно обильными могут быть *Spirodela polyrhiza* (до 60 %), *Lemna minor* (до 40 %), *Elodea canadensis* (до 30 %), *Potamogeton natans* (до 20 %), *P. lucens* (до 15 %), *Hydrocharis morsus-ranae* (до 10 %). С покрытием от 1 до

5 % иногда в них встречаются *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Cicuta virosa*, *Equisetum fluviatile*, *Sparganium emersum*. Обилие других макрофитов незначительно. Надземная биомасса ценозов в 2 раза ниже, чем у сообществ предыдущей ассоциации (в среднем соответственно 6,0 кг/м<sup>2</sup>, 0,9 кг/м<sup>2</sup>, 0,77 кг/м<sup>2</sup> и 3260 ккал/м<sup>2</sup>).

Ассоциация *Sparganieto emersi-Nupharetum luteae*. Отмечена для средних рек лесостепного Заволжья (р. Сок и р. Б. Кинель) в условиях песчаного, супесчаного и заиленного каменистого грунтов при глубине воды 95 - 135 см. Состав сообществ: *Nuphar lutea* - проективное покрытие 10-60 %, *Sparganium emersum* - 30-95 % (все листья плавающие на поверхности воды), *Potamogeton lucens* - 0 - 40 %, *P. pectinatus* - 0 - 10 %, *Hydrocharis morsus-ranae* - 0 - 10 %, *Sagittaria sagittifolia* - 0 - 5 %, *Spirodela polyrhiza* - + - 5 %, *Lemna minor* - + - 2 %, *Ceratophyllum demersum* - 0 - 1 %, *Sparganium erectum* - 0 - +. Средняя надземная сырая биомасса равна 6,3 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,0 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 880 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3730 ккал/м<sup>2</sup>.

## 22. Формация кубышки Спеннера - *Nuphareta spenneriana*

Описано всего одно сообщество из ассоциации *Nupharetum spenneriana*, встреченное на р. Б. Кокшаге у пос. Маркитант Марий Эл (2-й природный район) в условиях песчаного грунта при глубине 40 - 80 см. Оно состояло из *Nuphar* x *spenneriana* с проективным покрытием 40 % и единичных листьев *Spirodela polyrhiza*. Сырая надземная биомасса этого сообщества равнялась 1,8 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая биомасса - 300 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 260 г/м<sup>2</sup> и валовая энергия - 1110 ккал/м<sup>2</sup>.

## 23. Формация кувшинки чисто-белой - *Nuphaeeta candidae*

Кувшинковые сообщества хотя и распространены по плесам рек, старицам, озерам и заливам водохранилищ всей территории региона, но встречаются заметно реже кубышковых и менее разнообразны в синтаксономическом отношении. Отмечено лишь 3 ассоциации данной формации (в эту формацию условно, до выяснения распространения, включены и сообщества *N. x borealis*).

Ассоциация *Nymphaeetum candidae*. Встречена на р. Сок и р. Б. Кинель, на многих озерах природного парка "Марий Чодра" и на ряде подтопленных водами Чебоксарского водохранилища стариц р. Суры в условиях илистого грунта и глубины 1,5 - 2,5 м. Обычно сообщества одновидовые, с проективным покрытием кувшинки 20 - 60 %, иногда - с небольшим участием ряски маленькой и многокоренника обыкновенного. В очень редких случаях покрытие может достигать 100 %, как это имело место на одном из плесов р. Б. Кинель с глубиной 225 см, где в обширном чистом фитоценозе вся поверхность воды и верхний ее 50-сантиметровый слой были буквально заполнены листьями кувшинки. Их сырая биомасса при длине черешка в 290 см была равна 16,5 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 2,9

кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 2,6 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 11000 ккал/м<sup>2</sup>. Средние величины биомассы сообществ ассоциации в 2 раза ниже.

Ассоциация *Ceratophyllum-Nymphaeetum candidae*. Характерна для речных стариц и зон подпора водохранилищ в условиях в разной степени заиленного дна и глубинах от 60 - 80 см до 2 и более м. Отмечена для заводей и илистых, песчано-илистых и песчаных прибрежий среднего течения р. Сок при глубине воды 110 - 210 см. Проективное покрытие кувшинки в фитоценозах в среднем около 40 (от 20 до 70) %, роголистника темно-зеленого - около 80 (от 20 до 100) %. Постоянным их компонентом является также многокоренник обыкновенный (от + до 20 %). Часто встречаются *Lemna minor* и *Hydrocharis morsus-ranae* (не более 5 - 10 %), иногда бывает заметно участие *Myriophyllum verticillatum* (до 10 %), отмечены *Lemna trisulca* и *Salvinia natans*. Средняя сырая надземная биомасса сообществ ассоциации равна 6,3 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 0,7 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 630 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2650 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Potamogeton lucensis-Nymphaeetum candidae*. Встречена на многих озерах и в заливах водохранилищ на илистых грунтах, при глубине 80 - 120 см. Проективное покрытие кувшинки в среднем около 40 %, рдеста блестящего - до 80 %. Обычно в сообществах ассоциации бывают представлены рясковые, имеющие покрытие до 40 %, реже отмечается роголистник темно-зеленый (до 5 %). Измеренная в таком ценозе сырая надземная биомасса была равна 5,2 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 605 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 485 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2050 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 24. Формация рдеста альпийского - *Potamogeton alpini*.

Представлена ассоциацией *Potamogeton alpini*, чистые, разреженные или густые и небольшие по площади сообщества которой отмечены на некоторых малых реках с цветными (болотными) водами, в одной их стариц р. Юшут (2-й природный район) и в зоне подпора Чебоксарского водохранилища по р. Парат в условиях песчаных и песчано-илистых грунтов и глубины до 40 см.

#### 25. Формация рдеста двуморфного - *Potamogeton biformis*.

Ассоциация *Potamogeton biformis*. Распространена в верхней части Куйбышевского водохранилища по открытым песчано-илистым, песчаным и суглинистым мелководьям заливов и протоков при глубине 30-100 см. Сообщества чаще всего с небольшой примесью рясковых и других макрофитов (*Salvinia natans*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton lucens*, *Alopecurus aequalis*, *Rorippa amphibia*). Проективное покрытие рдеста от 40 до 95 %. Средняя сырая надземная биомасса 2,3 кг/м<sup>2</sup> (от 0,6 до 6,8 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 179 (47 - 530) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 166 (41 - 460) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 700 (200 - 1940) ккал/м<sup>2</sup>.

#### 26. Формация рдеста плавающего - *Potamogeton natans*.

По-видимому на Средней Волге все сложные сообщества с участием *Potamogeton natans* принадлежат другим формациям. Данная же формация бывает представлена чистыми или почти чистыми сообществами ассоциации *Potamogeton natans*. Они широко распространены по речным плесам, по небольшим бочагам на ручьях, мелиоративным канавам, нередко в прудах, в старицах, в прибрежьях озер и в заливах водохранилищ. Располагаются на илистых, торфянистых, торфяно-илистых и песчано-илистых грунтах при глубине 30 - 160 см. Часто встречаются у выходов ключей с обильными железистыми отложениями на дне. Рдест плавающий обычно имеет высокое проективное покрытие - в среднем около 80 - 90 % при варьировании от 40 до 100 %. Другие, не всегда присутствующие в сообществах виды малообильны. Ценозы высоко продуктивны. Их средняя сырая надземная биомасса равна 11,0 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1,85 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,55 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 6530 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 27. Формация рдеста узловатого - *Potamogeton nodosus*.

Характерна для средних рек лесостепного и степного Заволжья в пределах 12, 14-16 природных районов. Геоботанических описаний сообществ рдеста узловатого сделано не было, но судя по материалам картирования все они либо одновидовые, либо с незначительной примесью других погруженных гидрофитов, т. е. относятся к ассоциации *Potamogeton nodosus*.

#### 5. Группа формаций гидрофитов свободно плавающих на поверхности воды - *Aquilegia genuina natans*.

Данная группа формаций не образует своего пояса в растительном покрове водоемов, но их сообщества в целом самые мелководные среди ценозов гидрофитов и в отсутствии гелофитов они были бы самыми крайними в ряду сменяемых друг друга фитоценозов по мере продвижения от глубоководной зоны к берегу. Наиболее часто они встречаются при глубине воды 20 - 60 см.

#### 28. Формация ряски горбатой - *Lemna gibbae*.

На Средней Волге мне лишь однажды довелось встретить (ГПНП "Марий Чодра", старица р. Юшут, глубина воды 20 - 40 см, дно глубоко илистое) и описать фитоценоз ряски горбатой, который относился к ассоциации *Lemna gibbae*. Помимо доминанта, имеющего почти 100-% проективное покрытие, в нем в небольшом числе экземпляров отмечены *Lemna minor* и *Ceratophyllum demersum*. Продукция ценоза не определялась.

#### 29. Формация ряски маленькой и многокоренника - *Lemna minor-Spirodeletum*.

Обычно *Lemna minor* и *Spirodeletum polyrrhiza* встречаются вместе и очень редко можно встретить небольшие пятна их чистых клонов. Считаю эти два вида экологическими двойниками, поэтому выделяю их совместную формацию, в составе которой одна ассоциация *Lemna minor-Spirodeletum*. Рясковые образуют плотный покров

на поверхности воды, в котором может преобладать как многокоренник, так и ряска маленюкая. Первый доминирует чаще. Наиболее обычно 60-% проективное покрытие многокоренника и 40-% - ряски маленюкой. Но нередки случаи когда эти виды имеют примерно одинаковое обилие. Проективное покрытие каждого из видов может приближаться к 100 %, при этом их листочки образуют слой до 1 - 1,5 см толщины. Сырая биомасса таких сообществ достигает 1,6 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 110 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 94 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 400 ккал/м<sup>2</sup>. Средние же данные по биомассе соответственно равны 0,9 кг/м<sup>2</sup>, 62 г/м<sup>2</sup>, 53 г/м<sup>2</sup> и 224 ккал/м<sup>2</sup>. Кроме доминантов, в сообществах ассоциации были отмечены *Lemna trisulca*, *Utricularia vulgaris*, *Potamogeton lucens*, *Salvinia natans*, *Oenanthe aquatica*, *Equisetum fluviatile*. Два последних вида были представлены единичными экземплярами, проективное покрытие других не превышало 5 %. Сообщества ассоциации широко распространены. Они встречаются на всех типах водоемов и водотоков, но особенно характерны для хорошо прогреваемых и подверженных эвтрофированию небольших водоемов (ям, копаней, запруд, прудов, маленюких озер), а также для стариц и закрытых заливов водохранилищ с сильно заиленным дном. Наиболее обычны при глубине воды от 0 до 80 см.

### 30. Формация водокраса лягушачьего - *Hydrochaetia morsus-ranae*.

Распространена широко, но встречается эпизодически и не образует крупных площадей. Наиболее характерна для интенсивно зарастающих стариц с сильно заиленным дном и закрытых заливов в зонах подпора водохранилищ. Представлена ассоциацией Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae. Состав ее сообществ: *Hydrocharis morsus-ranae* (проективное покрытие 40 - 80 %), *Lemna trisulca* (60 - 100 %), *L. minor* (30 - 40 %), *Spirodela polyrrhiza* (около 60 %). В них нередко отмечается также *Ceratophyllum demersum* (до 10 %), в единичных экземплярах могут быть встречены другие макрофиты. Средняя сырая биомасса таких сообществ равна 3,8 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 176 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 134 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1675 ккал/м<sup>2</sup>.

### 31. Формация сальвинии плавающей - *Salvinietum natantis*.

Ассоциация Lemno-Salvinietum natantis. Была широко распространена на Куйбышевском водохранилище в первые 5 лет существования. С 1965 г., в результате вырубки затопленных лесостоев площади ее сообществ резко сократились (Голубева, 1973) и сейчас сальвиния плавающая встречается главным образом в качестве содоминанта в различных типах фитоценозов. Сообщества с ее доминированием встречаются редко и на небольших площадях.

### Б. Группа классов. Прибрежно-водная растительность - *Aquiherbosa vadosa*.

### II. Класс формаций. Воздушно-водная (гелофитная)

### растительность - *Aquiherbosa helophyta*.

Формирует ярко выраженный пояс макрофитов, большая часть надземных органов которых возвышается над водной поверхностью. Он располагается от уреза воды до глубины 60 - 100 см с проникновением отдельных куртин этих растений на более значительную глубину (на р. Сок отдельные побеги тростника были отмечены при глубине 190 см).

### 6. Группа формаций низкотравных гелофитов - - *Aquiherbosa helophyta humilis*.

Сообщества формаций данной группы распределены по всему спектру глубин, занимаемых ценозами воздушно-водных растений, но в хорошо сформированном растительном покрове с выраженным зональным распределением они всегда располагаются перед фитоценозами высокотравных гелофитов со стороны открытой акватории.

### 32. Формация частухи подорожниковой - *Alismateta plantago-aquaticae*.

Частуха подорожниковая не образует сложных сообществ и в целом избегает их, но поскольку местообитания этого растения часто обсыхают, то в ее ценозах нередко в значительном обилии могут присутствовать разнообразные гидрофиты. Все сообщества формации могут быть отнесены к ассоциации Alismatetum plantago-aquaticae. Встречаются они обычно при глубине 0-20 см, на различных (но чаще илистых) грунтах. Однако нередко могут быть встречены и при глубине до 80 см. Распространены главным образом в различных мелководных низинах, на прудах, в вершинах заливов водохранилищ. Сообщества этой ассоциации были достаточно обычными на мелководьях верховьев Куйбышевского водохранилища в первые годы его создания (Экзерцев, 1962). Позже они почти исчезли, но долго сохранялись в Сусанском заливе (Голубева и др., 1990). После ряда маловодных лет начала-середины 70-х годов фитоценозы частухи вновь стали нередкими в Свияжском отроге водохранилища. Они имели следующий состав: *Alisma plantago-aquatica* (проективное покрытие 40 - 80 %), *Bidens tripartita* (от 0 - 1 до 20 - 50 %), *B. cernua* (0 - 5 %), *Lythrum salicaria* (+ - 5 %), *Oenanthe aquatica* (0 - 5 %), *Ranunculus sceleratus* (+), *Butomus umbellatus* (0 - +), *Carex acuta* (0 - +), *Spirodela polyrrhiza* (5 - 10 %), *Lemna minor* (2 - 5 %), *L. trisulca* (0 - 5 %). При обсыхании местообитаний флора ценоза значительно разнообразится за счет береговых гидрофитов и мезофитов. Средняя сырая надземная биомасса сообществ 1,3 кг/м<sup>2</sup> (от 0,8 до 1,8 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 150 (90 - 210) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 130 (80 - 180) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 550 (340-760) ккал/м<sup>2</sup>.

### 33. Формация сусака зонтичного - *Butometa umbellati*.

Чаще всего сусак разбросан по открытым песчаным, песчано-илистым и суглинистым мелководьям водохранилищ, прудов, прибрежьям рек и озер с глубиной до 1 м в

виде отдельных растений и небольших их клонов. Значительно реже встречаются обширные поля таких клонов, сливающихся в сообщества, которые можно отнести к четырём ассоциациям.

Ассоциация Butometum umbellati. В составе сообществ, кроме *Butomus umbellatus*, имеющего проективное покрытие от 30 до 80 - 90 %, могут присутствовать в значительном количестве *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Ceratophyllum demersum*, *Persicaria amphibia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Carex acuta*, *Phalaroides arundinacea* и другие макрофиты. Наиболее часто встречается при глубине от 0 до 40 см на песчаных, песчано-илистых и илистых грунтах заостровных мелководий, открытых прибрежий заливов и проток водохранилищ. Средняя сырая биомасса таких сообществ 3,65 кг/м<sup>2</sup> (от 2,6 до 6,0 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно-сухая - 360 (255 - 590) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 300 (216 - 500) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1250 (910 - 2100) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Lemno-Butometum umbellati. Отличается от предыдущей плотным покровом рясковых на поверхности воды и распространением по более закрытым заливам водохранилищ и речным затонам и заногам с илистым дном и глубиной воды до 80 см. Растения сусака в таких ценозах обычно мощно развитые, достигают высоты 120 - 160 см, но проективное покрытие их как правило не превышает 60 %. Измеренная в одном из таких сообществ сырая надземная биомасса растений была равна 10,5 кг/м<sup>2</sup>, ее сухой вес составил 2,2 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 2,0 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 8500 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Sparganieto emersi-Butometum umbellati. Отмечена для песчаных и песчано-илистых грунтов прибрежий р. Б. Кокшаги при глубине 20 - 30 см. Состав описанных сообществ: *Butomus umbellatus* - проективное покрытие 40 - 70 %, *Sparganium emersum* - 5 - 35 %, *Potamogeton natans* - 0 - 40 %, *P. pectinatus* - 0 - 15 %, *P. lucens* - 0 - 5 %, *Ceratophyllum demersum* - 0 - 25 %, *Spirodela polyrhiza* - 0 - 5 %, *Lemna minor* - 0 - 2 %, *Sagittaria sagittifolia* - 0 - 2 %, *Nuphar lutea* - 0 - +. Их средняя сырая биомасса 10,1 кг/м<sup>2</sup> (от 7,25 до 13,0 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно-сухая - 2,0 (1,5 - 2,6) кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,8 (1,3 - 2,3) кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 7600 (5500 - 9700) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Heteroherboso-Butometum umbellati. Характерна для сильно заиленных межостровных мелководий и вершин заливов водохранилищ с переменным уровнем наполнения (в данном случае для Куйбышевского водохранилища). В этих условиях в разные годы фитоценозы ассоциации оказываются то в обсохшем состоянии, и тогда они бывают представлены гидрофильным их вариантом, то развиваются при глубине воды 60 - 80 (до 110) см, формируя гидрофильный вариант, либо оказываются слабо обводненными (глубина 0 - 20 см) и образуют гелофильный, или типичный разнотравный вариант. Первый из них индифицируют нередко обильно развитые *Persicaria lapathifolia*, *P. hydropiper*, *Rumex maritimus*, *R. ucrainicus*;

второй - покрывающие на 50 - 60 % поверхность воды *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Salvinia natans* и формирующий подводный ярус *Potamogeton lucens*; в третьем могут быть представлены в небольших количествах виды первых двух и встречаемые во всех трех вариантах *Persicaria amphibia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia* и *Rorippa amphibia*, а также отмечаемые как в обсыхающем, так и мелководном вариантах *Bidens tripartita*, *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*, *Lythrum salicaria*, *Oenanthe aquatica*, *Ranunculus sceleratus* и другие макрофиты. Всего для ассоциации отмечено 36 видов, но на площадке для описаний в среднем их было около 8. Проективное покрытие сусака варьировало от 40 до 80 %. Его высота - от 90 до 160 см. Средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 6,7 кг/м<sup>2</sup> (от 5,6 до 8,8 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно-сухая - 750 (620 - 980) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 650 (540 - 850) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2740 (2280 - 3590) ккал/м<sup>2</sup>.

#### 34. Формация стрелолиста обыкновенного - *Sagittarieta sagittifoliae*

Одна из наиболее широко распространенных формаций растительного покрова водосемов и водотоков Среднего Поволжья, но ее сообщества редко занимают значительные площади. Чаще всего они тянутся узкими полосами вдоль бережий или по границе между сообществами гидрофитов и высокотравных гелофитов и лишь на обширных заиленных отмелях с глубиной до 20 - 40 см и в самых вершинах заливов водохранилищ стрелолистные ценозы могут располагаться крупными пятнами.

Ассоциация Sagittarietum sagittifoliae. В виде узких прибрежных полос при глубине от 0 до 80 см на песчано-илистых и песчаных грунтах встречается на большинстве средних рек, по озерам, заливам водохранилищ, прудам, молодым старицам. Почти всегда в этих сообществах помимо стрелолиста, имеющего проективное покрытие от 40 до 95 %, присутствует *Lemna minor* (10 - 40 %) и нередко - *Spirodela polyrhiza* (0-50 %), в наиболее мелких местах в единичных экземплярах отмечаются различные гелофиты и гидрофиты. Средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 5,1 кг/м<sup>2</sup> (от 2,2 до 10,2 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно-сухая - 770 (200 - 1610) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 710 (184 - 1490) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3000 (780 - 6300) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Potameto-Sagittarietum sagittifoliae. Наиболее характерна для заливов зоны подпюры Куйбышевского водохранилища, отмечена для некоторых озер и плесов ряда средних рек. Занимает участки дна с илистым и песчано-илистым грунтом и глубиной воды 40 - 80 см. Стрелолист, формирующий верхний ярус часто дает только плавающие листья и обычно не доминирует (проективное покрытие 10 - 40 %), эту роль выполняет рдест блестящий (50 - 80 %), либо, при слабом развитии последнего (5 - 10 %), она ложится на ряску маленькую и

ряску трехдольную, проективное покрытие которых может приближаться к 100 %. Кроме упомянутых видов, для отдельных сообществ ассоциации отмечены *Persicaria amphibia* (до 50 %), *Myriophyllum verticillatum* (до 20 %), *Butachium circinatum* (до 10 %), *Spirodela polyrhiza* (до 20 %), *Oenanthe aquatica* (до 5 %), *Butomus umbellatus* (+) и *Rorippa amphibia* (+). Средняя сырая надземная биомасса рдестово-стрелолистных фитоценозов не высока и равна 3,5 кг/м<sup>2</sup> (от 2,2 до 4,9 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно-сухая - 400 (190 - 600) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 340 (170 - 500) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1450 (720 - 2120) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Butomo-Sagittarietum sagittifoliae*. Наиболее характерна для песчано-илистых и илистых прибрежий рек и речных заног, заостровных мелководий и заливов водохранилищ при глубине воды от 0 до 80 см. Внешне такие сообщества выглядят как стрелолистные с разбросанными по ним разной плотности и размеров куртинами сусака, либо как сочетание в более или менее равном соотношении клонов этих видов. Последнее, очевидно, является собой начальный этап формирования данного типа сообществ. Проективное покрытие стрелолиста в фитоценозах ассоциации варьирует в пределах от 20 до 80 %, сусака - от 20 до 40 %. Кроме этого в них обычно присутствует *Lemna minor* (1 - 50 %), часто отмечается *Spirodela polyrhiza* (до 45 %), иногда бывают обильны *Potamogeton lucens* (до 60 %), *P. natans* (до 50 %), *Elodea canadensis* (до 40 %) и в небольших количествах встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna trisulca*, *Callitriche cophocarpa*, *Equisetum fluviatile*, *Agrostis stolonifera*, *Leersia oryzoides*. Средняя сырая надземная биомасса таких сообществ довольно высока - 9,15 кг/м<sup>2</sup> (от 4,0 до 13,5 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1,4 (0,7 - 2,4) кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,27 (0,65 - 2,1) кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 5360 (2740 - 8730) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Heteroherboso-Sagittarietum sagittifoliae*. Аналог соответствующей ассоциации сусака, но поскольку на обсохших мелководьях стрелолист проявляет себя слабо, гидрофильного варианта у этой ассоциации нет. Она характерна для заливов Куйбышевского водохранилища в условиях илистого грунта и глубины от 0 до 80 см. Состав сообществ: *Sagittaria sagittifolia* - проективное покрытие 20 - 70 %, *Alisma plantago-aquatica* - + - 30 %, *Sparganium erectum* - 5 - 10 %, *S. emersum* - 0 - 10 %, *Potamogeton lucens* - 5 - 80 %, *Lemna trisulca* - + - 95 %, *L. minor* - + - 40 %, *Spirodela polyrhiza* - 0-10 %, *Agrostis stolonifera* 10 - 80 %, *Oenanthe aquatica* - 5 - 40 %, *Rorippa amphibia* - 2 - 30 %; в отдельных ценозах отмечены единичные экземпляры *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Phalaroides arundinacea*, *Typha angustifolia*. Средняя сырая надземная биомасса всего 2,9 кг/м<sup>2</sup> (от 1,2 до 4,9 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 247 (102 - 417) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 208 (86 - 351) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 780 (360 - 1480) ккал/м<sup>2</sup>.

### 35. Формация ежеголовника всплывшего - *Sparganieta emersi*.

Сообщества этой формации наиболее часто встречаются на реках, реже на старицах и не играют значительной роли в растительном покрове озер, водохранилищ и прудов. Образуют две ассоциации.

Ассоциация *Sparganietum emersi*. В условиях различных грунтов и при глубине от 0 до 130 см распространена по всем типам рек, отмечается в старицах, изредка встречается в прудах, на мелководьях водохранилищ и озер. Проективное покрытие ежеголовника всплывшего в среднем около 70 % (от 15 до 95 %). В сообществах может присутствовать от 2 до 5 малообильных видов; наиболее часто из них отмечается роголистник темно-зеленый. Средняя сырая надземная биомасса ценозов ассоциации 4,4 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно-сухая - 540 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 490 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2060 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Hydroherboso-Sparganietum emersi*. Имеет такое же распространение и встречается в тех же условиях, что и предыдущая ассоциация, но не отмечена при глубине воды более 80 см и в сложении сообществ, кроме ежеголовника всплывшего (проективное покрытие 20-95 %), большую роль играют те или иные погруженные гидрофиты, из которых наиболее часто встречаемы и обильны *Elodea canadensis* (40 - 60 %), *Myriophyllum verticillatum* (20 - 95 %), *Potamogeton crispus* (20 - 80 %). В отдельных фитоценозах высокое проективное покрытие имеют *Ceratophyllum demersum* (до 80 %), *Lemna trisulca* (до 60 %), *Myriophyllum spicatum* (до 40 %), *Potamogeton lucens* (до 20 %), *P. pectinatus* (до 20 %). Прочие 12 видов макрофитов, отмеченных для этих сообществ, малообильны. По уровню продукции ассоциация мало отличается от предыдущей (сырая надземная биомасса в среднем равна 4,7 кг/м<sup>2</sup>).

### 36. Формация ежеголовника прямого - *Sparganieta erecti*.

Среди низкотравных гелофитов ежеголовник прямой - наиболее мощное растение с более отчетливыми эдификаторными свойствами. Его широко распространенные сообщества, хотя чаще всего и не занимают обширных площадей, в растительном покрове более заметны, чем ценозы предыдущих формаций данной группы.

Ассоциация *Sparganietum erecti*. Широко распространена по средним и малым рекам. На небольших речках (особенно в лесостепном Приволжье) ее ценозы нередко перекрывают все русло водотока. Обычна в заливах водохранилищ и на мелководьях озер, нередко встречается в старицах и в прудах. Занимает местообитания с песчаным, песчано-илистым и илистым грунтами при глубине воды от 0 (часто на обсохших отмелях) до 50 (85) см. В небольших количествах в фитоценозах могут присутствовать различные гидрофиты, гелофиты и гигрофиты. Проективное покрытие ежеголовника от 30 до 80 % (в среднем около 60 %). Средняя сырая надземная биомасса ценозов

ассоциации 5,3 кг/м<sup>2</sup> (от 2,7 до 9,8 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 630 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 550 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2340 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Lemno-Sparganietum erecti. Характерна для стариц, заливов водохранилищ, небольших озер и речных заног. Встречается в условиях илистого грунта и глубины воды 20 - 40 см. Сообщества обычно небольшие по площади. Проективное покрытие ежеголовника в них 60-70 %, совокупное покрытие рясковых на поверхности воды 80-95 %, подводный ярус представлен ряской трехдольной с проективным покрытием до 60 %. В качестве небольшой примеси обычно в этих ценозах присутствует *Ceratophyllum demersum* и могут быть отмечены некоторые другие макрофиты. Средняя биомасса сообществ несколько меньше, чем у ценозов предыдущей ассоциации. Соответственно она равна 4,7 кг/м<sup>2</sup> (от 2,9 до 6,5 кг/м<sup>2</sup>), 490 г/м<sup>2</sup>, 430 г/м<sup>2</sup> и 1050 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Hydroherboso-Sparganietum erecti. Распространена по илистым, песчано-илистым и песчаным грунтам прибрежий средних рек, стариц, озер, водохранилищ и прудов преимущественно при глубине 40 - 90 см. Площади сообществ от небольших до значительных. В них кроме ежеголовника прямого, проективное покрытие которого чаще всего варьирует в пределах 30-60%, всегда в большом обилии присутствуют рясковые и, с покрытием 20 - 80 %, 1 - 3 вида погруженных гидрофитов. Чаще всего это *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton lucens*, *Utricularia vulgaris*; в наиболее глухих заливах и сильно заросших старицах их могут дополнять *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae*. Биомасса таких сообществ, в зависимости от сочетания видов и их проективного покрытия, колеблется в очень широких пределах: в сыром весе - от 1,8 до 9,3 кг/м<sup>2</sup> (в среднем 4,6 кг/м<sup>2</sup>), в абсолютно сухом - от 183 до 780 (416) г/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - от 144 до 670 (352) г/м<sup>2</sup>, в энергетическом эквиваленте - от 610 до 2830 (1485) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Agrostio stoloniferae-Sparganietum erecti. Во многом это аналог разнотравных ассоциаций в формациях сусака и стрелолиста, но встречается она не только на периодически обсыхающих мелководьях Куйбышевского водохранилища, но и у берегов многих средних и малых рек на различных грунтах, при глубине до 40 (60) см. В ее сообществах, с одной стороны, реже встречаются и менее разнообразны гидрофиты, а с другой, им свойственен, хотя и не очень обильный (до 20 % проективного покрытия), но постоянно встречающийся вид *Agrostis stolonifera*. В числе других видов макрофитов в фитоценозах этого типа обычно, но как правило в небольшом обилии, присутствуют рясковые, очень часто (но не всегда) отмечаются *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica* и *Potamogeton lucens*; реже - *Persicaria amphibia*, *Sparganium emersum*, *Eleocharis palustris*; иногда - *Potamogeton natans*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea can-*

*didia*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*, *Lythrum salicaria*, *Stachys palustris*, *Solanum dulcamara* и другие растения. Проективное покрытие ежеголовника 20 - 40, поэтому биомасса сообществ в целом не высока. В среднем, в сыром весе, она равна 4,0 кг/м<sup>2</sup>, в абсолютно сухом - 380 г/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 330 г/м<sup>2</sup>, в энергетическом эквиваленте - 1390 ккал/м<sup>2</sup>.

### 37. Формация хвоща приречного - *Equiseteta fluviatilis*.

В отличие от других представителей низкотравных гелофитов индикаторные и средообразующие свойства хвоща приречного ярко выражены. Его сообщества часто обширны на водосмах и нередко на большом протяжении узкой полосой тянутся вдоль берегов водотоков.

Ассоциация Equisetetum fluviatilis. Характерна для песчаных и песчано-илистых наносов недавно возникших речных затонов, заног и стариц, для протяженных озерных отмелей с выраженными ветро-волновыми явлениями и таких же местообитаний на водохранилищах. Глубина воды, при которой могут быть встречены ее сообщества варьирует в широких пределах - от 0 до 130 см, но наиболее обычны они при глубине 30 - 60 см. Проективное покрытие хвоща высокое - от 60 до 100 %. Чаще всего его ценозы одновидовые, но при небольшой глубине в них в единичных экземплярах могут быть отмечены разнообразные макрофиты (от гидрофитов до гигрофитов). Продуктивность сообществ невысокая: сырая надземная биомасса в среднем равна 1,1 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 190 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 162 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 680 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Hydroherboso-Equisetetum fluviatilis. Наиболее свойственна старицам, отлогим зарастающим прибрежьям озер и водохранилищ. В сильно зарастающих заливах зоны подпора водохранилищ с постоянным уровнем наполнения ее сообщества окаймляют старицеобразные плесы среди манниковых топей. Нередка на протяженных мелководьях излучин средних рек. Предпочитает сильно заиленные грунты и глубину воды 20-40 см (от 0 до 80 см). В ее пределах можно выделить 3, сходные экологически, но различающиеся флористически и структурно, субассоциации: 1) *Hydroherboso-Equisetetum fluviatilis nupharosum* - двухъярусные сообщества, верхний ярус которых слагает хвощ с проективным покрытием 30-40 %, нижний, с покрытием 10-60 %, - кубышка, либо кувшинка, либо оба эти вида (погруженный ярус слабо развит или отсутствует); 2) Н.-Е. *potametosum* - дву- или трехъярусные сообщества: в первом, кроме хвоща (до 50 %) могут присутствовать (от отдельных экземпляров до 30 и более %) *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*, во втором (если он есть) - *Potamogeton natans* и (или) *Persicaria amphibia*, а также *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*; в третьем в большом обилии (до 90 %) бывает развит *Potamogeton lucens*; и 3) Н.-Е. *typicum* - сообщества, в которых развиты

все три яруса (рдестово-кубышково-хвощевые ценозы). Сырая надземная биомасса сообществ ассоциации в среднем равна 9,0 кг/м<sup>2</sup> (от 4,3 кг/м<sup>2</sup> для 1-й субассоциации до 14,7 кг/м<sup>2</sup> - для 3-й), абсолютно сухая - 1,7 (0,7 - 2,7) кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1440 (620 - 2265) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 6077 (2616 - 9558) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Heteroherboso-Equisetetum fluviatilis. Объединяет сообщества ключевых топей и мелководий рек, стариц, озер и водохранилищ со слабыми выходами ключей, с грубодетритно-илистыми, насыщенными окислами железа отложениями на дне при глубине воды 0-20 (40) см. На малых реках и речках-обычны в условиях слабо заиленного железисто-песчаного и ключевого каменистого дна. Флористический список сообществ ассоциации очень большой (в описаниях отмечено более 40 видов). Кроме хвоща приречного (проективное покрытие 30-40 %), наиболее часто встречаются и бывают довольно обильны (5-10, иногда до 40 и более %) *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Hippuris vulgaris*, *Rorippa palustris*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Elodea canadensis*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Galium palustre*, *Stachys palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Poa palustris*, *Cirsium setosum*; часты но не обильны *Iris pseudacorus*, *Ranunculus sceleratus*, *Veronica anagallis-aquatica* s. l. Сырая надземная биомасса сообществ ассоциации в среднем равна 2,2 кг/м<sup>2</sup> (хвощ при этом дает около 250 г/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 420 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 384 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1620 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 7. Группа формаций высокотравных гелофитов - *Aquiherbosa helophyta procera*.

Сообщества этой группы являются фоновыми для зоны воздушно-водных растений и в целом для водосема. Средняя оптимальная глубина воды для них равна 20-40 см, но очень часто краевые части их фитоценозов находятся в условиях глубины в 1 м и более.

#### 38. Формация камыша озерного - *Scirpeta lacustris*

Это самая глубоководная формация в группе. На озерах и на водохранилищах ее циркуобразные фитоценозы разных размеров обычно располагаются на краю пояса высокотравных гелофитов или отрываются от него и выдвигаются далеко вглубь акватории. Чаще всего встречается при глубине от 20 до 80 см на песчаных и песчано-илистых грунтах. В южной и юго-восточной части лесостепного и в степном Заволжье нередко замещается идентичными по составу, структуре и отношению к грунтам и глубине воды сообществами *Scirpus tabernaemontani*. Последние отмечены также на некоторых озерах Марийской низины. Формация представлена 3 ассоциациями.

Ассоциация Scirpetum lacustris. Очень широко распространена на реках, в озерах, старицах, на мелководьях водохранилищ, в прудах. В условиях малых рек и в верховьях средних сообщества ассоциации, чистые в центральной части и рясковые по краям, иногда перекрывают

все русло. Встречаются на различных (песчаных, каменистых, суглинистых и в разной степени заиленных) грунтах при глубине до 80 см (иногда глубже). Сообщества либо чистые или почти чистые (на открытых мелководьях), либо рясковые (чаще в небольших речных заводях или закрытых заливах и в старицах). Первые, очевидно, следует выделить в субассоциацию *Scirpeta lacustris typicum*, вторые - в субассоциацию *S. l. lemnosum*. Уровня ассоциации они, по-видимому, не соответствуют, поскольку фитоценозы с разной степенью выраженности ряскового покрова встречаются не толь в закрытых, но и в открытых местообитаниях. Проективное покрытие камыша 50 - 90 % (иногда почти до 100 %), рясковых - от 0 до 90 %. В пределах ассоциации отмечена максимальная надземная биомасса камыша озерного (р. Б. Кинель, глубина 80 см, грунт илисто-каменистый, максимальная длина побегов 254 см, количество - 445 шт./м<sup>2</sup>, проективное покрытие около 100 %): сырой вес биомассы 12,75 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухой - 5,95 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 5,47 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 23100 ккал/м<sup>2</sup>. Средние величины биомассы сообществ ассоциации соответственно равны 4,4 кг/м<sup>2</sup>, 2,4 кг/м<sup>2</sup>, 2,2 кг/м<sup>2</sup>, 9175 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Nuphareto-Scirpetum lacustris. Характерна главным образом для рек, на которых встречается на различных грунтах при глубине 40 - 80 см. Проективное покрытие камыша от 20 до 80 %. Наводный ярус слагает кубышка желтая (от 5 - 10 до 40 - 50 %), которую часто дополняют кувшинка (20 - 30 %), водокрас (2 - 30 %), ряска маленькая (2 - 10 %) и многокоренник (до 50 %). При наличии погруженных растений, они представлены роголистником и рдестом блестящим (около 10 %). Средняя сырая надземная биомасса сообществ ассоциации равна 5,3 кг/м<sup>2</sup> (от 3,4 до 8,75 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1,4 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,28 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 5400 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Heteroherboso-Scirpetum lacustris. Распространена у берегов рек, озер, стариц и заливов водохранилищ при глубине от 0 - 20 до 40 - 50 см. Из 40 отмеченных в сообществах ассоциации видов, кроме камыша озерного (проективное покрытие 30 - 85 %), наиболее заметны по покрытию (до 10 - 30 %, иногда больше) и частоте встречаемости (50 и более %) *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Phalaroides arundinacea*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*. Реже встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Nuphar lutea*, *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*. В сложении отдельных сообществ существенную роль играют *Bolboschoenus maritimus*, *Carex acuta*, *Sparganium emersum*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Solanum dulcamara*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton crispus*. Другие растения отмечаются редко и имеют незначительное обилие. Средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 5,7 кг/м<sup>2</sup> (от 1,0 до 12,6 кг/м<sup>2</sup>),

абсолютно сухая - 1,35 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,28 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 5400 ккал/м<sup>2</sup>. То есть, продукционные показатели практически такие же, как и у предыдущей ассоциации.

### 39. Формация рогоза узколистного - *Typheta angustifoliae*

Одна из наиболее характерных для растительного покрова водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Выделяется наибольшим разнообразием синтаксонов (12) среди формаций воздушно-водных растений.

Ассоциация *Typhetum angustifoliae*. Характерна как для средних и малых рек, так и всех типов водоемов. Встречается в разнообразных (но главным образом открытых) местообитаниях, на различных грунтах, при глубинах от 0 до 90 (110) см. Как показали наблюдения на Куйбышевском водохранилище, 1-2 года сообщества рогоза узколистного без заметного ущерба могут выдерживать затопление на 2-метровую глубину и лишь затем начинают изреживаться. Проективное покрытие растений в фитоценозах от 20 до 90 %. Максимальная их высота в наиболее глубоких местах достигает 320 см. Сообщества у открытых берегов обычно односоставные, в относительно защищенных местах в них в небольших количествах присутствуют рясковые, роголистник темно-зеленый и другие гидрофиты, а также единичные экземпляры *Carex acuta*, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*. Средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 5,5 кг/м<sup>2</sup> (от 1,8 до 17,4 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 720 (от 236 до 2250) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 670 (220 - 2100) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2830 (930 - 8860) ккал/м<sup>2</sup>. Максимальная биомасса рогоза была отмечена на р. Б. Черемшан в условиях илистого грунта и глубины воды 20 - 40 см, при проективном покрытии 95 %, плотности травостоя 130 шт./м<sup>2</sup> и высоте растений 310 см.

Ассоциация *Lemno-Typhetum angustifoliae*. Характерна для стариц, внутриростовых и межростовых мелководий и протоков водохранилищ, сильно зарастающих участков озер и прудов. Встречается преимущественно на сильно заиленных грунтах при глубине до 1 м. Проективное покрытие рогоза варьирует в широких пределах - от 15 до 70 %. При высоких его величинах рясковые обычно представлены лишь занимающими всю поверхность воды *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza*, при низких (15 - 20 %) и особенно при средних (30 - 40 %) - в ценозах очень высокое обилие имеет *Lemna trisulca*. Всего в фитоценозах ассоциации отмечено 13 видов макрофитов, большинство из которых малообильны. Но на мелководьях Куйбышевского водохранилища в их составе в большом количестве может быть представлена *Salvinia natans*. Особенно распространенным этот вариант сообществ был в первые годы становления водохранилища (Голубева и др., 1990). Сейчас он также нередок, но наиболее ярко проявляется лишь в годы всплеск массового развития этого растения. Средняя

сырая надземная биомасса ценозов ассоциации равна 7,6 кг/м<sup>2</sup> (от 1,9 до 17,2 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 965 (241 - 2180) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 898 (225 - 2030) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3790 (950 - 8570) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Ceratophyllo-Typhetum angustifoliae*. Широко распространена по плесовым участкам средних рек, по защищенным от ветра отмелям и заливам озер и водохранилищ, нередко в старицах и прудах. Обычна на песчаных, песчано-илистых и илистых грунтах при глубинах от 0 до 110 см. Оптимум глубин 30-70 см. В сообществах ассоциации обычно хорошо развит погруженный ярус, чаще всего представленный сочетанием *Ceratophyllum demersum* (30-80 %) и *Lemna trisulca* (до 70 %), и как правило имеется плотный покров рясковых на поверхности воды. Средняя сырая надземная биомасса таких сообществ равна 8,4 кг/м<sup>2</sup> (от 1,2 до 13,7 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1025 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 950 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4010 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Stratioto-Typhetum angustifoliae*. Встречается лишь в зонах подпора водохранилищ по неглубоко затопленным бывшим старицам на сильно илистых и торфяно-илистых грунтах при глубине 40 - 60 см. Ее сообщества характеризуются невысоким проективным покрытием рогоза (20 - 40 %) и значительным (40 - 80 %) - телореза алоэвидного. Кроме этого обычно имеется в разной степени развитый наводный покров рясковых. Сырая надземная биомасса, определенная в одно из таких фитоценозов была равна 8,7 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 1010 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 934 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3940 ккал/м<sup>2</sup> (почти совпадает со средней биомассой сообществ предыдущей ассоциации).

Ассоциация *Potameto-Typhetum angustifoliae*. Распространена на Куйбышевском водохранилище, где наиболее часто встречается по межростовым мелководьям в местах с глубиной более 1 м, но отмечается и в заливах при глубине 10 - 40 см. Помимо типичного варианта, в сообществах которого представлены 2 или более видов рдестов, можно выделить вариант с рдестом блестящим (он тяготеет к более глубоким местам) и вариант с рдестом пронзеннолистным (более открытые и мелководные участки). При средних величинах проективного покрытия у рогоза 50 % и у рдестов - 60 % (до 95 %) средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 9,2 кг/м<sup>2</sup> (от 6,1 до 12,2 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1170 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1060 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4470 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Persicarieto amphibiac-Typhetum angustifoliae*. Также типично водохранилищная ассоциация. Она довольно часто встречается по мелководьям между островами, по узким протокам, у открытых берегов заливов в условиях обычно слабо заиленных песчаных и супесчаных грунтов при глубине от 15 - 20 до 120 см. В описанных сообществах рогоз узколистный имел проективное покрытие от 20 до 60 %, горец земноводный - от 10 до 80 %,

рясковые - до 40 - 60 %, реже в них отмечались сальвиния, водокрас, рдесты и другие макрофиты (всего 18 видов). Средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 5,9 кг/м<sup>2</sup> (от 2,8 до 11,8 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 840 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 790 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3330 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Nuphareto-Typhetum angustifoliae. Характерна для рек лесостепного Заволжья (особенно часто встречается на р. Сок). Обычна на песчаных и песчано-илистых грунтах при глубине 60 - 80 см. Проективное покрытие рогоза узколистного и кубышки желтой как правило невысокое: первого - 10 - 40 (редко до 60) %, второй - 5 - 40 %. Не всегда, но часто в сообществах бывают обильны рясковые (*Spirodela polyrhiza* - 30 - 60 %, *Lemna minor* - 10-30 %) и водокрас (до 20 %). Иногда в них отмечаются *Ceratophyllum demersum* (до 10 %), *Nymphaea candida* (до 5 %), *Alisma plantago-aquatica* (до 40 %), *Sparganium erectum* (до 5 %), *Sagittaria sagittifolia* (+), *Lythrum salicaria* (до 10 %). Средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 5,7 кг/м<sup>2</sup> (от 3,9 до 7,8 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1080 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1015 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4280 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Sparganieto erecti-Typhetum angustifoliae. Имеет широкое распространение на средних реках лесостепного и степного Заволжья. Связана с илистыми грунтами и глубиной воды до 50 см. Величины проективного покрытия рогоза узколистного и ежеголовника прямого невысокие и близкие друг другу: в среднем около 40 % у рогоза и около 35 % - у ежеголовника. Кроме этих, постоянных для фитоценозов ассоциации видов, в них бывают обильны *Ceratophyllum demersum* (20 - 40 %), *Spirodela polyrhiza* (до 40 %), *Hydrocharis morsus-ranae* (до 20 %). Часто встречается, но не обильна *Lemna minor* (до 2 %). Другие, иногда отмечаемые виды представлены единичными экземплярами. Средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 6,5 кг/м<sup>2</sup> (от 5,3 до 8,3 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1020 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 960 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4040 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Typhetum latifoliae-angustifoliae. Отмечена на ряде стариц р. Илети в пределах территории ГПНП "Марий Чодра", в которых занимала обширные площади в условиях сильно илистого дна и глубины воды 40 - 60 см. Проективное покрытие обоих видов рогоза менялось в пределах 20 - 60 %. Поверхность воды в той или иной степени была покрыта рясковыми, к которым иногда примешивался водокрас. Биомасса не измерялась.

Ассоциация Scirpeto lacustris-Typhetum angustifoliae. Объединяет сообщества контактного, или переходного типа, в которых более быстро вегетативно размножающийся рогоз узколистный окружает и проникает в ценозы камыша озерного. Имеет широкое распространение, но не очень частую встречаемость. Наиболее характерна для стариц, озер и средних рек. Отмечается на различных (но

чаще на илистых) грунтах при глубине воды от 10 - 30 до 80 - 110 см. Среднее проективное покрытие рогоза в сообществах около 60 (от 30 до 80) %, камыша озерного - около 30 (15 - 40) %. На наиболее мелких местах в ценозах обычно присутствует (1 - 3 %) осока острая. Другие виды по встречаемости и обилию малозначительны. Средняя сырая надземная биомасса сообществ равна 8,55 кг/м<sup>2</sup> (от 5,6 до 10,9 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1,9 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,7 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 7290 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Glycerieto maxinae-Typhetum angustifoliae. Достаточно часто встречается в местах контакта сообществ рогоза и манника, что обычно наблюдается у отлогих берегов широких протоков, между островами и в заливах водохранилищ на илистых, торфяно-илистых и песчано-илистых грунтах при глубине от 20 - 40 до 150 см. То есть, это такие же переходные фитоценозы, как и у предыдущей ассоциации, но в данном случае наблюдается наступление не рогоза, а манника на рогоз. Проективное покрытие рогоза не превышает 40 %, манника - 35 %. Обычно бывают обильны рясковые (до 80 - 90 % покрытия как у *Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza*, так и у *Lemna trisulca*), с покрытием 1-25 % присутствует *Utricularia vulgaris*, на мелких местах обычен *Phalaroides arundinacea* (5 - 10 %). В ценозах отмечены также *Persicaria amphibia* (1 %), *Hydrocharis morsus-ranae* (+). Травостой в таких сообществах малопродуктивный: средняя сырая надземная биомасса равна 2,2 кг/м<sup>2</sup> (от 1,4 до 2,8 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 270 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 250 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1055 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация Heteroherboso-Typhetum angustifoliae. Характерна для протоков и прибрежий широких заливов Куйбышевского водохранилища, в условиях переменного уровня которого в норме занимает местообитания с глубиной 0 - 30 см, но часто оказывается то на обсохшем грунте, то при глубине до 90 см. Имеет обширный флористический состав, в котором, кроме рогоза узколистного (проективное покрытие 15 - 80 %), наиболее часто встречаемыми видами являются *Carex acuta* (до 70 %), *Equisetum fluviatile* (до 30 %), *Phalaroides arundinacea* (до 5 - 10 %), *Stachys palustris* (до 40 %), *Cirsium setosum* (до 20 %), *Spirodela polyrhiza* (до 30 %), *Lemna trisulca* (до 20 %), *L. minor* (до 10 %), *Persicaria amphibia* (до 5 %), *Potamogeton pectinatus* (до 5 %). В отдельных ценозах значительное покрытие имели *Eleocharis palustris* (до 20 %), *Rorippa amphibia* (до 20-30 %), *Butomus umbellatus* (до 10 %), *Poa palustris* (до 15 %), *Ranunculus sceleratus* (до 70 %). Участие других видов было незначительным. Средняя сырая надземная биомасса сообществ 4,25 кг/м<sup>2</sup> (от 1,4 до 9,4 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 580 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 540 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2280 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 40. Формация рогоза широколистного - *Typheta latifoliae*

На территории Среднего Поволжья сообщества ро-

гоза широколистного играют значительную роль лишь на прудах, в карьерах, копанях, канавах, хотя встречаются и в старицах, озерах, иногда отмечаются не реках. Они были весьма заметны на первых этапах формирования растительного покрова Куйбышевского водохранилища (Голубева и др., 1990), но сейчас в нем практически отсутствуют. Встречающиеся ценозы формации большим разнообразием не отличаются и все они могут быть отнесены к двум ассоциациям.

Ассоциация *Typhetum latifoliae*. Присущи молодым искусственным водоемам. На относительно старых и в естественных водоемах встречаются лишь при глубине 40 - 60 см. Кроме рогоза широколистного, имеющего проективное покрытие 30-90 %, в фитоценозах в той или иной степени развит покров из рясковых.

Ассоциация *Heteroherboso-Typhetum latifoliae*. Имеют место при глубине 0 - 20 см. Флористический состав, обогащенный многими гело- и гидрофитами разнообразен. Рогоз и рясковые обычно дополняются (нередко обильными) *Alisma plantago-aquatica* и *Phalaroides arundinacea*. Часто встречаются *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Lythrum salicaria*, *Sagittaria sagittifolia*, *Lycopus europaeus*. Другие разнообразные представители прибрежной и береговой флоры имеют меньшую частоту встречаемости.

#### 41. Формация рогоза Лаксмана - *Typheta laxmannii*

Сообщества рогоза Лаксмана показаны для ряда прудов Самарской области (Соловьева, 1995) и Сусканского залива Куйбышевского водохранилища (Голубева и др., 1990). Мною они встречены в одной из обводненных низин под Казанью и в такой же низинке на берегу оз. Средний Кабан в черте этого города. Не располагая геоботаническими описаниями фитоценозов вида, могу лишь отметить, что те сообщества, которые я видел могут быть отнесены к ассоциациям *Typhetum laxmannii* (оз. Ср. Кабан, в плотном ценозе с покрытием около 80 %, кроме рогоза, в небольшом количестве присутствовали многокоренник и ряска маленькая) и *Cariceto acutae-Typhetum laxmannii* (низина под Казанью, рогоз с проективным покрытием около 40 % рос на мелководье при глубине 10-20 см среди осоки острой с покрытием около 70 % и двукосточника тростникового, имеющего покрытие около 20 %).

#### 42. Формация манника большого - *Glycerieta maximae*

Очень характерна для средневолжских водохранилищ и значительно реже встречается на озерах, старицах, реках и прудах. Сообщества формации обычно связаны с торфяно-илистыми и с сильно заиленными супесчаными и суглинистыми грунтами. Чаше всего отмечаются при глубине 20 - 40 см, но обычно и на обсохших мелководьях, на их достаточно глубоководных местах, доходя до глубины в 170 см в виде сплавинообразных образований и сплавин.

Ассоциация *Glycerietum maximae*. Самая распространенная в формации. Ее сообщества либо одновидовые

с проективным покрытием от 10 до 100 % (обычно 80 - 95 %), либо (чаще) с небольшой долей участия многокоренника и ряска маленькой и единичными экземплярами двукосточника тростникового, частухи подорожниковой, хвоща приречного, жерушника земноводного. Представлена двумя вариантами: речным и водохранилищным. Ценозы первого, изредка встречающегося на средних реках территории, формируют прямостоячая форма манника большого, имеющая высоту побегов до 175 см. Ценозы второго образованы ползгающей формой этого растения. Побеги последнего имеют длину до 100 - 120 см, лежат на воде или грунте и приподнимаются лишь в верхней трети или в верхней половине. Они часто укореняются в узлах, заносятся илом и таким образом образуют приповерхностные корневища, легко вымываемые из грунта при высоких подъемах воды. Кратковременные повышения водного уровня на 0,5 - 1 м благотворно влияют на манник: идет интенсивный рост его побегов, повышается фитомасса. Но если этот уровень держится весь вегетационный сезон, а тем более несколько сезонов, то уже в конце первого из них наблюдается отделение части побегов с корневищами от грунта. На второй год большинство зарослей вида находится в сплавинообразном состоянии. На третий - происходит сильное изреживание таких плавающих полей из переплетенных корневищ и приподнимающихся над водой побегов. Одновременно идет закрепление манника на новых, более высоких уровнях рельефа. Средняя сырая надземная биомасса ценозов ассоциации равна 6,1 кг/м<sup>2</sup> (от 0,5 до 8,2 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 854 (70 - 1290) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 804 (66 - 1210) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3390 (280 - 5110) ккал/м<sup>2</sup>.

#### Ассоциация *Lemno trisulcae-Glycerietum maximae*

Характерна для затопленных стариц в зонах подпора водохранилищ. Обычна при глубине 40-120 см. Проективное покрытие манника варьирует в широких пределах, но в среднем близко к 50 %. В фитоценозах обильны *Spirodela polyrhiza*, *Lemna minor*, а также *Lemna trisulca*, которая либо одна заполняет весь погруженный ярус, либо содоминирует в нем с *Myriophyllum verticillatum* или с *Utricularia vulgaris*. По этому сочетанию погруженных гидрофитов можно выделить 3 субассоциации: 1) *Lemno trisulcae-Glycerieta maximae typicum*, 2) *L. t.-G. m. myriophyllosum* и 3) *L. t.-G. m. utriculosum*. Первая из них в среднем менее продуктивна, чем две других (сырая биомасса соответственно равна 3,8, 5,3 и 5,4 кг/м<sup>2</sup>). Сырая надземная биомасса в среднем для ассоциации равна 4,25 кг/м<sup>2</sup> (от 0,9 до 13,9 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 513 (122 - 1260) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 477 (114 - 1140) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2010 (481 - 4810) ккал/м<sup>2</sup>.

#### Ассоциация *Equiseto fluviatilis-Glycerietum maximae*

Разнотравные, с большим числом разнообразных видов, сообщества ассоциации широко распространены на водохранилищах и нередко на прудах, в старицах и озерах,

встречаются на средних и малых реках. Обычно они занимают обсыхающие мелководья и прибрежья с глубиной до 20 см. Кроме манника большого (проективное покрытие от 15 до 95 %), в них практически постоянно присутствуют *Equisetum fluviatile* (+ - 40 %) и *Phalaroides arundinacea* (+ - 20 %). Часто встречаются и нередко имеют высокое обилие (5 - 10, иногда до 30 %) *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia*, *Stachys palustris*, *Typha angustifolia*, *Utricularia vulgaris*. Также часто, но в единичных экземплярах отмечаются *Cirsium setosum*, *Iris pseudacorus*, *Persicaria amphibia*, *Potentilla anserina*, *Urtica dioica*. Средняя сырая надземная биомасса таких сообществ равна 2,8 кг/м<sup>2</sup> (от 1,5 до 5,4 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 400 (215 - 770) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 370 (200 - 720) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1560 (845 - 3040) ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Typheto latifoliae-Glycerietum maximae*. Объединяет манниковые сплавины с разнообразной гидро- и гелофитной флорой, среди которой наиболее заметным видом является *Typha latifolia*, имеющий проективное покрытие от 5 до 30 %. Эти сплавины отмечены на некоторых озерах Марийской низины.

#### 43. Формация тростника южного - *Phragmiteta australis*

Характерна для всех типов водоемов и водотоков. Широко распространена по всей территории. Встречается на всех типах грунтов при глубине от 0 до 150 (190), но чаще не глубже 60 - 70 см. Тростник является самым мощным эдификатором среди воздушно-водных растений, и везде, где его сообщества наступают на другие, они поглощают их, поэтому все ценозы с участием тростника, даже если он по проективному покрытию уступает каким-то другим высокотравным гелофитам, отнесены в данную формацию.

Ассоциация *Phragmitetum australis*. Распространена по всем типам водных объектов при глубине от 0 до 150 см. На реках встречается как на плесовых, так и на перекатных участках. На водоемах проективное покрытие тростника от 10 % (при большой глубине и на волнобойных мелководьях прибрежий водохранилищ и озер) до 80 - 100 %, господствуют фитоценозы с покрытием 80 - 90 % (в среднем 83 %). По пологом тростника в небольших количествах могут присутствовать виды водных и околоводных растений (на площадках описаний их отмечено 49). Средняя сырая надземная биомасса сообществ 3,8 кг/м<sup>2</sup> (от 1,8 до 7,4 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 912 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 860 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3630 ккал/м<sup>2</sup>. В условиях рек тростниковые фитоценозы обычно имеют в среднем более высокую плотность травостоя (среднее проективное покрытие 94 %, число побегов до 575 шт./м<sup>2</sup>), меньшее флористическое разнообразие и более высокую продуктивность - средние показатели биомассы соответственно равны: 7,5 кг/м<sup>2</sup> (от 5,0 до 10,5 кг/м<sup>2</sup>), 2,5 кг/м<sup>2</sup>, 2,15 кг/м<sup>2</sup> и 9090 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Spirodela-Phragmitetum australis*. Также широко распространена, но связана со старицами и более защищенными участками мелководий озер, водохранилищ и рек с преобладающей глубиной воды 40 - 80 см. Среднее проективное покрытие тростника в сообществах около 50 %. На поверхности воды покров из многокоренника обыкновенного (30 - 90 %) и ряски маленькой (до 80 %) с примесью водокраса (фитоценозы водоемов), либо только многокоренника или многокоренника с небольшой примесью ряски (фитоценозы рек), подводный ярус отсутствует (реки) или занят ряской трехдольной (до 90 %), к которой в небольших количествах могут примешиваться роголистник и пузырчатка обыкновенная (водоемы) (т. е. прослеживается 2 варианта ассоциации - речной и озерный). Из-за разреженности тростника продуктивность ценозов низкая: средняя сырая надземная биомасса равна 2,4 кг/м<sup>2</sup> (от 0,9 до 3,6 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 456 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 423 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 1785 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Ceratophyllo-Phragmitetum australis*. Отмечена на р. Сок в условиях песчаных и песчано-илистых грунтов при глубине до 90 см. Для фитоценозов ассоциации характерно преобладание по величине проективного покрытия роголистника темно-зеленого (в среднем около 70 %) над тростником (около 50 %). В наводном ярусе сообществ преобладал водокрас (от 5 до 80 %), тогда как проективное покрытие многокоренника не превышало 10 %, а ряски маленькой - 1 %. В одном из таких ценозов отмечена уруть мутовчатая (10 %) и единичные экземпляры стрелолиста и ряски трехдольной. Средняя сырая надземная биомасса была равна 6,4 кг/м<sup>2</sup> (от 4,95 до 9,4 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1,14 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 1,03 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4340 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Nuphareto-Phragmitetum australis*. Характерна для той же р. Сок, на которой часто встречается на суженных участках русла с сильным течением и быстрым нарастанием глубины от берега. В таких условиях сообщества тростника (проективное покрытие 25 - 70 %) с кубышкой желтой (покрытие от 5 до 80 %), доходящие до глубины 140 см, имеют ширину 2 - 3 м. В отдельных ценозах этого типа при слабом развитии кубышки в наводном ярусе бывают обильны *Hydrocharis morsus-ranae* (5 - 80 %), *Spirodela polyrrhiza* (40 - 80 %), *Lemna minor* (20 - 30 %). При разреженном тростнике в сложении сообществ принимают участие *Sparganium erectum* (до 20 %), *Ceratophyllum demersum* (до 10 %), *Potamogeton pectinatus* (до 5 %), *Sagittaria sagittifolia* (до 3 %). В небольшом количестве могут быть представлены другие виды макрофитов. Средняя сырая надземная биомасса фитоценозов равна 4,0 кг/м<sup>2</sup> (от 2,9 до 6,1 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 850 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 760 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 3220 ккал/м<sup>2</sup>.

Ассоциация *Equiseto fluviatilis-Phragmitetum australis*. Широко распространена на реках, озерах, в старицах, отмечается для топких концевых участков заливов водо-

хранилищ. Занимает прибрежья с глубиной до 70 см и сильно заиленным дном. Для ее фитоценозов характерно большое проективное покрытие тростника - 70 - 90 % при покрытии хвоща в 20 - 40 %. В них очень часто имеет высокое обилие ряска трехдольная (70 - 95 %). На небольшой глубине у берегов флора сообществ обогащается за счет *Carex acuta* (до 10 %) и небольшой примеси некоторых гигрофитов. По уровню продуктивности ассоциация близка к предыдущей.

#### Ассоциация *Scirpeto lacustris-Phragmitetum australis*.

Изредка встречается на реках, озерах, старицах и водохранилищах на илистых грунтах при глубине 0 - 80 см. Среднее проективное покрытие тростника 60 %, камыша озерного - 50 %. Другие виды в сообществах ассоциации большой роли не играют. Средняя сырая надземная биомасса фитоценозов равна 6,6 кг/м<sup>2</sup> (от 4,0 до 8,3 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 2,26 кг/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 2,08 кг/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 8780 ккал/м<sup>2</sup>.

#### Ассоциация *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis*.

Распространена по всей территории. Наиболее часто отмечается на старицах, озерах, в широких протоках, на заостровных и открытых мелководьях водохранилищ. Встречается на песчаных, песчано-илистых и илистых грунтах при глубины до 1 м. Первый ярус таких сообществ, имеющий проективное покрытие 50 - 80 % и высоту 1,5 - 2,5 м, сложен тростником и рогозом узколистным, к которым иногда примешивается *Phalaroides arundinacea*. Ассоциация имеет несколько субассоциаций. У фитоценозов субассоциации *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis typicum* другие ярусы не выражены или представлены небольшим числом растений. Для субассоциации Т. а.-Ph. а. *ceratophyllosum* характерно значительное развитие роголистника темно-зеленого и рясковых. Для Т. а.-Ph. а. *potamogetonum* - представленность в погруженном ярусе *Potamogeton lucens* либо *P. perfoliatus*. Для Т. а.-Ph. а. *heteroherbosum*, фитоценозы которой занимают наиболее мелководные места (0 - 20 см), свойственно участие разнообразных гелофитов и гигрофитов. Биомасса была измерена в одном таком сообществе со средними близкими величинами проективных покрытий тростника и рогоза. В сыром виде она была равна 5,6 кг/м<sup>2</sup>, в абсолютно сухом - 790 г/м<sup>2</sup>, по органическому веществу - 736 г/м<sup>2</sup>, по валовой энергии - 3105 ккал/м<sup>2</sup>.

### III. Класс формаций. Гигрогелофитная

растительность - *Aquiherbosa hygrophilophyta*.

Данный класс формаций представляет экотонную растительность урезом воды. Относящиеся к нему фитоценозы характерны для заболоченных и сырых берегов, для пограничной линии между водой и сушей, для мелководий с глубиной 10 - 20 (40) см. В условиях последних значительные по площади сообщества образуют лишь некоторые из гигрогелофитов.

#### 44. Формация осоки острой - *Cariceta acutae*.

Наиболее широко распространенная формация дан-

ного класса, отмечаемая для всех типов водоемов и водотоков. Представлена 2 ассоциациями: *Caricetum acutae* и *Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae*. Первая характерна для зоны уреза воды. Ее сообщества сложены осокой острой с проективным покрытием около 100 %, которую дополняют многие береговые гигрофиты и мезофиты, отмечаемые в выходящей из воды части ценоза, а также виды низкотравных гелофитов и погруженных и плавающих гидрофитов в обводненной ее части. Но все они присутствуют в незначительном числе экземпляров и существенной роли в сложении и продукции сообществ не играют. Вторая ассоциация присуща отлогим берегам водоемов и водотоков с признаками заболачивания и 1,5 - 10-метровой полосе мелководий возле них с глубиной воды до 30 см. В формировании ее фитоценозов, кроме осоки острой (проективное покрытие 60 - 90 %), существенную роль принимает *Equisetum fluviatile* (до 20 - 40 %) и часто присутствуют *Phalaroides arundinacea* (до 15 %), *Lythrum salicaria*, *Stachys palustris*, *Carex rostrata*, *C. vesicaria* (все до 2-5 %) и ряд других менее обильных видов, представляющих как береговые, так и водные растения. Надземная фитомасса сообществ *Caricetum acutae* почти в 2 раза ниже, чем сообществ *Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae*: в сыром виде она соответственно равна 2,8 и 5,3 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно-сухом - 530 и 1000 г/м<sup>2</sup>, в органическом веществе - 485 и 920 г/м<sup>2</sup>, в валовой энергии - 2050 и 3880 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 45. Формация осоки пузырчатой - *Cariceta vesicariae*

Нередко встречается по низким топким берегам озер и в заболачивающихся заливах водохранилищ, иногда отмечается на реках, в прудах и старицах. Представлена ассоциацией *Caricetum vesicariae heteroherbosa*. Многовидовые сообщества ассоциации (всего в них отмечено 56 видов) имеют общее проективное покрытие 80-100 %. У доминанта (*Carex vesicaria*) этот показатель равен 40-50 %. Кроме него обычно присутствуют *Carex acuta* (до 20 %), *C. riparia* (до 15 %), *Equisetum fluviatile* (до 5 %) и разнообразные гигрофиты, в числе которых наиболее часто отмечаются *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Phalaroides arundinacea*, *Galium palustre*, *Rorippa amphibia* и др. Средняя сырая надземная фитомасса сообществ равна 3,05 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно-сухая - 576 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 529 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2232 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 46. Формация ситника болотного

- *Eleocharieta palustris*.

Широко распространена и встречается на всех типах водных объектов по урезу воды и на мелководьях с глубиной до 20 (40) см. Все отмеченные сообщества могут быть отнесены к ассоциации *Eleocharietum palustris*. Их видовой состав обычно не богатый (до 10 видов при обсыхании). Проективное покрытие *Eleocharis palustris* от 10 до 60 - 80 %. Средняя сырая надземная фитомасса сообществ равна 1,1 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно-сухая - 210 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 192 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 810 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 45. Формация сабельника болотного

- *Comareta palustris*.

Сообщества формации, представленной ассоциацией *Comaretum palustris*, в которых наряду с сабельником болотным (проективное покрытие в среднем около 80 %) обычно присутствуют *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Iris pseudacorus*, *Lysimachia vulgaris*, *Stachys palustris* и ряд других (всего 15) видов макрофитов разных экологических групп, характерны для заболачивающихся прибрежий и отвершков заливов озер, водохранилищ и стариц. По последним они доходят до степной зоны. Сырая надземная фитомасса одного из описанных сообществ была равна 2,8 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно-сухая - 560 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 526 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 2220 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 46. Формация омежника водного

- *Oenanthe aquatica*.

Представлена ассоциацией *Oenanthetum aquaticae*, сообщества которой характерны для очень мелководных (с глубиной до 20 см) разливов и подтопленных низин на низких берегах водохранилищ и крупных прудов. Встречается на небольших старицах, в сильно обмелевших и заиленных вершинах крупных стариц. Отмечается на некоторых озерах и в речных заногах и затонах. Часто это почти чистые заросли омежника с проективным покрытием от 30-40 до 70-80 %. В старицах и на разливах к нему примешивается *Alisma plantago-aquatica*. На Куйбышевском водохранилище, в условиях переменного уровня наполнения последнего, его сообщества при обсыхании обогащаются потом долго сохраняющимися и при затоплении на глубину до 20 см *Alopecurus aequalis* (10 - 40 %), *Rorippa amphibia* (до 10 %) и рядом других береговых гидрофитов, при длительном (2 - 3 вегетационных сезона) сохранении глубины в 20 - 40 см в этих сообществах появляется слабый покров рясовых (до 15 - 20 %) и развиваются *Ceratophyllum demersum* (до 80 %), *Potamogeton berchtoldii* (до 10 %), *Myriophyllum verticillatum* (до 5 %), *Utricularia vulgaris* (+), *Lemna trisulca* (+). Такие гидрофильные варианты существуют 1 - 2 года, поэтому им вряд ли следует придавать более высокий статус. Средняя сырая фитомасса сообществ равна 3,0 кг/м<sup>2</sup>. Наиболее велика она у гидрофильного варианта (3,5 кг/м<sup>2</sup>) и ниже - у типичного (2,9 кг/м<sup>2</sup>). По сухому же и органическому веществу, как и по валовой энергии, картина обратная: у типичного варианта их величины соответственно равны 200 и 165 г/м<sup>2</sup>, 696 ккал/м<sup>2</sup>, у гидрофильного - 180 и 141 г/м<sup>2</sup> и 595 ккал/м<sup>2</sup>.

#### 47. Формация жерушника земноводного

- *Rorippeta amphibiae*.

Фитоценозы с доминированием жерушника земноводного (ассоциация *Rorippeta amphibiae*) широко распространены по обсыхающим мелководьям Куйбышевского водохранилища, а в годы, когда летний уровень воды имеет высокие отметки, занимают обширные площади у берегов заливов, протоков и заостровных мелководий. Послед-

ний, гидрофильный их вариант недолговечен: в первый высоководный год растения жерушника, оторванные от субстрата и образующие плотный, плавающий на поверхности воды ковер, выглядят процветающими, но уже на следующий год они могут совсем не появиться, либо несут отпечаток явного угнетения. Проективное покрытие жерушника обычно высокое (70 - 95 %), флористический состав сообществ разнообразный и значительно меняющийся в зависимости от обводненности местообитаний. На обсохших мелководьях частыми и довольно обильными спутниками жерушника земноводного бывают *Alopecurus aequalis* (до 60 %), *Rumex maritimus* и наземная форма *Persicaria amphibia* (до 30 %); при обводнении эти виды частично или полностью замещаются *Oenanthe aquatica* (до 40 %) и покровом из *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza* (30 - 60 %), к которым в отдельные годы примешивается *Salvinia natans* (30 - 40 %). Но еще чаще и в том и в другом варианте жерушник образует чистые или почти чистые и очень густые ценозы. Средняя сырая биомасса жерушниковых сообществ 4,8 кг/м<sup>2</sup> (от 4,25 до 5,5 кг/м<sup>2</sup>), абсолютно сухая - 1050 (900 - 1200) г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 980 (820 - 1060) г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 4135 (3460 - 4470) ккал/м<sup>2</sup>.

#### 48. Формация полевицы побегообразующей

- *Agrosteta stoloniferae*.

Представлена почти чистыми сообществами ассоциации *Agrostetum stoloniferae* с проективным покрытием полевицы побегообразующей 85 - 100 %. Широко распространена по рекам, где при наличии протяженных отмелей с глубиной 5 - 10 см может занимать заметные площади, но чаще тянется очень узкой (около 0,5 м ширины) полосой вдоль обнаженных отлогих берегов, песчаных и каменистых кос, осередышей и пляжей. Реже встречается на озерах и в старицах и очень часто - на Куйбышевском водохранилище, где на часто обсыхающих и вновь затопляемых отмелях в отдельные годы образует обширные поля. Средняя сырая фитомасса ее сообществ равна 1,85 кг/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая - 160 г/м<sup>2</sup>, запас органического вещества - 107 г/м<sup>2</sup>, валовая энергия - 452 ккал/м<sup>2</sup>.

Численное отображение синтаксономического разнообразия растительности разных водных объектов и распределения числа ассоциаций по классам их встречаемости дано в табл. 26. Из последней видно, что наибольшим разнообразием синтаксонов выделяется растительность водораздельных озер (102 ассоциаций 43 формации). Для растительного покрова рек характерно пониженное число формаций (38) при большом разнообразии ассоциаций (97), а для растительности водохранилищ - противоположная картина (соответственно 43 и 95). Наиболее низким синтаксономическим разнообразием отличается растительность прудов и стариц. Разнообразие ассоциаций и формаций водных растений в целом закономерно понижается с северо-запада на юго-восток (табл. 26), что совпадает

Таблица 26. Число синтаксонов в водной растительности Среднего Поволжья и их распределение по классам встречаемости

Синтаксоны и классы встречаемости	Водные объекты						Физико-географические провинции					
	Р	О	С	В	П	Об	I	II	III	IV	V	VI
Число синтаксонов												
Число формаций	38	43	42	43	34	50	47	39	44	41	40	40
Число ассоциаций	97	102	92	95	66	142	128	89	105	103	101	85
Ассоциаций на формацию	2,6	2,4	2,3	2,3	2,0	2,9	2,8	2,4	2,5	2,6	2,6	2,2
Число ассоциаций по классам встречаемости												
1	20	18	17	7	15	34	18	30	14	5	13	10
2	20	23	17	21	20	34	29	23	27	21	24	18
3	24	28	22	26	10	30	34	16	25	34	26	25
4	15	11	12	21	14	23	24	11	21	21	19	15
5	18	22	24	20	7	21	23	9	18	22	19	17

Примечание: I - Лесная провинция Низменного Заволжья, II - Лесная провинция Вятско-Камской возвышенности, III - Лесостепная провинция Приволжской возвышенности, IV - Лесостепная провинция Низменного Заволжья, V - Лесостепная провинция Высокого Заволжья, VI - Степная провинция Сыртового Заволжья.

Обозначения водных объектов и классов встречаемости см. по табл. 5.

с таким же падением флористического разнообразия растительного покрова водных экосистем региона.

Завершая характеристику синтаксонов растительного покрова водосмов и водотоков Среднего Поволжья отмечаю следующие общие закономерности:

1. С уменьшением глубины воды нарастает сложность и разнообразие сообществ водных растений, но на границе воды и суши все эти показатели резко падают.

2. Состав ассоциаций наиболее распространенных формаций макрофитов представляет собой ряды динамики усложнения состава и структуры сообществ от одновидовых к многовидовым, при этом каждый все более сложно устроенный фитоценоз формации гидрофитов занимает последовательно все меньшую глубину, тогда как для сообществ гелофитов характерна обратная тенденция.

3. Если усложнение сообществ ассоциаций разных поясов водной растительности идет скачкообразно (новое качество появляется только в следующем поясе), то усложнение ценозов в пределах формаций протекает постепенно, отражая динамику биотопа.

4. Эти два однонаправленных процесса не всегда напрямую связаны друг с другом. Усложнение сообществ от глубоководных мест к мелководьям у берега идет за счет встречного потока эдификаторов и внедрения их в более глубоководные сообщества. Динамика же фитоценозов одной формации в гидрофитных поясах растительности как бы повторяет сукцессионный ряд зарастания свободных от макрофитов мелководий: вначале появляются односоставные заросли вида, определяющего будущую формацию, затем, с вселением новых растений и изменением биотопа, формируется последовательный ряд сооб-

ществ, соответствующих изменяющимся условиям среды обитания, и так до смены эдификатора и, следовательно, изменения формации. В поясе же гелофитов, при глубине воды 40 - 80 см, имеют место как данный процесс, так и процесс увеличения разнообразия и сложности сообществ за счет присоединения к формации измененных вселением ее доминанта сообществ других поясов растительности. При глубине менее 20 см наблюдается вторичное упрощение ценозов высокотравных гелофитов.

5. Имеющие место во многих наиболее широко распространенных формациях циклы ассоциаций с одними и теми же детерминантами (Lemno-, Ceratophyllo-, Potamo-, Nuphareto-, Heteroherboso-) говорит о сходстве формирования их сообществ в одних и тех же или близких условиях среды.

Для оценки уровня синтаксономического разнообразия растительного покрова водосмов и водотоков Среднего Поволжья сопоставим полученные данные с подобными литературными материалами для других регионов.

Б. Ф. Свириденко (1997 б), например, для континентальноводного типа растительности Северного Казахстана выделяет 2 подтипа, 4 класса формаций, 24 группы формаций, 64 формации и субформации, 122 группы ассоциаций и аций, 190 ассоциаций и аций. Всего 232 синтаксона низшего ранга: 118 ассоциаций, 31 вариант ассоциаций, 72 ации, 11 вариантов аций (ацией автор называет основную синтаксономическую единицу систематизации ценозов и объединяет в нее проценозы с одним и тем же набором доминантов, со сходным общим флористическим составом, одинаковым относительным возрастом и формирующиеся в близких экологических условиях). Свою систему синтаксонов Б. Ф. Свириденко называет доми-

нантной, но из текста упомянутой статьи и по результатам выполненной классификационной работы видно, что она сходна с принятой мною доминантно-детерминантной системой, поэтому наши данные вполне сопоставимы. И они свидетельствуют, что синтаксономический состав растительности водных объектов Среднего Поволжья по числу ассоциаций богаче такового в Северном Казахстане (соответственно 140 и 118). Но если учесть свойственное казахстанским водоемам большое разнообразие в растительном покрове проценозов, к которым Б. Ф. Свириденко (1997 б) относит группировки макрофитов, развивающихся на обсыхающих мелководьях озер и неустоявшихся сформироваться в фитоценозы, то в этом случае более богатой следует признать растительность североказахстанскую (140 и 190 синтаксонов ранга ассоциации соответственно). Это же следует и из сравнения числа форма-

ций (48 и 64), в которых в обеих флорах среднем почти одно и то же число ассоциаций и ассоциаций и аций (2,9 и 3,0).

Иную картину дают материалы И. М. Распопова (1985) по растительному покрову больших озер Северо-Запада России. Из них следует, что озерную растительность этого региона составляют макрофитные сообщества 121 ассоциаций, относящиеся к 50 формациям. То есть, здесь при чуть большем числе формаций, чем в водной растительности Среднего Поволжья, заметно меньше ассоциаций и ниже их среднее число в формации (2,4), что говорит о некоторой обедненности синтаксономического состава растительного покрова озер Северо-Запада.

Таким образом, растительный покров средневолжских водоемов и водотоков по синтаксономическому разнообразию занимает промежуточное положение между северо-западной и южной (казахстанской) водной растительностью.

## Глава 5. Фитопродукция

Заращение водоемов и водотоков - это прежде всего процесс продукционный. Именно продукционные характеристики отдельных растений и образуемых ими сообществ во многом определяют степень выраженности и интенсивность этого процесса, поэтому большинство гидробиотических работ, посвященных проблемам зарастания водоемов и водотоков и общей характеристики их растительного покрова в той или иной степени затрагивают вопросы продуктивности водных растений и их сообществ, оценивают запасы макрофитов в изучаемых водных экосистемах (Голубева, 1936; Богачев, 1950; Щербатов, 1950; Катанская, 1954, 1960 а, б, 1963; Экзерцев, 1958, 1966 б; Матвеев, 1963; Гасвская, 1966; Голубева, 1968, 1973, 1976 в; Белавская, Кутова, 1966; Кутова, 1968; Распопов, 1968, 1973, 1977б, 1978 б, в, 1985, 1992; Корелякова, 1970, 1972, 1977; Мишин, Грибовская, 1970; Белавская, Серафимович, 1973, 1977; Экзерцев, Довбня, 1974; Eriksson, 1974; Белоконов, 1976; Варфоломеева, 1976; Гладышев, 1977, Довбня, 1977, 1979 а; Клокина, 1977; Raspopov et al., 1977; Петрова, 1978; Hejný et al., 1981; Westlake, 1982; Goldyn, 1984; Эфендиева, 1988; Anderson, Kalff, 1988; Canfield, Duarte, 1988; Голубева и др., 1990; Canfield et al., 1990; Husák, Gorbik, 1990; и многие др.).

Данная работа не является исключением из этого правила. В предыдущей главе уже приводились необходимые для общей характеристики данные по продуктивности фитоценозов различных ассоциаций. Ниже будут рассмотрены различные продукционные показатели популяций и сообществ основных доминантов растительного покрова водоемов и водотоков Среднего Поволжья, дана оценка запасов биомассы макрофитов в средневолжских реках, озерах, старицах, водохранилищах и прудах, показана интенсивность зарастания в летний период этих водных объектов.

### 5.1. Продукционные характеристики макрофитов и их сообществ

Уровень продуктивности растений оценивается по их биомассе и продукции. Биомасса растений, или их сухой, воздушно-сухой, либо абсолютно сухой вес, рассчитанный на единицу площади сообществ, дает информацию о доли тех или иных растений или фитоценозов в общей биомассе экосистемы в конкретный момент времени. Продукция же, под которой понимается суммарное увеличение фитомассы за единицу времени, показывает интенсивность продукционных процессов в учитываемый период и именно ее уровень определяет темпы зарастания водной экосистемы. Наиболее важную роль при этом играет чистая первичная продукция, под которой, согласно "Международной биологической программы" (цит. по: Воронов, 1973, с. 82), понимается "...фактическое приращение фитомассы (прирост) за определенный промежуток времени на единицу площади, т. е. общая первичная продукция за вычетом вещества, использованного гетеротрофами, вещества, использованного на дыхание и процессы роста, и веществ, выделенных корнями и надземными органами растений". В дальнейшем, говоря о продукции, будет иметься в виду именно эта - чистая первичная продукция.

Конечно, рассматривая зарастания водоема как процесс длительного постепенного заполнения его чаши остатками организмов совместно с привносимыми извне минеральными частицами (Работнов, 1978) и учитывая, что эти остатки имеют не только растительное, но и животное происхождение, лучше было бы знать общую первичную продукцию. Но такие работы по водным макрофитам редки. Был, например, проведен расчет общей первичной продукции для *Zostera marina* L. (Lindeboom et al.,

1982). Он показал, что валовая первичная продукция морской травы в соленом оз. Гревелинген (Нидерланды) составляла 340 г С/м<sup>2</sup>, чистая продукция - 130 г С/м<sup>2</sup>, 60 г С/м<sup>2</sup> израсходовано на дыхание этого растения, а 150 г С/м<sup>2</sup> было потреблено другими организмами, обитающими в зарослях *Z. marina*. Чаще же в литературе можно встретить лишь разрозненные сведения о количествах выделяемых в окружающую среду и используемых на дыхание и рост продуцируемых гидрофитами веществ (Goulder, 1970; Смирнова, 1975, 1980; Биочино, 1977; Lipkin et al., 1986; Best, Dassen, 1987; Лукина, Смирнова, 1988; Лукина, 1990, 1991, 1992; и др.). Но и они малочисленны и их сложно соотносить с другими работами по продуктивности. Несколько более разнообразны публикации о потреблении и степени выедания биомассы водных макрофитов различными беспозвоночными (Смирнов, 1961; Гасевская, 1966; Skuhrauv, 1978; Wienhuis, Ierland, 1978; Schmidt, 1983; Wallace, O'Hop, 1985; Scott, Hauskins, 1987; Sand-Jensen, Madsen, 1989; Lodge, 1991; Jakobsen, Sand-Jensen, 1994; и др.) и позвоночными животными (Тихвинский, 1931; Липин, 1950; Смирнский, 1950, 1952; Воронихин, 1953; Данилов, 1958; Пашкевич, 1965; Чащухин, 1975; Fraser, 1979; Kjell, 1979; Доброхотова и др., 1982; Папченков, 1984 а, 1988 б, 1990 г; Аюпов и др., 1989; и др.). Однако эти данные также трудно привести к какому-либо общему знаменателю из-за их несопоставимости в виду того, что получены они для тех или иных отдельных видов животных или их групп, а не для всей или большей части животного населения конкретной водной экосистемы. Кроме этого, потребление фитомассы животными очень сильно зависит от динамики численности последних. Поэтому оценка доли первичной продукции, потребляемой гетеротрофами, требует специальных исследований, которые явно выходят за рамки данной работы.

### 5.1.1. Биомасса

Биомасса растений обычно делится на надземную и подземную. Первая исследуется гораздо чаще, чем вторая. Обусловлено это прежде всего чисто техническими причинами - биомассу подземных органов и на суше в полной мере учесть гораздо сложнее, чем надземных, а в условиях водопокрытого грунта эта сложность неизмеримо выше. Кроме того, принято считать (и не без основания), что роль подземных органов водных многолетников в обороте органического вещества значительно ниже, чем у наземных. Мною также основное внимание уделено биомассе и продукции надземных органов водных макрофитов.

Анализ материалов по биомассе растений показал, что речные макрофиты изучаемого региона в среднем на 25 % более продуктивны, чем водохранилищные и на 27 % - чем озерные (Папченков, 1982). Поэтому данные по ним приведены отдельно (табл. 27 и табл. 28). Объясняет-

ся такая существенная разница в величинах надземной биомассы разным уровнем обеспечения элементами питания растений рек и непроточных или слабопроточных водоемов. Ведь еще В. Р. Вильямс отмечал, что речные долины находятся в оптимальных условиях солевого режима, так как через них проходят все соли и мелкозем, смываемые с водоразделов (цит. по: Беклемишев, 1956, с. 80). Руслу же рек служат транзитными путями переноса всех этих веществ и речные фитоценозы имеют постоянный приток солей, необходимых для питания растений, что способствует образованию повышенной биомассы последних. Кроме того, на территории Среднего Поволжья речные воды характеризуются в среднем более высоким уровнем общей минерализации (в большинстве случаев она лежит в пределах 400 - 900 мг/л), нежели воды озер и водохранилищ (в пределах 100 - 500 мг/л) (см. соответствующие разделы главы 2). Отчетливую же положительную реакцию гидрофитов на повышенную концентрацию солей в водном растворе отмечали Г. М. Мишин и И. Ф. Грибовская (1970) при изучении продуктивности водных растений озер Урала. Эта же реакция видна и из работы И.А. Петровой (1978), которой изучалась растительность озер лесной зоны Южного Урала с минерализацией воды 120 - 500 мг/л и озер лесостепного Урала с минерализацией 0,7 - 18,0 г/л (Сергеева, Шерман, 1978). По табличным данным, приведенным в статье (Петрова, 1978) нетрудно подсчитать, что биомасса макрофитов лесостепных озер, воды которых богаты солями, в среднем в 1,27 раза выше биомассы слабоминерализованных южно-таежных озер.

Отмеченная разница - это средняя величина. При парном же сравнении видов обнаруживается, что не все они более продуктивны в реках. Так, речные популяции *Utricularia vulgaris* дают явно меньшую биомассу, чем озерные, что вполне соответствует экологии этого вида. Но вот несколько меньшая средняя продуктивность в реках *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Sparganium erectum* и *Scirpus lacustris* воспринимается как неожиданность, поскольку речные сообщества с доминированием этих растений распространены так же широко, как и озерные. Отчасти разрешить это противоречие можно, сравнив не только средние данные по биомассе в целом для вида, но и данные по классам проективного покрытия (табл. 27 и 28). При этом окажется, что биомасса и рдеста гребенчатого, и рдеста пронзеннолистного на реках все же в действительности выше, а не ниже, чем в озерах и водохранилищах. И это имеет место по всем классам проективного покрытия. Пониженные же средние величины биомассы речных популяций рдестов обусловлены учетом в них данных по низшим классам проективного покрытия, по которым нет данных по биомассе этих видов в озерах и водохранилищах.

Иначе обстоит дело с продуктивностью ежеголовника прямого и камыша озерного. У первого из них биомасса

Таблица 27. Сырая надземная биомасса макрофитов рек при различном проективном покрытии, в кг/м<sup>2</sup>

Виды растений	Число укозов	Классы проективного покрытия, в %				Средняя по виду
		до 30	31-60	61-90	91-100	
Гидрофиты						
<i>Batrachium circinatum</i>	2		2,4	6,0		4,2
<i>Ceratophyllum demersum</i>	33	0,4	1,1	2,6	6,5	3,7 ± 0,62
<i>Elodea canadensis</i>	6	0,2	1	1,5	4,6	3,2 ± 0,94
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	10	0,4	1,3	2,5		1,8 ± 0,34
<i>Myriophyllum spicatum</i>	4		0,8	3,0	10,5	6,2
<i>Nuphar lutea</i>	23	0,6	1,9	3,5	13,1	3,3 ± 0,52
<i>Nymphaea candida</i>	10	0,9	2,2	2,8	16,2	2,3 ± 0,15
<i>Persicaria amphibia</i>	15	0,5	1,2	4,5		1,7 ± 0,42
<i>Potamogeton compressus</i>	2			2,8		2,8
<i>P. crispus</i>	6	0,2	-	2,5	8,9	3,4
<i>P. friesii</i>	2			4,1		4,1
<i>P. lucens</i>	24	0,5	2,2	6,3	11,7	6,2 ± 0,87
<i>P. natans</i>	10	1,0	1,4	4,6		3,2 ± 0,75
<i>P. pectinatus</i>	15	0,2	1,0	2,0	3,8	1,6 ± 0,29
<i>P. perfoliatus</i>	11		1,8	4,7	8,5	3,7 ± 0,67
<i>Utricularia vulgaris</i>	2		1,0	1,2		1,1
Гелофиты						
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	5	0,7	1,7			0,9 ± 0,13
<i>Butomus umbellatus</i>	27	0,7	3,4	6,9		4,1 ± 0,32
<i>Equisetum fluviatile</i>	8	0,1	0,9	2,0	6,2	3,0 ± 0,70
<i>Glyceria maxima</i>	31	0,6	2,4	3,6	10,3	5,2 ± 0,63
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	16	0,8	3,4	6,6	10,1	5,0 ± 0,81
<i>Scirpus lacustris</i>	31	0,8	2,6	4,3	10,2	4,5 ± 0,52
<i>Sparganium emersum</i>	12	0,4	0,8	3,8	7,5	3,9 ± 0,76
<i>S. erectum</i>	32	1,3	2,9	4,8	8,7	4,6 ± 0,37
<i>Phragmites australis</i>	54	0,7	1,5	2,8	12,0	4,9 ± 0,72
<i>Typha angustifolia</i>	66	1,0	4,0	7,5	14,1	6,8 ± 0,39
<i>T. latifolia</i>	2		3,2	7,8		5,5
Гигрогелофиты						
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	10	0,2	0,7	2,2	4,9	2,9 ± 0,77
<i>Carex acuta</i>	2			1,0	2,8	1,9
<i>Eleocharis palustris</i>	3		0,3	1,0	2,0	1,1
<i>Phalaroides arundinacea</i>	10	-	-	3,0	5,3	4,2 ± 0,49

речных популяций при низших и среднем классе проективного покрытия ниже, а при очень высоком покрытии - заметно выше, чем у озерных, т. е. вряд ли следует говорить о преимуществе того или другого типа местообитаний при оценке уровня продуцирования этого вида. Но то, что положительная реакция на постоянный подток питательных элементов сказывается только при очень высокой плотности растений, показывает, что это скорее озерный вид, нежели речной. Кстати, это же в полной мере отно-

сится и к такому широко распространенному гидрофиту, как *Ceratophyllum demersum* (табл. 27 и 28). А вот материалы по биомассе камыша озерного явно свидетельствуют о том, что название данного растения точно отражает сущность его экологии - биомасса надземных органов камыша на озерах как при высоком, так и при низком проективном покрытии выше, чем на реках.

Из приведенных выше материалов можно сделать следующих два вывода: 1) в целом речные популяции

Таблица 28. Сырая надземная биомасса макрофитов водоемов Среднего Поволжья при различном проективном покрытии

Виды растений	Число укозов	Классы проективного покрытия, в %				Средняя по виду
		до 30	31-60	61-90	91-100	
Гидрофиты						
<i>Ceratophyllum demersum</i>	19		1,2	2,7	4,7	3,8 ± 0,41
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	4	-	1,3	2,2		1,5 ± 0,33
<i>Lemna trisulca</i>	11		0,4	0,8	3,4	1,7 ± 0,30
<i>Lemna</i> + <i>Spirodela</i>	6			0,9	1,6	1,0 ± 0,11
<i>Myriophyllum spicatum</i>	2				8,4	8,4
<i>M. verticillatum</i>	3			1,7	10,0	7,6
<i>Persicaria amphibia</i>	25	0,4	1,4	2,4	3,9	1,4 ± 0,24
<i>Potamogeton biflorus</i>	7		0,7		6,3	3,1
<i>P. lucens</i>	15	0,4	1,6	2,6	5,8	4,5 ± 0,57
<i>P. pectinatus</i>	15		0,6	1,5	3,1	2,0 ± 0,25
<i>P. perfoliatus</i>	3			2,8	4,6	4,0 ± 0,60
<i>Stratiotes aloides</i>	5			3,6	5,8	4,6 ± 0,56
<i>Utricularia vulgaris</i>	2			1,7	9,4	5,6
Гелофиты						
<i>Butomus umbellatus</i>	8	0,4	1,7	3,6	6,8	3,3 ± 0,93
<i>Equisetum fluviatile</i>	6	0,2	0,6		7,6	1,5
<i>Glyceria maxima</i>	20	0,5	2,5	3,8	6,8	4,7 ± 0,51
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	7	0,4	1,3	2,1		1,5 ± 0,25
<i>Scirpus lacustris</i>	23	1,1	3,6	5,8	11	5,6 ± 0,61
<i>Sparganium erectum</i>	15		3,7	5,2	7,5	5,2 ± 0,34
<i>Phragmites australis</i>	40		0,8	1,9	3,7	2,8 ± 0,10
<i>Typha angustifolia</i>	83	2,6	4,9	8,2	13,5	7,0 ± 0,20
Гигрогелофиты						
<i>Agrostis stolonifera</i>	1			0,8		0,8
<i>Alopecurus aequalis</i>	18	0,1	0,3	0,5		0,4 ± 0,05
<i>Carex acuta</i>	9		0,8	2,4	4,9	2,5 ± 0,67
<i>C. riparia</i>	3			3	5,4	3,8 ± 0,86
<i>Oenanthe aquatica</i>	10	-	1,4	2,6	3,3	2,5 ± 0,22
<i>Phalaroides arundinacea</i>	7	0,2	1,2	2,5	6,3	1,6 ± 0,85
<i>Rorippa amphibia</i>	15	0,7	1,9	4,5	5,2	2,3 ± 0,46

водных и воздушно-водных растений в условиях Среднего Поволжья примерно на четверть продуктивнее, чем озерные и водохранилищные; 2) постоянная подпитка минеральными веществами в водотоке стимулирует повышение продукции не у всех водных макрофитов, а лишь у тех, на которые течение воды оказывает незначительное негативное воздействие, компенсируемое этой подпиткой, либо не оказывает его вовсе.

Разница в уровнях продуктивности растительности рек и водоемов учитывалась при расчете интенсивности их зарастания. При определении же продукционных характеристик различных типов растительных сообществ она специально не подчеркивалась, но проявлялась при

выделении ассоциаций, субассоциаций или вариантов фитоценозов, характерных главным образом для рек или, наоборот, для непроточных водоемов (см. предыдущую главу). При продукционных характеристиках формаций водных растений эта разница нивелировалась в силу того, что подавляющее большинство из них содержит как речные, так и озерные сообщества. Но когда фактические материалы по продуктивности сообществ, полученные при исследовании рек и растительного покрова Куйбышевского водохранилища были обесценены раздельно (табл. 29 и 30), то оказалось, что на уровне формаций отмеченная разница проявляется еще более отчетливо, чем при учете данных по видам макрофитов, поскольку она усиливается

Таблица 29. Наземная фитомасса основных формаций речных макрофитов Среднего Поволжья

Классы формаций и формации	n	Сырой вес, кг/м <sup>2</sup>	Абсолютно сухой вес, кг/м <sup>2</sup>	Органическое вещество, кг/м <sup>2</sup>	Валовая энергия, ккал/м <sup>2</sup>
<i>Aquiherbosa genuina</i>					
<i>Ceratophylleta demersi</i>	13	5,7 ± 0,3	0,29 ± 0,02	0,23 ± 0,01	966 ± 42
<i>Elodeeta canadensis</i>	24	4,5 ± 0,8	0,62 ± 0,11	0,53 ± 0,09	2246 ± 399
<i>Myriophylleta spicati</i>	4	9,6 ± 1,4	1,10 ± 0,16	0,96 ± 0,14	4070 ± 610
<i>Nuphareta luteae</i>	91	6,2 ± 0,2	0,75 ± 0,03	0,67 ± 0,02	2814 ± 84
<i>Nymphaeeta candidae</i>	12	7,5 ± 1,3	0,72 ± 0,12	0,62 ± 0,10	2616 ± 401
<i>Potameta lucentis</i>	15	8,0 ± 0,9	1,21 ± 0,14	0,91 ± 0,10	3840 ± 422
<i>Potameta pectinati</i>	8	3,3 ± 0,9	0,40 ± 0,10	0,33 ± 0,09	1393 ± 380
<i>Potameta perfoliati</i>	8	5,8 ± 0,6	0,58 ± 0,06	0,46 ± 0,04	1941 ± 169
<i>Aquiherbosa helophyta</i>					
<i>Butometa umbellati</i>	4	11,8 ± 1,5	1,40 ± 0,18	1,19 ± 0,15	5022 ± 63
<i>Equiseteta fluviatilis</i>	4	1,4 ± 0,2	0,15 ± 0,02	0,12 ± 0,01	506 ± 42
<i>Sagittarieta sagittifoliae</i>	14	5,9 ± 0,9	0,53 ± 0,08	0,44 ± 0,06	1857 ± 273
<i>Sparganieta emersi</i>	26	4,6 ± 0,5	0,59 ± 0,07	0,52 ± 0,06	2194 ± 273
<i>Sparganieta erecti</i>	32	5,5 ± 0,5	0,69 ± 0,06	0,61 ± 0,05	2574 ± 210
<i>Glyccrieta maximae</i>	18	8,3 ± 0,9	1,16 ± 0,12	1,09 ± 0,11	4600 ± 46
<i>Phragmiteta australis</i>	38	5,9 ± 0,3	1,32 ± 0,07	1,23 ± 0,06	5191 ± 253
<i>Scirpeta lacustris</i>	33	5,2 ± 0,5	0,70 ± 0,07	0,63 ± 0,06	2659 ± 252
<i>Typheta angustifoliae</i>	62	7,8 ± 0,3	0,95 ± 0,04	0,89 ± 0,04	3756 ± 168

Примечание: n - число описанных сообществ, для которых рассчитана биомасса

Таблица 30. Наземная фитомасса основных формаций макрофитов Куйбышевского водохранилища

Классы формаций и формации	n	Сырой вес, кг/м <sup>2</sup>	Абсолютно сухой вес, кг/м <sup>2</sup>	Органическое вещество, кг/м <sup>2</sup>	Валовая энергия, ккал/м <sup>2</sup>
<i>Aquiherbosa genuina</i>					
<i>Ceratophylleta demersi</i>	29	4,1 ± 0,2	0,23 ± 0,01	0,18 ± 0,01	763 ± 38
<i>Elodeeta canadensis</i>	5	5,1 ± 0,6	0,49 ± 0,06	0,40 ± 0,05	1705 ± 200
<i>Hydrochaeta morsus-ranae</i>	6	3,8 ± 0,6	0,18 ± 0,03	0,13 ± 0,02	565 ± 89
<i>Lemno minori-Spirodeleta</i>	6	1,1 ± 0,3	0,08 ± 0,01	0,07	263 ± 71
<i>Lemneta trisulcae</i>	27	1,8 ± 0,0	0,09 ± 0,00	0,07 ± 0,00	288 ± 14
<i>Myriophylleta spicati</i>	2	8,6	0,92	0,80	3390
<i>Myriophylleta verticillati</i>	3	5,3	0,43	0,345	1456
<i>Nymphaeeta candidae</i>	1	5,2	0,605	0,485	2047
<i>Persicarieta amphibii</i>	17	1,9 ± 0,3	0,22 ± 0,04	0,20 ± 0,03	840 ± 143
<i>Potameta biformis</i>	9	2,3 ± 0,7	0,18 ± 0,05	0,16 ± 0,05	658 ± 210
<i>Potameta pusilli</i>	8	2,2 ± 0,4	0,18 ± 0,03	0,14 ± 0,02	599 ± 107
<i>Potameta lucentis</i>	36	4,0 ± 0,3	0,42 ± 0,03	0,31 ± 0,02	1312 ± 101
<i>Potameta pectinati</i>	7	1,8 ± 0,4	0,22 ± 0,05	0,18 ± 0,04	738 ± 162
<i>Potameta perfoliati</i>	3	4,0	0,43	0,34	1435
<i>Stratioteta aloidis</i>	10	6,2 ± 0,5	0,40 ± 0,03	0,34 ± 0,03	1431 ± 114
<i>Utricularieta vulgaris</i>	2	6,3	0,26	0,20	848
<i>Aquiherbosa helophyta</i>					
<i>Butometa umbellati</i>	9	5,0 ± 0,7	0,53 ± 0,08	0,45 ± 0,07	1900 ± 294

Классы формаций и формации	n	Сырой вес, кг/м <sup>2</sup>	Абсолютно сухой вес, кг/м <sup>2</sup>	Органическое вещество, кг/м <sup>2</sup>	Валовая энергия, ккал/м <sup>2</sup>
<i>Equiseteta fluviatilis</i>	1	2,2	0,42	0,38	1620
<i>Sagittarieta sagittifoliae</i>	19	2,4 ± 0,3	0,20 ± 0,02	0,16 ± 0,02	696 ± 84
<i>Sparganieta erecti</i>	26	4,8 ± 0,5	0,48 ± 0,05	0,42 ± 0,05	1772 ± 213
<i>Glycerieta maximae</i>	41	4,3 ± 0,2	0,56 ± 0,03	0,52 ± 0,03	2200 ± 116
<i>Phragmiteta australis</i>	19	3,1 ± 0,3	0,70 ± 0,07	0,65 ± 0,06	2756 ± 248
<i>Scirpeta lacustris</i>	19	5,3 ± 0,4	0,95 ± 0,07	0,85 ± 0,06	3591 ± 251
<i>Typheta angustifoliae</i>	115	6,0 ± 0,2	0,78 ± 0,03	0,68 ± 0,02	2878 ± 121

Примечание: n - число описанных сообществ, для которых рассчитана биомасса

за счет разницы в биомассе содоминирующих и мало-обильных видов. Вместе с тем из этих таблиц видно, что формации элодеи и хвоща приречного в условиях водохранилища имеют более высокие показатели продуктивности, чем в условиях рек.

Биомасса фитоценозов прямо связана с величинами проективного покрытия растений, доминирующих в них. Наибольшей биомассой обладают те ассоциации той или иной формации, сообщества которых являются либо одновидовыми (чистыми) с проективным покрытием 90 - 100 %, либо сложенными двумя-тремя доминантами, каждый из которых имеет проективное покрытие больше 50 %. Многовидовые сообщества водных растений, для которых характерно низкое проективное покрытие доминанта (30 - 40 %) и наличие 5-8 менее обильных (покрытие 10 - 15 %) сопутствующих видов, как правило, обладают не-большой биомассой.

Все сказанное относится к сырой надземной биомассе. Но большинством исследователей она признается наименее точной и в продукционных исследованиях отдается предпочтение абсолютно сухой массе растений, запасу органического вещества и его энергетическому эквиваленту. Действительно, в ряде случаев необходимо пользо-ваться

именно этими показателями, поскольку опираясь только на данные по сырой биомассе можно прийти к не совсем правильным выводам. Так, например, проверяя на своем материале утверждение, что "размеры продукции растительности увеличиваются от глубинных частей озер к периферии, достигая обычно максимума в "зоне гелофи-тов" (Работнов, 1978, стр. 281), и пользуясь только ре-зультатами определения сырой биомассы можно заклю-чить, что это утверждение неверно. Об этом говорят дан-ные табл. 31 (в этой и последующих таблицах строка по группе формаций макроводорослей и водных мхов опу-щена, поскольку отсутствуют данные по их продуктивности в условиях Среднего Поволжья), из которых видно что сы-рая надземная биомасса сообществ зоны гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями заметно вы-ше, чем сообществ низкотравных и даже высокотравных гелофитов (соответственно 6,8, 5,4 и 5,65 кг/м<sup>2</sup>) и в целом сообщества гидрофитов несколько превосходят по про-дуктивности со общества гелофитов (5,7 и 5,5 кг/м<sup>2</sup>). Од-нако из материалов по сухому и органическому веществу и особенно по валовой энергии следует, что у сообществ гелофитов масса органики выше, чем в ценозах гидрофи-тов (табл. 31).

Таблица 31. Средняя надземная биомасса сообществ макрофитов по классам и группам формаций

Синтаксоны	n	Сырой вес, кг/м <sup>2</sup>	Абсолютно сухой вес, г/м <sup>2</sup>	Запас орга-нического вещества, г/м <sup>2</sup>	Валовая энер-гия, ккал/м <sup>2</sup>
<i>Aquiphytosa genuina</i>	47	5,6 ± 0,46	732 ± 82	617 ± 71	2638 ± 296
<i>Aquiherbosa genuina demersa natans</i>	6	4,7 ± 0,85	238 ± 34	186 ± 33	831 ± 141
<i>Aquiherbosa genuina submersa radicans</i>	22	5,4 ± 0,54	690 ± 89	575 ± 76	2427 ± 321
<i>Aquiherbosa genuina radicans foliis natantibus</i>	17	6,8 ± 0,97	1031 ± 160	885 ± 139	3139 ± 587
<i>Aquiherbosa genuina natans</i>	2	2,7	143	124	1038
<i>Aquiherbosa helophyta</i>	39	5,5 ± 0,40	977 ± 104	885 ± 94	3692 ± 402
<i>Aquiherbosa helophyta humilis</i>	16	5,4 ± 0,73	789 ± 165	698 ± 149	2840 ± 650
<i>Aquiherbosa helophyta procera</i>	23	5,65 ± 0,47	1108 ± 129	1016 ± 115	4286 ± 485
<i>Aquiherbosa hygrohelophyta</i>	7	3,4 ± 0,46	526 ± 143	475 ± 138	2010 ± 579

Примечание: n - число ассоциаций, для которых рассчитана биомасса

В связи с этим, данные по сухому и органическому веществу, их энергии, по зольности и влажности водных растений региона несомненно важны и интересны. Поэтому приведу соответствующие материалы, полученные в ходе исследования растительного покрова водотоков и водоемов Среднего Поволжья (табл. 32).

Из табличных данных видно, что самую высокую общую влажность (94,8 %) и зольность (21,4 %) имеют погруженные гидрофиты. Это означает, что им присуща

самая низкая среди водных макрофитов калорийность. Наиболее высоким содержанием органического вещества среди гидрофитов, в связи с несколько пониженными влажностью и зольностью, выделяются укореняющиеся растения с плавающими на поверхности воды листьями. Низкотравные гелофиты по этим показателям близки к погруженным укореняющимся гидрофитам. А максимальные запасы органического вещества и энергии имеют высокотравные гелофиты и гидрогелофиты (табл. 32).

Таблица 32. Общая влажность и зольность макрофитов Среднего Поволжья

Виды растений	Части растений	Общая влажность, в %		Зольность, в %	
		n	Ошибка средней	n	Ошибка средней
Гидрофиты					
<i>Batrachium trichophyllum</i>	над			4	16,3 ± 0,50
<i>Ceratophyllum demersum</i>	все	9	94,9 ± 1,10	13	22,8 ± 2,71
<i>Elodea canadensis</i>	над	7	88,6 ± 0,97	8	24,4 ± 5,23
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	все	20	94,0 ± 0,83	5	21,9 ± 2,63
<i>Lemna trisulca</i>	все	10	94,9 ± 1,10	13	22,8 ± 2,71
<i>Lemna + Spirodela</i>	все	17	92,7 ± 0,59	17	14,9 ± 0,29
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	над	7	93,6 ± 1,30	11	20,7 ± 1,75
<i>Nuphar lutea</i>	над	2	90,3 ± 1,35	4	12,2 ± 0,59
	под	9	88,0 ± 1,26	14	9,6 ± 1,31
<i>Persicaria amphibia</i>	над	13	82,0 ± 0,76	2	8,5 ± 2,75
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	над	1	87,5	1	10,3
<i>P. biformis</i>	над	1	92	1	19,9
<i>P. natans</i>	над	4	86,0 ± 5,35	4	13,9 ± 2,15
<i>P. lucens</i>	над	17	89,0 ± 0,61	9	28,0 ± 2,83
<i>P. pectinatus</i>	над	1	87,7	1	17,2
<i>P. perfoliatus</i>	над	4	89,2 ± 1,66	10	21,4 ± 3,72
<i>Stratiotes aloides</i>	все	5	93,5 ± 1,57	5	18,9 ± 2,65
<i>Utricularia vulgaris</i>	все	12	93,6 ± 0,38		
Гелофиты					
<i>Butomus umbellatus</i>	над	10	90,2 ± 0,36	10	17,1 ± 2,16
	под	12	78,3 ± 1,09	16	14,3 ± 1,46
<i>Equisetum fluviatile</i>	над	128	88,3 ± 0,48	24	16,3 ± 1,33
	под	17	86,1 ± 1,08		
<i>Glyceria maxima</i>	над	28	86,7 ± 0,88	20	8,6 ± 0,77
	под	14	88,0 ± 1,01	7	9,2 ± 1,49
<i>Phragmites australis</i>	над	128	76,0 ± 0,91	49	6,1 ± 0,29
	под	17	80,4 ± 1,64	15	4,8 ± 0,23
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	над	14	93,6 ± 0,79	9	16,3 ± 1,33
	под	9	93,5 ± 0,99		
<i>Scirpus lacustris</i>	над	15	83,4 ± 1,18	22	9,0 ± 0,66
	под	15	71,9 ± 1,60	16	10,3 ± 2,59
<i>Sparganium erectum</i>	над	17	88,8 ± 0,62	36	11,5 ± 0,71
	под	9	87,7 ± 1,37	12	10,0 ± 1,27

Виды растений	Части растений	Общая влажность, в %		Зольность, в %	
		n	Ошибка средней	n	Ошибка средней
<i>Typha angustifolia</i>	над	224	86,9 ± 0,55	64	7,6 ± 0,38
	под	26	86,5 ± 0,83	17	9,8 ± 0,67
<i>T. latifolia</i>	над	179	89,4 ± 0,46	28	9,1 ± 0,73
	под	18	85,1 ± 1,55	12	9,4 ± 1,29
Гигрогелофиты					
<i>Agrostus stolonifera</i>	над	3	83,0 ± 5,18	4	7,9 ± 1,76
<i>Carex acuta</i>	над	21	81,3 ± 0,76	14	7,0 ± 0,60
	под	4	82,4 ± 3,56	4	24,2 ± 2,87
<i>C. pseudocyperus</i>	над	4	85,7 ± 1,83	2	9,4 ± 0,85
	под	5	79,5 ± 0,33	1	16,3
<i>C. rhynchophysa</i>	над	-		1	11,7
<i>C. riparia</i>	над	11	83,6 ± 1,50	8	6,6 ± 0,33
	под	11	82,6 ± 1,59		
<i>C. vesicaria</i>	над	1	78,4	2	6,8
<i>Comarum palustre</i>	над	4	88,7 ± 2,87	8	3,3 ± 0,35
<i>Iris pseudacorus</i>	над	6	92,6 ± 0,48	3	9,3 ± 1,84
	под	2	89,2 ± 1,35	1	13,2
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	все	17	91,0 ± 0,39	3	12,8 ± 0,44
<i>Oenanthe aquatica</i>	все	5	91,8 ± 0,14		
<i>Rorippa amphibia</i>	все	5	88,4 ± 0,87	1	9,0
Гигрофиты					
<i>Petasites spurius</i>	над	1	67,8	1	7,8
	под	2	70,1	7	8,3 ± 2,25
<i>Phalaroides arundinacea</i>	над	1	84,4	5	5,2 ± 1,03
	под	1	82,6	1	19,6
Гидрофиты:					
погруженные плавающие	все	36	94,8 ± 0,52	26	21,4 ± 1,36
погруженные укореняющиеся	над	37	89,3 ± 0,60	44	19,9 ± 1,45
с плавающими листьями	над	20	87,6 ± 1,86	11	13,6 ± 1,18
плавающие на поверхности	все	37	93,4 ± 0,51	22	18,4 ± 1,32
все гидрофиты	над	130	90,7 ± 0,50	103	18,4 ± 0,73
Гелофиты:					
низкотравные	над	169	90,2 ± 0,29	79	15,3 ± 0,73
	под	47	86,4 ± 0,59	31	16,9 ± 1,32
высокотравные	над	574	84,5 ± 0,37	183	8,1 ± 0,27
	под	90	82,4 ± 0,61	67	8,7 ± 0,67
все гелофиты	над	743	87,0 ± 0,25	262	11,3 ± 0,36
	под	137	84,2 ± 0,42	98	11,8 ± 0,64
Гигрогелофиты					
	над	79	83,1 ± 0,65	52	8,1 ± 0,33
	под	25	81,1 ± 0,84	14	16,3 ± 2,71
Водные растения в целом	над	952	87,3 ± 0,32	417	13,3 ± 0,40

Примечание: над - надземные, под - подземные, все - все части растений

Величины фитомассы сообществ зависят не только от проективного покрытия доминанта, но также и от видового состава других обильных в них видов. Присутствие в фитоценозах даже в большом количестве роголистника темно-зеленого, урути мутовчатой, элодеи канадской, погруженных рдестов, хвоща речного и стрелолиста обыкновенного часто ведет к образованию значительной сырой биомассы растений, но не способствует созданию большого запаса энергии вещества, т. к. виды эти низкокалорийны из-за их высокой влажности и зольности. И наоборот, присутствие в фитоценозах высокотравных и низкотравных гелофитов, кубышки, кувшинки, горца земноводного, рдеста плавающего определяет образование значительного запаса энергии.

Среди перечисленных видов только кубышка желтая даст неоднозначные результаты. В целом, присутствие этого вида характерно для высокопродуктивных сообществ. Вместе с тем, фитоценозы высокотравных гелофитов: тростника обыкновенного, рогоза узколистного и камыша озерного с кубышкой желтой имеют далеко не самые высокие запасы энергии в соответствующих формациях. Объясняется это тем, что перед нами в данном случае пограничные сообщества, находящиеся в зоне контакта между сообществами прибрежных растений, оптимальная глубина произрастания которых 20 - 40 см, и сообществами кубышки с оптимальной глубиной распространения 120 - 160 см. В пограничных фитоценозах и гелофит, и кубышка развиваются при глубинах, далеких от оптимальных, поэтому оба компонента сообществ дают пониженную биомассу. Очевидно здесь имеет место и взаимное угнетение растений, которые в своих эконишах являются сильными эдификаторами.

В литературе есть указания на то, что чистые сообщества водных растений обладают заметно большей биомассой по сравнению с их полидоминантными сообществами (Довбня, 1977, 1979б; Корелякова, 1977; и др.). Наши материалы не позволяют прийти к подобному выводу. В ряде случаев действительно такое наблюдается. Так, запас вещества и энергии в чистых фитоценозах манника большого, ежеголовника прямого, кувшинки чисто-белой и рдеста блестящего в водоемах и особенно в реках Среднего Поволжья был выше соответствующих показателей продуктивности других типов сообществ данных формаций. Но одновидовые сообщества прочих макрофитов не отличались высокой биомассой, и нередко имели наиболее низкие ее значения.

Не ставя под сомнения преимущества материалов по сухому и обеззоленному веществу и их энергии, все же отмечаю необходимость учета сырой биомассы. Безусловно, определяя долю макрофитов в продукции экосистемы надежнее оперировать обезвоженной и обеззоленной биомассой или ее энергетическим эквивалентом. Но реально в природе существует (продуцируется, потребляется или

как-то иначе трансформируется) все же биомасса в естественном, т. е. сыром виде. И в процессах зарастания участвует она, а не органическое или абсолютно сухое вещество и, тем более, не его энергия. Водоем "съедает", заполняя его когловину, отмершая и неразложившаяся, не потребленная животными часть растений. А в этих остатках большую долю составляет зола и остатки эти неопределенно долгое время пребывают в сыром состоянии.

Как уже отмечалось, легче всего получить данные по надземной биомассе, поэтому они чаще всего и используются. Материалы же по продуктивности подземных органов растений (особенно водных) получить сложно, поэтому они малочисленны и отрывочны. Данная работа, по тем же причинам, к сожалению сохраняет эту "традицию" и приводимые ниже материалы (табл. 33) лишь несколько пополняют уже имеющиеся сведения о биомассе подземных органов макрофитов водоемов и о ее соотношении с весом надземных органов.

В табл. 34 показана зависимость веса подземной части воздушно-водных растений от проективного покрытия их надземной части. Подобные данные в литературе мне не встречались. Но сходную информацию, хотя и не всегда полностью подобную, дают сведения по весу подземных органов, приводимые в сочетании с данными по числу надземных побегов исследуемых растений (Щербаков, 1950; Катанская, 1954, 1960 а, б; Распопов, 1968; Симанов, 1971; Dykujová et al., 1971). Необходимо отметить, что четкая прямая зависимость увеличения подземной биомассы по мере нарастания проективного покрытия надземных побегов характерна лишь популяциям растений: а) находящимся в нормальных для них экологических условиях и б) не находящимся в синильном состоянии.

Комментируя данные табл. 33 и учитывая имеющиеся литературные материалы (Голубева, 1936; Смирнский, 1950, 1952; Вехов, 1977, 1981, 1992; Гладышев, 1977; Артеменко, 1979; Rogers, Breen, 1980; Лукина, Смирнова, 1988; Madsen, Adams, 1988; Menéndez, Comín, 1989; Wiegand, Kadono, 1989; Husák, Gorbik, 1990; и др.), можно прийти к выводу, что надземная биомасса у большинства растений водных фитоценозов заметно больше, чем подземная. И только у высокотравных гелофитов и некоторых гидрофитов подземные органы имеют более значительный вес, нежели надземные (табл. 33) (Лисицына, Жукова, 1971; Dykujová et al., 1971; Гладышев, 1977; Květ, Husák, 1978; Plasencia, 1981; Fiala, Květ, 1984; Горбик, 1988; и др.). Однако ряд других литературных источников не позволяет считать такое заключение однозначным.

Так, явным исключением среди высокотравных гелофитов очевидно является манник большой: по нашим материалам сырой вес его надземных органов в 1,3 раза больше, чем подземных. Преобладание надземной биомассы у манника подтверждается и данными Л.Ф. Лукиной и Н.Н. Смирновой (1988), согласно которым подземная

Таблица 33. Сырая подземная биомасса некоторых макрофитов, отношение сырого веса надземных органов к подземным

Виды растений	Число проб	Подземная биомасса, кг/м <sup>2</sup>	Отношение веса надземных органов к весу подземных
<i>Persicaria amphibia</i>	1	0,23	3,5
<i>Butomus umbellatus</i>	8	1,6 ± 0,33	2,00 ± 0,20
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	7	0,8 ± 0,12	2,00 ± 0,22
<i>Sparganium erectum</i>	16	4,6 ± 0,44	1,30 ± 0,12
<i>Glyceria maxima</i>	15	3,5 ± 0,31	1,30 ± 0,14
<i>Phragmites australis</i>	35	6,3 ± 0,60	0,65 ± 0,07
<i>Scirpus lacustris</i>	13	7,0 ± 1,11	0,85 ± 0,02
<i>Typha angustifolia</i>	38	8,4 ± 0,90	0,85 ± 0,06
<i>Carex acuta</i>	9	2,5 ± 0,67	2,30 ± 0,29
<i>Phalaroides arundinacea</i>	7	3,8 ± 1,38	0,40 ± 0,08

Таблица 34. Сырая подземная биомасса некоторых гелофитов по классам проективного покрытия их надземных органов, в кг/м<sup>2</sup>

Виды растений	Классы проективного покрытия, в %			
	до 30	31-60	61-90	91-100
<i>Glyceria maxima</i>	0,33	1,1	3,37	5,28
<i>Phragmites australis</i>		4,92	5,6	7,2
<i>Scirpus lacustris</i>	1,37	5,09	8,77	12,2
<i>Sparganium erectum</i>		3,3	4,69	
<i>Typha angustifolia</i>	3,32	6,64	9,98	12,02

биомасса манника при глубине воды 20 см составляет 49% от общей биомассы растения, при глубине 30 см - 41%, 40 см - 33%, 50 см - 21%, 65 см - 19%, 75 см - 16%. Но в работах В. В. Экзерцевой (1972, 1976), долгое время занимавшейся изучением этого вида, показано, что отношение надземной фитомассы к подземной в течении почти всего периода вегетации равно 1:1,6, и только в июле оно меняется и становится равным 1:1.

По другим гелофитам в литературе на этот счет имеются такие же противоречивые сведения. Г. М. Мулдашевой (1975), наблюдавшей динамику фитомассы тростника в сообществах водоемов поймы р. Урал, отмечено, например, что соотношение надземных и подземных органов у этого растения в июле-августе равно 1:1, а в октябре - 1:1,8 - 2. По данным же Л.Ф. Лукиной и Н. Н. Смирновой (1988) подземные органы тростника с середины лета по конец октября дают 84 - 85 % биомассы растения. По J. Ondok (1978) отношение подземной биомассы к надземной у тростника к концу вегетации в среднем составляет 0,44, а в период максимального развития - 0,34. По К. Е. Ulrich, Т. М. Burton (1988), которыми тростник выращивался на песке при внесении разных доз азотных и фосфорных удобрений, соотношение массы сухого вещества над-

земных и подземных органов в среднем было равно 4,45 с варьированием от 3,5 до 5,5. У рогоза узколистного по данным тех же авторов эта величина равна 2,05 (от 0,9 до 3,3), у рогоза широколистного - 0,90 (от 0,8 до 1,0).

Из наблюдений E.G. Garver et al. (1988) следует, что у *Typha latifolia* в июле-сентябре вес корневищ в 2 - 2,5 раза меньше, чем надземных побегов и лишь к концу октября они в 1,5 раза тяжелее последних. У *T. angustifolia* почти весь вегетационный сезон биомасса корневищ больше, но в конце августа - начале сентября, когда надземные побеги набирают максимальный вес, масса последних в 1,7 раза превышает массу корневищ. Соотношение 2,2:1 у надземных и подземных органов *Typha latifolia* показано и в работе C. S. Smith et al. (1988). По К. Р. Sharma, V. N. Pradhan (1983) надземная биомасса *Typha angustata* Bory & Chaub. больше подземной в 1,25 - 1,55 раз. Из материалов Л. Ф. Лукиной и Н. Н. Смирновой (1988) следует, что с повышением глубины воды доля корневищ в биомассе рогоза узколистного понижается с 66 % (глубина 35 см) до 28 % (глубина 150 см).

Среди низкотравных гелофитов не укладывается в предлагаемую схему хвощ приречный - его подземная биомасса больше надземной в 2 - 8 раз (Богачев, Филин, 1990).

Таблица 35. Соотношение надземных и подземных органов у водных растений

Виды растений	Надземные / подземные органы	Источник
<i>Elodea canadensis</i>	22,8; 23,1; 38,0; 52,9; {34,2}	Борудский, 1950
<i>Najas minor</i>	6,1	Гладышев, 1977
<i>Potamogeton crispus</i>	3,35	Rogers, Breen, 1980
<i>P. lucens</i>	4,2	Гладышев, 1977
<i>P. lucens</i> + <i>P. pectinatus</i>	5,0	Гладышев, 1977
<i>P. lucens</i> + <i>P. perfoliatus</i>	4,2	Гладышев, 1977
<i>P. perfoliatus</i>	1,9; 2,5; 2,7; 4,75; 6,5	Катанская, 19606
<i>P. perfoliatus</i>	1,5; 2; 3; 2,5; 2; 1	Артеменко, 1979
<i>P. perfoliatus</i>	3,5	Гладышев, 1977
<i>P. pectinatus</i>	2,5 - [33,3]	Menéndez, Comín, 1989
<i>P. pectinatus</i>	9,1	Гладышев, 1977
<i>P. malainus</i>	8,8	Wiegleb, Kadono, 1989
<i>P. natans</i>	1,5; 2,6	Катанская, 19606
<i>Ruppia cirrhosa</i>	1,9 - [11,1]	Menéndez, Comín, 1989
<i>Zostera marina</i>	3,6; 4,0; 3,3; 2,6; 1,0; 4,0	Вехов, 1977. 1981, 1992
Погруженные гидрофиты	3,6; n=28	Средняя по всем данным
<i>Nuphar lutea</i>	0,10	Гасевская, 1966
<i>N. lutea</i>	0,16; 0,25; 0,37	Катанская, 19606
<i>N. lutea</i>	0,25 - 1,0	Вестлейк, 1968
<i>N. pumila</i>	0,55	Катанская, 19606
<i>N. lutea</i>	0,07; 0,31; 0,32; 0,41; 0,44	Twilley et al., 1985
<i>Nymphaea candida</i>	0,68; 0,25	Катанская, 19606
<i>N. candida</i>	0,25 - 1,08	Вестлейк, 1968
Кувшинковые	0,41; n=16	Средняя по всем данным
<i>Butomus umbellatus</i>	1,45	Голубева, 1936
<i>B. umbellatus</i>	0,6; 0,55; 0,34; [0,06]	Гроудова, 1993
<i>B. umbellatus</i>	0,7	Лукина, Смирнова, 1988
<i>B. umbellatus</i>	0,32; 0,47; 0,54; 0,21; 0,26	Наши данные
<i>Eleocharis palustris</i>	0,8; 3,0; 0,21	Голубева, 1936; Богачев, 1959
<i>Equisetum fluviatile</i>	0,5 - 0,125	Богачев, Филин, 1990
<i>E. fluviatile</i>	0,20 - 1,5	Вестлейк, 1968
<i>Butomus. Eleocharis. Equisetum</i>	0,69; n=17	Средняя по всем данным
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	1,5;	Вестлейк, 1968;
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	2,0	Богачев, 1950
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	0,5	Кривохарченко, Жмылев, 1996
<i>S. sagittifolia</i>	1,5	Голубева, 1936
<i>Sparganium emersum</i>	1,3	Голубева, 1936
<i>S. erectum</i>	2,9	Богачев, 1950
<i>Sparganium ssp.</i>	3,0 - 0,52	Вестлейк, 1968
Низкотравные гелофиты	1,65; n=8	Средняя по всем данным
<i>Glyceria maxima</i>	2,3 - 0,49	Вестлейк, 1968
<i>G. maxima</i>	1,04; 1,4; 2,0; 3,8; [4,3; 5,25]	Лукина, Смирнова, 1988
<i>G. maxima</i>	0,625; 1,0	Экзерцева, 1972, 1976
<i>Typha latifolia</i>	1,9	Богачев, 1950

Виды растений	Надземные / подземные органы	Источник
<i>T. latifolia</i>	1,0	Смиренский, 1950
<i>T. latifolia</i>	1,3 - 1,0	Вестлейк, 1968
<i>T. latifolia</i>	0,8 - 1,0	Ulrich, Burton, 1988
<i>T. latifolia</i>	1,5; 2,0; 2,5	Garver et al., 1988
<i>T. latifolia</i>	2,2	Smith et al., 1988
<i>Zizania latifolia</i>	2,0	Tsuchiya et al., 1993
<i>Z. latifolia</i>	1,35; 2,2; 2,8; [4,2]	Моляка и др., 1968
<i>Glyceria</i> , <i>Typha latifolia</i> , <i>Zizania</i>	1,62; n=22	Средняя по всем данным
<i>Ph. australis</i>	0,26	Гладышев, 1977
<i>Ph. australis</i>	1,0; 0,56; 0,5	Муддашева, 1975
<i>Ph. australis</i>	[2,3; 2,9]	Ondok, 1978
<i>Ph. australis</i>	[3,5 - 5,5]	Ulrich, Burton, 1988
<i>Scirpus lacustris</i>	0,77	Голубева, 1936
<i>S. lacustris</i>	0,11	Смиренский, 1950
<i>S. lacustris</i>	1,2 - 0,67 - 0,11	Вестлейк, 1968
<i>S. lacustris</i>	0,27; 0,29; 0,36; 0,43; 0,44; 0,45; 0,46; 0,87; 1,14	Лисицына, Жукова, 1971
<i>Typha angustifolia</i>	0,4	Смиренский, 1950
<i>T. angustifolia</i>	2,125 - 0,70	Вестлейк, 1968
<i>T. angustifolia</i>	0,4	Гладышев, 1977
<i>T. angustifolia</i>	0,52; 0,57; 0,76; 1,7; [2,5]	Лукина, Смирнова, 1988
<i>T. angustifolia</i>	0,9 - [3,3]	Ulrich, Burton, 1988
<i>T. angustifolia</i>	1,7	Garver et al., 1988
<i>Высокотравные гелофиты</i>	0,73; n=28	Средняя по всем данным

Примечание: В фигурных скобках - средняя из данных по *Elodea canadensis*,  
в квадратных скобках - значительно отличающиеся от других данные, не включенные в подсчет средних.

Это же относится и к сусаку зонтичному. Многолетние наблюдения З. Гроудовой (Hrovdová, 1980, 1989; Гроудова, 1993) за динамикой развития сусака зонтичного показали, что в прибрежной экофазе его подземная биомасса превышает надземную в 1,7 - 1,8, в болотно-наземной - в 2,95 - 17,8. В целом же отношение массы надземных побегов сусака к массе подземных отличается год от года и значительно различается между растениями в один год. Еще более значительное превышение веса подземных органов сусака над надземными были отмечены нами при наблюдениях на Рыбинском водохранилище. Здесь, в наиболее благоприятных для сусака условиях (мелководья с глубиной 20 - 70 см), биомасса корневищ и корней была в 4,8 раза больше биомассы побегов в пик их развития; в зоне прибоя - больше в 3,8, а береговой осоковой низинке - в 43,2 раза. В последнем случае мы явно имели дело с сильной группировкой растения, данные по которой не показательны. При наблюдении за развитием растений, выращенных из участков корневищ в прудах при глубине до 10 см, до 20 см и до 40 см подземная биомасса превы-

шала надземную соответственно в 2,1, в 3,2 и в 1,8 раза. Все эти данные (как наши с Верхней Волги, так и Гроудовой) приводятся в расчете на сухой вес, тогда как в табл. 33 материалы по Среднему Поволжью приведены в сыром веществе. Учитывая, что процент сухого вещества в надземных органах сусака в 2 раза меньше, чем в подземных (табл. 32), несложно пересчитать все на сырой вес. При этом обнаружится, что в одних случаях надземная биомасса больше, в других меньше или равна подземной.

Среди гидрофитов исключением из отмеченного правила являются кувшинковые, вес корневищ которых лишь на определенных стадиях развития может быть равен весу листьев и цветоносов (Вестлейк, 1968). Обычно же он бывает в 3 - 10 раз больше (Гаевская, 1966; Вестлейк, 1968; Twilley et al., 1985).

Однако все эти исключения не отменяют наличия закономерности в повышении доли подземных органов в биомассе макрофитов по мере падения глубины и обусловленного этим преобладания у высокотравных гелофитов веса корневищ над весом надземных побегов. Они

показывают наличие поливариантности в развитии популяций и сообществ растений в разных экологических условиях, в разных природных зонах, в разные возрастные периоды жизни растений и разные фенологические фазы их сезонного развития.

Если свести воедино имеющиеся данные по соотношению надземных и подземных органов водных растений (табл. 35), то складывается следующая картина. Среди укореняющихся гидрофитов крайне малой долей в фитомассе выделяется корневая система *Elodea canadensis*, в связи с чем ею при подсчетах биомассы этого вида очевидно можно пренебречь, тем более, что в укусы его надземной биомассы обычно попадает большая часть слабо связанных с грунтом корней. Противоположная ситуация с весом корневищ и корней у представителей семейства кувшинковых. У них отношение надземной биомассы к подземной в среднем равно 0,4. Для всех прочих укореняющихся гидрофитов величина этого коэффициента 3,6. Гелофиты по этому признаку распадаются на 2 группы. В одну из них входят образующие наиболее обширные фитоценозы высокотравные тростник южный, рогоз узколистный, камыш озерный, а также низкотравные сусак зонтичный и хвощ приречный - у них отношение надземной биомассы к подземной равно 0,7. Другую группу, с коэффициентом 1,6, образуют прочие низкотравные гелофиты, а также высокотравные манник большой, рогоз широколистный и интродуцент цицания широколистная.

### 5.1.2. Продукция

Переходя от анализа биомассы растений, составляющих водные фитоценозы, к оценке уровня их чистой первичной продукции, обратим внимание на сезонную динамику прироста биомассы, определяющей эту продукцию. Литературы по этому вопросу немного (Боруцкий, 1950; Красовская, 1956; Агамедов, 1967; Вестлейк, 1968; Dykujová et al., 1970; Довбня, 1978; Корелякова, Курченко, 1979; Горбик, 1982, 1988; Фрейндлинг, 1984; Папченко, 1985 г, д. 1993 г; Schloesser et al., 1985; Twilley et al., 1985; Wiggers et al., 1985; Garver et al., 1987, 1988; Овчинников, 1988; Madsen, Adams, 1988; Smith et al., 1988; Папченко, Довбня, 1995, 1996; и др.). И далеко не во всех этих работах можно обнаружить данные по динамике опада, без которой невозможно рассчитать чистую продукцию макрофитов.

Часто масса опада признается величиной незначительной и годовая продукция надземных органов водных макрофитов принимается равной их максимальной биомассе, приходящейся на время цветения растений (Щербатов, 1950; Катанская, 1954; Экзерцев, 1958; Экзерцева, 1961; Экзерцев, Экзерцева, 1963 а; Экзерцев, Довбня, 1974 а, б; Белавская, 1977). Но многие исследователи считают, что поправку на опад делать необходимо, хотя представления о его невысокой доли обычно сохраняются.

Кроме того, принимая за годовую продукцию биомассу в период цветения, не учитывается ее осенний прирост, который у ряда макрофитов может быть весьма значительным, не принимается в расчет и отечаемый рядом исследователей факт достижения максимальной биомассы разными растениями в разные фенофазы. Как указывает Т. Ю. Ксенофонтова (1986) со ссылкой на некоторые литературные источники (Квѐт, 1978), у тростника, например, максимум биомассы приходится на начало цветения, у рогоза узколистного и камыша озерного - на время начала созревания семян.

По моим наблюдениям, которые проводились в течение 2-х вегетационных сезонов на оз. Кабан в черте г. Казани (Папченко, Ключкова, 1982; Папченко, 1985 г, д. 1993 г), у хвоща приречного пик биомассы приходится на конец спороношения, которое наблюдается в конце июня - первых числах июля и уже к середине июля масса растений становится вполтину меньше, но всю вторую половину лета и осень идет прирост биомассы за счет развития боковых побегов на обломках основных. У тростника обыкновенного, или южного максимальная биомасса была также отмечена в начале июля и совпала она со временем появлением метелок. Весь июль и половину августа наблюдалось постепенное падение веса растений в связи со слабым приростом побегов и активизацией процессов листового опада, поэтому к моменту зацветания надземная биомасса понизилась с 1120 до 950 г абсолютно сухого вещества на 1 м<sup>2</sup>. У рогоза узколистного пик биомассы был отмечен в конце августа в фазе созревания плодов.

Трехлетние наблюдения за сезонной динамикой биомассы сусака зонтичного на Рыбинском водохранилище (Папченко, Довбня, 1995, 1996) показали, что растения этого вида в разных условиях набирают максимальный вес в разное время и разные фазы развития. В худших условиях, в которых не наблюдается цветения, это происходит уже в третьей декаде июня. В лучших - в середине июля, в период массового цветения. В условиях обычных, в которых находится основная часть популяции, - в конце июня, к концу первой волны цветения. Дальше идет активное отмирание старых листьев, но одновременно нарастают новые, развивается следующая волна цветения, идет образование свежих побегов.

Из всех этих примеров следует, что разные растения в разных условиях достигают максимальной биомассы в разное время. Поэтому при расчетах продукции необходимо применять поправочные коэффициенты, учитывающие особенности разных экологических групп водных макрофитов.

Наиболее часто при оценке продукции по максимальной биомассе используется предложенный И. М. Распоповым (1973) коэффициент 1,2 (Корелякова, 1977; Петрова, 1978; Катанская, 1981; Голубева, Шпак, 1984 б; Лемеза и др., 1985; Фрейндлинг, Ключкина, 1985; Золотарева, 1998). Несколько раньше И. Л. Кореляковой (1970, 1972)

при продукционных исследованиях на Киевском водохранилище был применен коэффициент 1,1. Им же воспользовались В. А. Экзерцев и др. (1974) при подсчете продукции водной растительности Угличского водохранилища: на него умножалась максимальная биомасса растений всех основных типов фитоценозов за исключением сообществ манника большого, для определения годовой продукции которых, опираясь на работу В. В. Экзерцевой (1972), был принят коэффициент 2,0. Позже коэффициент 1,1 применяла Е. А. Клюкина (1977).

Исходя из материалов ряда авторов и своих собственных наблюдений за динамикой биомассы, следует признать, что коэффициенты 1,1 или 1,2 могут быть приняты лишь для ряда высокотравных гелофитов. Так, Е.В. Боруцким (1950) показано, что продукция тростника превышает его максимальную биомассу всего на 2,2 %. Такие же низкие величины опада, со ссылкой на данные Е. В. Боруцкого, приводит А. П. Щербаков (1950) для рогоза (вид не указан) - 3,7 % и камыша - 7,0 %. Близкую величину опада у тростника (4,8 %) показывают материалы А. И. Гладышева (1977), полученные при исследовании пойменных водоемов р. Амударьи. По нашим материалам (Папченко, 1985 г, д. 1993 г) годовая продукция наземных органов рогоза узколистного больше максимальной биомассы на 7,8 %, но вот у тростника южного - уже на 28 %, то есть, нужен коэффициент 1,3. Для хвоща приречного, у которого продукция больше биомассы на 94,5 %, сусака зонтичного, имеющего продукцию в среднем на 150 % или в 2,5 раза (от 2,3 до 2,8) большую, чем биомассу (Папченко, 1985 г, д. Папченко, Довбня, 1995, 1996), этот коэффициент явно не годится.

В. П. Горбик (1988) показала, что в условиях Киевского водохранилища у рогоза узколистного формируется от 11 до 20 листьев. При этом, с появлением новых листьев, идет процесс отмирания старых, в результате чего в конце мая на 5,7 живых листьев приходится 1 отмерший и 1 опавший, в июне - соответственно 4,2:1:1,9, в июле - 2,5:1:1,3, в августе новые листья не появляются и почти не отмирают, в сентябре соотношение живых и отмерших листьев 1,03:1,00. Из этих данных следует, что продукция наземных органов рогоза узколистного в 1,6 раза больше их максимальной биомассы.

В работе А. И. Гладышева (1977) приведены также данные по надземному и подземному опад у ряда гидрофитов. Так, для *Potamogeton lucens* показана величина опада наземных органов, равная 54,5 % от их биомассы, подземный опад при этом равен 49,8 %. У *P. perfoliatus* эти величины соответственно равны 60,3 и 60,5 %. Из публикации не ясно, как определены эти величины, но, судя по другим литературным данным и собственному опыту наблюдений за динамикой биомассы у макрофитов, они явно занижены.

Еще более низкие величины опада приведены Е. В. Боруцким (1950) для рдестов курчавого - 4,5 %, пронзен-

нолистного - 1,1 % и гребенчатого - 0,85 %; для прочих макрофитов (кроме элодеи) - 1 %. По-видимому, в данном случае учитывались только те отмершие или отмирающие части наблюдаемых растений, которые были обнаружены при определении биомассы, сумма же предшествующего этому опада учтена не была.

Е.Н. Цаплиной (1990, 1993), например, показано, что в канале Днепр - Донбас за вегетационный сезон развиваются 3 генерации *Potamogeton perfoliatus*. Максимальную биомассу дает первая генерация, вторая в 2 раза меньше первой, а третья, развивающаяся в октябре и не успевающая дойти до цветения, - в 2,5 раза меньше биомассы второй. Это означает, что первая из этих генераций, дающая максимальную биомассу, к августу, когда обычно гидробиологами проводится отбор проб с укосных площадок, большей частью отмирает и в учет не попадает, так же как и третья - осенняя генерация. Кроме этого, наблюдения за августовской (2-й) генерацией показали, что в ней теряется 20,1 % биомассы на лиственный опад. Надо полагать, что у 1-й генерации опад был не менее обильным. Если мы примем, что средняя сырая надземная биомасса рдеста пронзеннолистного августовской генерации будет равна 4,0 кг/м<sup>2</sup>, июньско-июльской - 8 кг/м<sup>2</sup>, а октябрьской - 1,6 кг/м<sup>2</sup>, что суммарный опад в первых генерациях составит 2,4 кг/м<sup>2</sup> (20 % от 12,0 кг/м<sup>2</sup>), то надземная часть чистой годовой продукции растений этого вида будет равна 16,0 кг/м<sup>2</sup>. То есть, она будет больше его августовской биомассы в 4,0 раза.

Из материалов Е.В. Боруцкого (1950), наблюдавшего за динамикой биомассы элодеи канадской в оз. Белом, следует, что годовая продукция этого растения в 5 раз больше его максимальной биомассы.

Н.М. Куликова (1978), изучавшая в районе Севастополя сезонные изменения продуктивности *Ruppia spiralis* и *Potamogeton pectinatus*, показала, что отношение годовой продукции к биомассе у первого вида варьирует в пределах 1,9 - 4,3, у второго - 1,6 - 3,2. По материалам С. Т. Roman, K.W. Albe (1988) у *Zostera marina* из соленой маршево-эстуарной системы это соотношение равно 1,6 - 1,7.

По данным N.L. Wiggers et al. (1985) у погруженной формы *Sparganium emersum* в эвтрофных речках Дании к моменту достижения максимума биомассы в популяции мортомасса (опад) составляет более 50 % от величины продукции. Отношение годовой продукции к максимальной урожайности на корню от 2,2 до 2,4. В этой же работе со ссылкой на литературные данные показано, что продукция *Callitriche stagnalis* больше максимальной биомассы в 3,0 раза.

Все эти данные отражены в табл. 36 и из них следует, что для расчета чистой первичной продукции наземных органов большинства высокотравных гелофитов по их максимальной надземной биомассе нужно использовать коэффициент (1,1) 1,2; для расчета продукции манника и осок - коэффициент 2,0; для низкотравных гелофитов - 2,3; для

Таблица 36. Соотношение чистой первичной продукции и биомассы надземных органов у водных растений

Виды растений	Продукция / биомасса	Источник
<i>Callitriche stagnalis</i>	3,0	Wiggers et al, 1985
<i>Elodea canadensis</i>	5,0	Боруцкий, 1950
<i>Potamogeton lucens</i>	1,55	Гладышев, 1977
<i>P. lucens</i> + <i>P. pectinatus</i>	1,5	Гладышев, 1977
<i>P. lucens</i> + <i>P. perfoliatus</i>	1,5	Гладышев, 1977
<i>P. pectinatus</i>	1,6-3,2	Куликова, 1978
<i>P. perfoliatus</i>	1,3	Гладышев, 1977
<i>P. perfoliatus</i>	4,0	Цаплина, 1990, 1993
<i>Ruppia spiralis</i>	1,9 - 4,3	Куликова, 1978
<i>Zostera marina</i>	1,6 - 1,7	Roman, Albe, 1988
Погруженные гидрофиты	2,5; n=13	Средняя по всем данным
<i>Butomus umbellatus</i>	2,5	Наши данные
<i>Equisetum fluviale</i>	1,95	Наши данные
<i>Sparganium emersum</i>	2,2 - 2,4	Wiggers et al, 1985
Низкотравные гелофиты	2,3; n=4	Средняя по всем данным
<i>Phragmites australis</i>	1,02	Боруцкий, 1950
<i>Ph. australis</i>	1,05	Гладышев
<i>Ph. australis</i>	1,28	Наши данные
<i>Scirpus lacustris</i>	1,07	Щербаков, 1950
<i>Typha</i> sp.	1,04	Щербаков, 1950
<i>Typha angustifolia</i>	1,08	Наши данные
<i>T. angustifolia</i>	1,6	Горбик, 1988
Высокотравные гелофиты	1,16; n=7	Средняя по всем данным
<i>Glyceria maxima</i>	2,0	Экзерцева, 1972
<i>Carex acutiformis</i>	2,7	Verhoeven et al., 1988
<i>C. acuta</i> + <i>C. vesicaria</i>	1,3; 1,36; 1,9	Bernard et al., 1988
<i>C. aquatilis</i>	3,2	Bernard et al., 1988
<i>C. atherodes</i>	1,35; 2,7; 3,8	Bernard et al., 1988
<i>C. rostrata</i>	1,03; 1,11; 1,4; 2,2	Bernard et al., 1988
<i>C. rostrata</i>	2,3	Verhoeven et al., 1988
Осоки	2,0; n=13	Средняя по всем данным

гидрофитов - 2,5. Но последний коэффициент очевидно пригоден лишь для стабильных озерных местообитаний, тогда как в условиях водотоков и водохранилищ его, по-видимому, следует увеличить до 4,0.

Гораздо реже в литературе приводятся сведения о чистой продукции подземных органов макрофитов водоемов. Т.Ю. Ксенофонтова (1986) со ссылкой на работу J. Ondok, J. Květ (1978) показала, что отношение продукции подземных органов к продукции надземных у тростника варьирует от 0,5 до 1,0, у камыша озерного - от 1,0 до 1,5, у рогоза узколистного - от 0,8 до 0,9. Л. И. Лисицына и Г. А. Жукова (1971), проводившие экспериментальные исследования годовой продукции надземных и подземных органов камыша озерного на разных типах грунтов, отме-

чали, что во всех вариантах продукция первых была в 3 раза ниже, чем вторых. При этом, правда, необходимо учесть, что интенсивность прироста корневищ в первый год посадки взрослых растений в грунт очевидно значительно выше, нежели в последующие годы.

Такой вывод вытекает, например, из материалов наблюдений А.Н. Моляки и др. (1968), наблюдавших нарастание подземной и надземной массы дальневосточного риса в Кременчугском водохранилище. По их данным на третий год существования посадок риса, когда уже образовались его сплошные заросли, воздушно-сухой вес подземных органов был равен 2,85 кг/м<sup>2</sup>, на следующий год он понизился до 2,35 кг/м<sup>2</sup>, а на пятый год существования - до 2,1 кг/м<sup>2</sup>. Этот ряд цифр показывает, что после первых

лет активного разрастания корневищ наступает значительное падение их ежегодной продукции и преобладание процессов отмирания и отпада старых участков корневищ.

Наши материалы наблюдений за развитием сусака зонтичного, высаженного в экспериментальном пруду отрезками корневищ, позволили установить, что на 4-й год существования посадок в условиях глубины до 10 см доля молодых корневищ в общей воздушно-сухой биомассе растений была равна 1 % и 3 % приходилось на долю молодых корней: в сумме они давали 5,9 % веса подземных органов. В условиях глубины до 20 см вес свежих подземных органов составлял 3 % от общего (2 % - корневища и 1 % - корни) и 4,0 % от веса всех корней и корневищ. В условиях глубины до 40 см эти цифры были соответственно равны 15 % (9 % - корневища, 6 % - корни) и 23,1 %.

По материалам, приведенным А. И. Гладышевым (1977) можно подсчитать, что биомасса корневищ и корней у *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens* и *P. lucens* + *P. pectinatus* будет в 1,5 раза, у *Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens* + *P. perfoliatus* - в 1,6, у *Najas minor* - в 1,2 раза больше, если к ней прибавить вес их отпада. Но такая величина будет равна годовой продукции подземных органов лишь у однолетника *Najas minor* и близка к ней у *Potamogeton pectinatus*, являющегося, как показал А. Г. Лапиров (1985, 1988, 1995), вегетативным однолетником, у которого ежегодно отмирает вся вегетативная сфера кроме зимующих небольших размеров клубней, дающих в следующем году новое растение. У других же рдестов, имеющих многолетние корневища, показанные величины отпада относятся главным образом к корням и корневищам прошлых лет и не представляют или лишь в малой степени представляют продукцию текущего года.

К сожалению имеющихся данных слишком мало, чтобы делать какие-то выводы об уровнях чистой годовой продукции макрофитов разных экотипов. Ясно лишь, что чаще всего величина подземной биомассы у многолетних водных растений больше этой части продукции. Но вот на сколько больше - ответить сложно. Для этого необходимо знать, например, продолжительность жизни подземных органов. Нет сомнения, что у разных видов она разная. Так, например, раскопы в зарослях тростника показали, что его живые корневища уходят на глубину более 1 м и в этом метровом слое грунта образуют до 6 горизонтов. Такая система корневищ, судя по всему, формировалась не один десяток лет. Парциальные кусты *Typha latifolia* s. str. живут 3-6 (7) лет, а *T. angustifolia* s. str. - до 20 лет (Мавродиев, 1999). Корневища этих рогозов также могут быть встречены на большой глубине, но глубже 40 см они единичны и выглядят едва живыми. Активны они (несомненно живы) похоже лишь первые 3 - 4 года. Такой же срок деятельности у корневищ сусака зонтичного и, возможно, у камыша озерного, но переставшие функционировать более старые корневища в длительно существ-

вующих плотных зарослях этих видов (особенно последнего) долго не разлагаются, внося свои коррективы в подземную биомассу, значительно увеличивая ее. Глубоко уходят в грунт и наверное долго живут корневища хвоща приречного. Несомненно большим долголетием отличаются корневища кубышки и кувшинки. А вот у рдестов, похоже, подземные побеги сохраняют жизнеспособность года 2 - 3.

Исходя из этих рассуждений, можно очевидно допустить, что в молодых зарослях, а также на краевых участках зрелых сообществ воздушно-водных макрофитов их подземная продукция близка или равна весу биомассы корней и корневищ, в средневозрастных сообществах она равна 1/2 биомассы, в старых - 1/4 - 1/5. Это же соотношение, скорее всего, характерно и для кубышки и кувшинки. У многолетних корневищных гидрофитов (кроме кувшинковых) данный коэффициент будет соответственно равен 1,2 - 0,8 - 0,5. На практике, при расчетах продукции, наверное лучше пользоваться средними величинами этих значений, то есть, принять соответственно коэффициенты 0,5 и 0,8.

## 5.2. Запасы макрофитов в водотоках и водоемах Среднего Поволжья, степень и интенсивность их зарастания

### 5.2.1. Реки

Материалы картирования высшей водной растительности рек и определение ее биомассы позволили выявить ресурсы макрофитов на изученных реках Среднего Поволжья. Обобщенные по природным районам региона они отражены в табл. 37. Данные по надземной, подземной и всей биомассе растений рек и их годовой продукции по природным районам и всей территории в целом сведены в табл. 38 и 39.

1. Верхне-Кокшагский природный район. На средних реках района хорошо развита высшая водная растительность. Интенсивность зарастания речных русел (Пф), выражаемая в весовых единицах сырой надземной биомассы, продуцируемой в данный вегетационный сезон макрофитами, в среднем равна 3,58 кг/м<sup>2</sup> русла. Запасы биомассы, рассчитанные на 1 км русла в сыром, сухом и органическом веществе и их энергетическом эквиваленте, самые высокие в регионе (табл. 38). Это же относится и к годовой продукции речных макрофитов (табл. 39). Наиболее высокий вклад в сырую надземную биомассу (около 41 %) дают укореняющиеся погруженные гидрофиты, доля же всех гидрофитов равна 81,5 % (табл. 37). Среди прибрежно-водных растений, особенно по запасам органического вещества и по энергии, наиболее значимы высокотравные гелофиты.

Список основных продуцентов возглавляют разнообразные рдесты и кубышка желтая, сырая надземная биомасса которых на Б. Кокшаге, например, составляет соответственно 42 и 37 %. Дополняют их камыш озерный, которого

Таблица 37. Запасы сырой надземной биомассы макрофитов разных экогрупп на реках Среднего Поволжья, в т

№№ районов	Экогруппы растений							Σ	Биомасса в т/км русла			Биомасса в кг/м <sup>2</sup> русла		
	Гидрофиты				Гелофиты		8		Реки			Реки		
	2	3	4	5	6	7			все	средние	малые	все	средние	малые
1	388	4414	3731	131	971	1115	46	10796	70,1	126,6	2,26	2,22	3,58	0,61
2	142	437,2	140	33	667,5	28	279,5	1725,2	4,14	4,28	0,61	0,29	0,30	0,21
3	0	83,5	238,5	19	280,5	285	421	1327,5	2,94	3,48	1,12	0,36	0,33	0,43
4	0	3,2	1,5	1,3	2,5	3,5	6	18	0,45	0,70	0,20	0,04	0,02	0,06
5	0	12	5	0	28	2	43	90	0,38	0,45	0,00	0,02	0,03	0,00
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
7	35	66	99	25	783	1024	535	2567	18,48	21,16	1,40	1,62	1,81	0,46
8	1	61	0	0	27	52	204	335	0,78	0,55	1,09	0,09	0,04	0,16
9	0	2	1	1	2	1	5	13	0,04	0,02	0,08	0,009	0,001	0,02
10	80	904	122	72	374	2683	141	4376	9,95	12,06	0,42	0,28	0,31	0,11
11	0	3	1	1	7	162	157	331	1,84	2,07	0,00	0,07	0,08	0,00
12	137	1491	2930	148	967	10733	92	16498	26,44	30,76	0,78	1,30	1,47	0,27
13	5	193	153,5	9	335	974	213,5	1883	1,92	2,08	0,34	0,11	0,11	0,12
14	323	6445	4420	83	2049	13334	828	27482	31,26	34,3	0,54	2,11	2,30	0,18
15	39	5876	5584	116	3364	15796	724	31499	14,06	15,39	3,52	0,94	0,98	0,67
16	0	278	76	14	119	2065	53	2605	5,43	1,84	9,99	1,20	0,23	3,46
По региону	1150	20269	17503	653	9977	48258	3748	101546	14,85	14,34	2,18	0,80	0,83	0,62

Примечание. Гидрофиты: 2 - свободно плавающие в толще воды, 3 - погруженные укореняющиеся, 4 - укореняющиеся с плавающими на воде листьями, 5 - свободно плавающие на поверхности воды; гелофиты: 6 - пикзотравные, 7 - высокотравные; 8 - гигрогелофиты.

Таблица 38. Биомасса макрофитов рек разных природных районов Среднего Поволжья

№№ районов	Сырая			Абсолютно сухая			Органическое вещество			Энергия		
	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся
	т/км	т/км	т/км	т/км	т/км	т/км	т/км	т/км	т/км	Гкал/км	Гкал/км	Гкал/км
1	70,10	83,24	153,34	8,05	10,42	18,47	6,81	9,05	15,86	28,74	38,19	66,93
2	4,14	3,16	7,27	0,45	0,41	0,86	0,41	0,38	0,79	1,72	1,62	3,34
3	2,94	3,84	6,66	0,39	0,55	0,94	0,37	0,53	0,90	1,57	2,24	3,81
4	0,45	0,49	0,94	0,06	0,07	0,13	0,06	0,07	0,13	0,24	0,31	0,55
5	0,38	0,41	0,78	0,05	0,06	0,11	0,05	0,06	0,11	0,21	0,26	0,47
6	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
7	18,48	21,30	39,64	2,49	3,12	5,61	2,34	2,98	5,33	9,90	12,59	22,48
8	0,78	0,93	1,71	0,12	0,15	0,27	0,12	0,16	0,28	0,51	0,66	1,17
9	0,04	0,04	0,074	0,01	0,01	0,01	0,004	0,01	0,01	0,02	0,02	0,04
10	9,95	10,96	20,91	1,36	1,63	2,98	1,22	1,49	2,71	5,15	6,30	11,45
11	1,84	2,57	4,41	0,29	0,41	0,71	0,29	0,42	0,71	1,24	1,76	3,00
12	26,44	38,15	64,59	3,71	5,47	9,17	3,34	4,93	8,27	14,08	20,82	34,90
13	1,92	2,39	4,31	0,27	0,35	0,61	0,24	0,32	0,57	1,03	1,37	2,40
14	31,26	39,04	70,27	4,17	5,50	9,67	3,71	4,97	8,68	15,66	20,98	36,64
15	13,82	18,09	31,91	1,85	2,53	4,38	1,65	2,28	3,93	6,97	9,62	16,59
16	3,38	5,85	10,40	0,64	0,85	1,49	0,58	0,79	1,37	2,45	3,32	5,76
Регион	12,15	15,53	27,67	1,62	2,18	3,79	1,44	1,97	3,41	6,09	8,31	14,40

Примечание: над - надземная, под - подземная

Таблица 39. Чистая первичная продукция макрофитов рек Среднего Поволжья

№№ районов	Сырая			Абсолютно сухая			Органическое вещество (С)			Энергия		
	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся
	т/км год	т/км год	т/км год	т/км год	т/км год	т/км год	т/км год	т/км год	т/км год	Гкал/км год	Гкал/км год	Гкал/км год
1	248,827	44,009	292,835	27,902	5,468	33,369	23,355	4,730	28,085	98,558	19,960	118,518
2	12,230	1,668	13,898	1,297	0,213	1,510	1,131	0,200	1,331	4,775	0,844	5,618
3	6,794	1,933	8,727	0,888	0,276	1,165	0,834	0,266	1,100	3,520	1,123	4,643
4	1,149	0,254	1,403	0,142	0,037	0,180	0,133	0,037	0,169	0,559	0,155	0,715
5	0,920	0,208	1,128	0,120	0,031	0,151	0,116	0,031	0,147	0,488	0,131	0,620
6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
7	35,712	10,691	46,403	4,564	1,563	6,128	4,268	1,495	5,762	18,009	6,309	24,317
8	1,815	0,476	2,292	0,258	0,076	0,334	0,256	0,079	0,335	1,081	0,333	1,414
9	0,091	0,019	0,110	0,011	0,003	0,014	0,011	0,003	0,013	0,045	0,012	0,057
10	20,622	5,653	26,275	2,532	0,832	3,364	2,211	0,761	2,971	9,329	3,211	12,539
11	3,025	1,289	4,314	0,482	0,207	0,690	0,491	0,208	0,700	2,074	0,879	2,952
12	54,666	19,276	73,942	7,058	2,754	9,813	6,209	2,484	8,693	26,200	10,482	36,683
13	3,886	1,212	5,098	0,501	0,176	0,677	0,453	0,163	0,616	1,911	0,689	2,600
14	76,652	20,129	96,780	9,388	2,815	12,203	8,124	2,538	10,662	34,284	10,710	44,994
15	32,862	9,262	42,124	4,075	1,289	5,364	3,536	1,159	4,695	14,924	4,890	19,814
16	9,199	2,972	12,170	1,189	0,432	1,621	1,060	0,397	1,457	4,473	1,675	6,148
Регион	29,654	7,968	37,622	3,633	1,110	4,743	3,159	1,002	4,160	13,329	4,227	17,556

Примечание: над - надземная, под - подземная

особенно много в верховьях М. Кокшаги (48,5 % от всей надземной биомассы верхнего участка реки).

Заращение речных русел неравномерное (рис. 15). На р. Б. Кокшаге в пределах данного района четко выделяются два участка с различной интенсивностью зарастания: участок умеренного зарастания ( $\Pi\phi = 2,6 \text{ кг/м}^2$ ) протяженностью 40 км и участок очень сильного зарастания ( $\Pi\phi = 5,1 \text{ кг/м}^2$ ) длиной 24 км. Начало 1-го участка берется от г. Санчурска Кировской области (выше река не изучалась), окончание его совпадает с резким изменением характера русла реки, когда его ширина с 60 - 70 м быстро снижается до 25 - 30 м. В связи с тем, что на этом участке преобладают широкие протяженные плесы с едва заметным течением, обычным типом зарастания здесь является двусторонний широкоприбрежный тип (на глубоких плесах), а также сплошное зарастание русла, пятнистое, и пятнисто-прибрежное (на плесах с глубиной до 2,5 м и на перекатах) (Папченков, 1979). Второй участок характеризуется сильно извилистым узким руслом. Глубина здесь колеблется и держится в пределах 2 м. Течение значительное, вода имеет высокую прозрачность. В этих условиях буйно развиваются погруженные растения и макрофиты с плавающими листьями. Именно здесь кубышка желтая образует обширные подводные заросли из очень

крупных (до 40 см в диаметре) нежных, светло-зеленых гофрированных листьев. Почти на всем протяжении данный 24-километровый участок имеет сплошное зарастание. На этих двух верхних участках сосредоточены основные запасы макрофитов всей реки (92,6 % по сырой надземной фитомассе).

Иное распределение ресурсов водных растений на р. М. Кокшаге. Здесь участок с очень сильным зарастанием ( $\Pi\phi = 6,7 \text{ кг/м}^2$ ) расположен в верховьях реки. Он имеет протяженность около 20 км и на значительном протяжении подвергнут искусственному спрямлению. Поэтому на данном участке река представлена чередованием старого глубоководного (до 2 м и более) русла шириной 10 - 20 м, очень сильно зарастающего камышом озерным (650 т сырой надземной массы на участок), кубышкой желтой (190 т), манником большим (180 т), элодеей канадской (124 т), тростником южным (118 т) и другими макрофитами (от 27 до 3 т), и искусственных узких мелких канав, умеренно зарастающих элодеей и некоторыми другими растениями. Сосредоточенные здесь запасы сырой надземной фитомассы составляют 79 % от всей ее запасов на реке. Ниже речное русло постепенно расширяется до 30 - 35 м. Основными продуцентами из числа высших растений в нем выступают роголистник темно-зеленый, ежеголовник

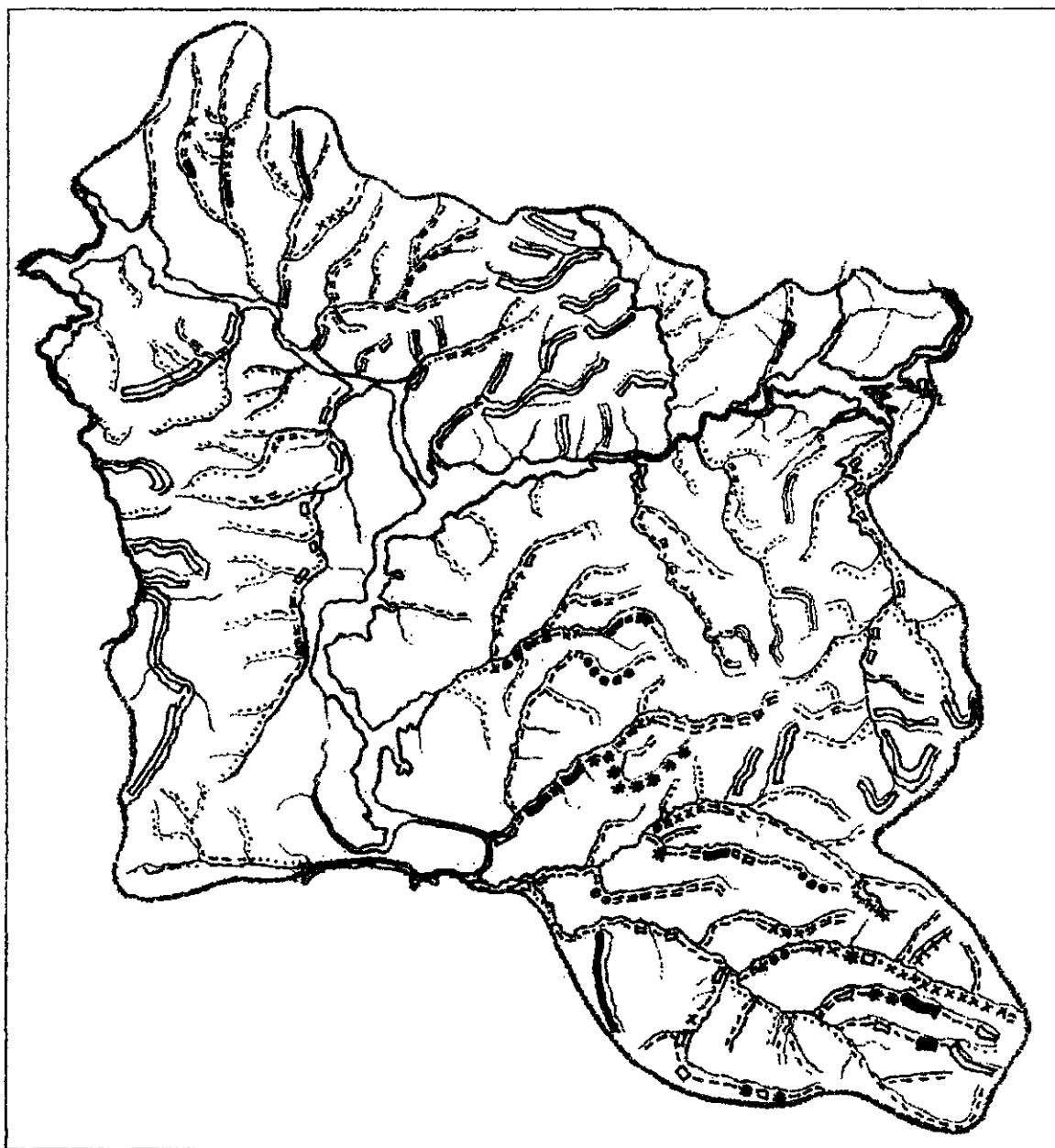


Рис. 15. Картограмма интенсивности зарастания рек Среднего Поволжья

Реки и их участки: 0 - не зарастающие, 1 - почти не зарастающие, 2 - очень слабо зарастающие, 3 - слабо зарастающие, 4 - умеренно зарастающие, 5 - значительно зарастающие, 6 - сильно зарастающие, 7 - очень сильно зарастающие.

прямой и ежеголовник всплывший, изреженные, малопродуктивные сообщества которых занимают прибрежные зоны с выходом по мелким местам на середину русла, создавая смешанный тип зарастания. Интенсивность зарастания снижается до  $0,4 \text{ кг/м}^2$ .

Средняя интенсивность зарастания малых рек Верхне-Кокшагского природного района равна  $0,61 \text{ кг/м}^2$  (табл. 37). Водная растительность их, представленная сообщест-

вами кубышки желтой, куртинами ежеголовника прямого, тростника южного, манника большого, бордюрами осок и камыша лесного, приурочена, в основном, к ямовидным расширениям русла. Узкие же участки этих рек, часто заросшие по берегам ольхой и ивами, обычно свободны от водных растений.

В среднем запасы надземной биомассы макрофитов в малых реках района равны  $2,26 \text{ т/км}$ ,  $0,25 \text{ т/км}$ ,  $0,21 \text{ т/км}$

и 0,91 Гкал/км соответственно в сыром, абсолютно сухом и органическом веществе и в валовой энергии. Для средних рек эти показатели в той же последовательности будут равны 126,6 т/км, 14,55 т/км, 12,3 т/км и 51,88 Гкал/км (табл. 37). Запасы общей (надземной и подземной) биомассы макрофитов всех изученных рек района в органическом веществе равны 15,9 т/км, при этом на долю подземных органов приходится 57,1 % запасов (табл. 38). Суммарная (надземная и подземная) продукция речных растений - 28,1 т С/км, а доля подземных органов в ней составляет всего 16,8 %, что обусловлено большой разницей между биомассой и продукцией надземных органов погруженных гидрофитов (табл. 39).

2. Нижне-Кокшагский природный район. Речная водная растительность развита очень слабо. Интенсивность зарастания средних рек района 0,30 кг/м<sup>2</sup>, малых - 0,21 кг/м<sup>2</sup>, что очевидно связано с продолжающейся здесь интенсивной выработкой дна русел рек в высокоподвижных древневожжских песчаных отложениях. Основными типами зарастания выступают узкоприбрежный и пятнистый. Ведущая роль в создании запасов биомассы макрофитов принадлежит: на р. Рутке - камышу озерному и элодее канадской, на р. Б. Кокшаге - различным видам рдестов и ежеголовникам, на р. М. Кокшаге - роголистнику темно-зеленому и ежеголовнику всплывшему, на р. Илети - полевица побегообразующая, камышу лесному и ежеголовникам. То есть, в каждой реке список основных продуцентов возглавляют разные виды, но везде достаточно обильны ежеголовник всплывший и ежеголовник прямой. Запасы биомассы и продукция фитоценозов рек района меньше, чем в предыдущем районе в 10 - 20 раз и более (табл. 37 - 39).

3. Казанский природный район. Речная растительность отличается скудностью. Относится это, прежде всего, к средним рекам, которые, имея такую же, как и у рек Нижне-Кокшагского района, интенсивность зарастания (0,33 кг/м<sup>2</sup>), несколько уступают им по запасам надземной биомассы и по продукции (табл. 37-39), тогда как запасы биомассы и продукция подземных органов растений здесь выше (табл. 38 и 39). В целом запасы растений в районе незначительны: на р. Илети они составляют 594 т сырой надземной биомассы, 80,8 % которой дают полевица побегообразующая, камыш лесной и ежеголовники всплывший и прямой; на р. Казанке - 590 т, 90,5 % которых приходится на долю тростника южного, кубышки желтой и камыша лесного. То есть, основная макрофитная продукция здесь связана с геллофитами, гидрогеллофитами и гидрофитами.

Малые реки района зарастают в среднем в 2 раз сильнее, чем средние (табл. 37), но повышенную интенсивность зарастания имеют только притоки р. Илети, тогда как притоки р. Казанки и р. Меши почти не зарастают.

4. Террасно-Волжский природный район. Речная сеть здесь очень слабая. Водотоки относятся к категории почти не зарастающих: Пф низовьев средней р. Меши 0,02 кг/м<sup>2</sup>, а

малых рек Сумки и Ноксы - соответственно 0,1 и 0,03 кг/м<sup>2</sup>.

5. Прикамский природный район. К числу средних относится лишь р. Меша. Интенсивность ее зарастания 0,03 кг/м<sup>2</sup>, т. е. это почти не зарастающая река. Малые реки района, как притоки Меши, так и притоки Камы, не зарастают вообще.

6. Вятский природный район. Все водотоки района имеют очень бедную флору и не имеют растительности.

7. Вятско-Камский природный район. В лесном Заволжье это второй по интенсивности зарастания, запасам биомассы и по продукции макрофитов рек район (табл. 37 - 39). Зарастание наиболее детально изученной средней р. Тоймы неравномерное: верховья и низовья реки зарастают очень слабо (Пф = 0,39 - 0,48 кг/м<sup>2</sup>), среднее течение - очень сильно (Пф = 5,4 кг/м<sup>2</sup>) (рис. 15). В сложении фитоценозов и в продуцировании биомассы ведущую роль играют камыш озерный - 758 т сырой надземной массы, ежеголовник всплывший - 718 т, камыш лесной - 465 т, тростник южный - 181 т, кубышка желтая - 96 т, ежеголовник прямой - 57 т, уруть колосистая - 56 т; вклад других макрофитов менее значим (от 38 т до 1 т). То есть, в составе основных продуцентов явно преобладают геллофиты (70,4 %). Чистая первичная продукция макрофитов рек района равна 5,76 т С/км; 25,9 % ее дают подземные органы растений. Запасы биомассы - 5,3 т С/км, доля подземных органов в них выше, чем надземных (по органическому веществу соответственно 56 и 44 %).

8. Цивильский природный район. Средние реки района (Б. и М. Цивили) почти не зарастают (Пф = 0,04 кг/м<sup>2</sup>). На открытых участках в них лишь изредка встречаются редкие и небольшие пятнышки рдестов (обычно это рдест гребенчатый), роголистника темно-зеленого, куртинки ежеголовников, камыша лесного. В основном же они текут в иловых берегах и совершенно лишены какой-либо водной растительности. Малые реки по характеру зарастания более разнообразны: интенсивность их зарастания от 0 до 0,31 кг/м<sup>2</sup>, на некоторых из них, текущих в луговых или слабо закустаренных берегах, в более заметных количествах представлены ежеголовники и рдесты, отмечаются небольшие пятна тростника и отдельные клоны рогоза широколистного, местами в воде много гидрофитов.

9. Присурский природный район. Лишь кое-где на реках этого района можно встретить некое подобие зарастания (отдельные куртинки рогоза широколистного, ежеголовника прямого, хвоща речного, кубышки желтой и некоторых других) и в целом их можно характеризовать как практически не зарастающие (табл. 37).

10. Свияжский природный район. На Приволжской возвышенности это район с наиболее зарастающими реками, хотя уровень этого зарастания не выходит за пределы очень слабого (Пф в целом = 0,28 кг/м<sup>2</sup>). Наиболее зарастающей здесь является р. Свияга (Пф = 0,31 кг/м<sup>2</sup>), что обусловлено наличием в среднем течении этой реки

(между г. Ульяновском и д. Ташевкой) небольших участков со слабым и умеренным зарастанием (рис. 15). Эти участки имеют узко- и широкоприбрежные типы распределения по руслу фитоценозов рогоза узколистного, рдеста пронзеннолистного, манника большого, тростника южного, ежеголовников, кубышки желтой. запасы сырой надземной биомассы которых в реке составляют 92,2 % запасов всех растений.

11. Усинско-Сызранский природный район. Скудная растительность, представленная узкоприбрежными пятнышками тростника, камыша лесного, клубнекамыша приморского и некоторых гидрофитов, отмечена лишь на р. Сызранке ( $\Pi\phi = 0,08 \text{ кг/м}^2$ ).

12. Черемшанский природный район. Продуктивность фитоценозов рек этого района имеет 2-й показатель в лесостепном и степном районе и 3-й - в регионе (табл. 39). Эту же позицию имеет и интенсивность зарастания средних рек ( $\Pi\phi = 1,47 \text{ кг/м}^2$ ) и рек в целом ( $\Pi\phi = 1,30 \text{ кг/м}^2$ ), тогда как для малых рек данный показатель только 5-й в регионе ( $\Pi\phi = 0,27 \text{ кг/м}^2$ ). Для средних рек района характерно наличие разнообразной высшей водной растительности, распределенной по длине русла участками разной интенсивности зарастания (рис. 15). Типичным является чередование участков сильно, значительно и умеренно заросших с участками слабого зарастания или почти полного отсутствия его. Среди типов распределения фитоценозов по ширине русла преобладают сплошное и широкоприбрежное зарастания. Наиболее ярко все эти особенности зарастания проявляются на основной реке района - на Б. Черемшане ( $\Pi\phi = 2,04 \text{ кг/м}^2$ ). Основными продуцентами растительного покрова этой реки выступают рогоз узколистный - 7788 т сырой надземной массы, кубышка желтая - 857 т, тростник южный - 625 т, камыш озерный - 620 т, рдест узловатый - 605 т, ежеголовник всплывший - 538 т, рдест пронзеннолистный - 519 т, рдест блестящий - 378 т, кувшинка чисто-белая - 293 т, рдест гребенчатый - 268 т, рогоз широколистный - 123 т и роголистник темно-зеленый - 112 т; запасы биомассы 13-ти прочих ценообразователей от 99 т (водокрас обыкновенный) до 1 т (хвощ приречный и клубнекамыш приморский). Обращают внимание очень большие запасы на этой реке рдеста узловатого (*Potamogeton nodosus*) (в Среднем Поволжье больше его только на р. Ток). По Б. Черемшану проходит, собственно говоря, северная граница массового распространения этого вида, севернее он встречается крайне редко и в незначительном количестве. Необыкновенно велики (2 т) на этой реке и запасы леерсии рисовидной (*Leersia oryzoides*) - вида в регионе не слишком редкого, но везде малообильного. В целом гелофиты по величине продуцируемой биомассы явно доминируют над гидрофитами (табл. 37).

На 2-й по величине реке района - М. Черемшане ( $\Pi\phi = 1,10 \text{ кг/м}^2$ ), также наиболее высоки запасы надземной биомассы у рогоза узколистного - 1397 т и кубышки жел-

той - 725 т, но далее следуют: кувшинка чисто-белая - 252 т, ежеголовник всплывший - 250 т, рдесты - 165 т, тростник южный - 42 т, манник большой - 26 т, роголистник темно-зеленый - 17 т; запасы биомассы других 5 доминантов фитоценозов этой реки 1-3 т. На 3-й средней реке - Б. Сульче ( $\Pi\phi = 0,64 \text{ кг/м}^2$ ), более половины всех запасов (64 %) дают кубышка желтая - 173 т и тростник южный - 70 т. Кубышка выступает основным поставщиком биомассы и на малых реках района, наиболее зарастающей среди которых ( $\Pi\phi = 1,06 \text{ кг/м}^2$ ) является р. Актай.

13. Шешминско-Икский природный район. Реки района зарастают очень слабо ( $\Pi\phi = 0,11 \text{ кг/м}^2$ ). Основные запасы биомассы макрофитов создаются за счет фитоценозов рогоза узколистного, тростника южного, ежеголовников, кубышки желтой и рдеста гребенчатого. Основным типом зарастания является узкоприбрежный тип, а также пятнистый, создаваемый по перекатным участкам рек сообществами рдестов. В распределении макрофитов по длине рек типично чередование участков очень слабого зарастания с не зарастающими или с почти не зарастающими (последнее характерно для окрестностей сел и городов) (рис. 15). Малые реки по характеру и интенсивности зарастания подобны средним.

14. Сокский природный район. Показатель интенсивности зарастания протекающих здесь средних рек наиболее высокий на территории лесостепного Заволжья ( $2,30 \text{ кг/м}^2$ ). Основными водотоками района являются р. Сок ( $\Pi\phi = 2,97 \text{ кг/м}^2$ ) и ее притоки: р. Кондурча ( $\Pi\phi = 1,05 \text{ кг/м}^2$ ) и р. Сургут ( $\Pi\phi = 3,74 \text{ кг/м}^2$ ). В район также входят верховья р. Б. Черемшан, имеющие 2 очень сильно зарастающих участка (рис. 15). Наиболее значительные запасы биомассы макрофитов сосредоточены на р. Сок (59,9 т/км). Основными продуцентами здесь являются рогоз узколистный - 4266 т сырой надземной массы, тростник южный - 4092 т, рдест гребенчатый - 3075 т, кувшинка чисто-белая - 2715 т, рдест блестящий - 2290 т, кубышка желтая - 1173 т, камыш озерный - 1120 т, ежеголовник всплывший - 937 т, рдест пронзеннолистный - 835 т, роголистник темно-зеленый - 305 т. Запасы биомассы этих 10 растений составляют около 92 % от общих на реке, но еще у 3 видов эти запасы превышают 200 т, у 8 - они более 100 т и еще у 3 - от 20 до 50 т, что говорит о большом разнообразии растительного покрова реки и высокой продуктивности ее фитоценозов.

Значительно менее разнообразен состав основных продуцентов на р. Сургут, имеющей наиболее высокий в районе показатель интенсивности зарастания. Около 91 % сырой надземной биомассы здесь дают тростник южный - 1200 т, рогоз узколистный - 1100 т, кубышка желтая - 200 т, камыш озерный - 150 т, ежеголовник прямой - 110 т и ежеголовник всплывший - 97 т. На наименее зарастающей р. Кондурче эту группу лидеров по продуктивности возглавляют рогоз узколистный - 896 т, ежеголовник прямой

- 100 т, кубышка желтая - 92 т, рогоз широколистный - 86 т, тростник южный - 77 т и двукосточник тростниковый - 66 т (в сумме 86 % от всех запасов макрофитов на реке). В целом для рек района характерно преобладание высокотравных гелофитов (48,5 %) над гидрофитами (41 %) и доминирование рогоза узколистного, тростника и кубышки.

15. Кинельско-Самарский природный район. Здесь сосредоточено самое большое число средних рек региона. Интенсивность их зарастания колеблется в пределах от 0,04 (р. Самара) до 2,01 кг/м<sup>2</sup> (р. Ток) и в среднем не превышает 1 кг/м<sup>2</sup>. Как и в предыдущем районе, ведущими продуцентами в растительном покрове рек выступают высокотравные гелофиты, причем доля их в сырой надземной биомассе превышает 50 % (табл. 37). Но при этом на самой зарастающей реке района - р. Ток три первые позиции в списке макрофитов с наиболее высоким запасом биомассы занимают гидрофиты рдест гребенчатый - 1972 т, рдест узловатый - 1885 т и кубышка желтая - 1771 т, далее идут тростник южный - 1275 т, рогоз узколистный - 737 т, камыш озерный - 502 т, рдест пронзеннолистный - 416 т, рдест курчавый - 358 т, ежеголовник всплывший - 343 т, рдест блестящий - 232 т, ежеголовник прямой - 205 т, запасы 14 других доминантов фитоценозов реки от 85 до 1 т. То есть, доля гидрофитов здесь значительно больше (67,3 %), чем высокотравных гелофитов (25,7 %). Среди других средних рек только на р. Боровке (Пф = 1,11 кг/м<sup>2</sup>) подобный список начинается с кубышки желтой - 149 т (далее идут камыш озерный - 138 т, тростник южный - 137 т, рогоз узколистный - 128 т, ежеголовник всплывший - 87 т). На всех же других во главе его стоят гелофиты. Так, на р. Самаре основную часть биомассы дают ежеголовник прямой - 287 т, камыш озерный - 116 т, тростник южный - 112 т, клубнекамыш морской - 103 т, сусак зонтичный - 86 т, рдест гребенчатый - 55 т; на р. Б. Уран (Пф = 0,35 кг/м<sup>2</sup>) - тростник - 216 т, рдест пронзеннолистный - 49 т, кубышка - 34 т, рдест блестящий - 30 т, ежеголовник прямой - 26 т, камыш озерный - 24 т; на р. М. Уран (Пф = 1,52 кг/м<sup>2</sup>) - рогоз узколистный - 1560 т, тростник - 500 т, камыш озерный - 500 т, ежеголовник прямой - 210 т, рдест блестящий - 200 т, кубышка - 183 т, рдест гребенчатый - 150 т, ежеголовник всплывший 122 т, рогоз широколистный - 114 т, рдест пронзеннолистный - 110 т, клубнекамыш морской - 94 т; на р. Б. Кинель (Пф = 1,28 кг/м<sup>2</sup>) - рогоз узколистный - 1820 т, камыш озерный - 1700 т, тростник - 1500 т, рдест гребенчатый 1000 т, ежеголовник прямой - 660 т, рдест блестящий - 420 т, кубышка - 360 т, кувшинка - 290 т, стрелолист - 280 т, ежеголовник всплывший - 240 т, рдест пронзеннолистный - 230 т, сусак - 200 т, рогоз широколистный - 130 т; на р. М. Кинель (Пф = 1,08 кг/м<sup>2</sup>) - тростник - 715 т, камыш озерный - 598 т, кувшинка - 280 т, рогоз узколистный - 240 т, кубышка - 197 т, рдест узловатый - 89 т; на р. Кутулук (Пф = 1,30 кг/м<sup>2</sup>) - тростник - 1600 т, рогоз узколистный - 398 т, рдест

пронзеннолистный - 355 т, камыш озерный - 197 т, рдест гребенчатый - 152 т, манник большой - 106 т, рдест узловатый - 89 т, клубнекамыш морской - 73 т. Таким образом, основными поставщиками макрофитной продукции в этом районе являются тростник южный, рогоз узколистный, камыш озерный, кубышка желтая и рдест гребенчатый. Среди других макрофитов, имеющих большие запасы биомассы, необходимо обратить внимание на рдест узловатый, играющий заметную роль еще только на Б. Черемшане, и на клубнекамыш морской, на реках других районов большими запасами биомассы не выделяющийся.

Малые реки района по интенсивности зарастания (Пф = 0,67 кг/м<sup>2</sup>) и по составу основных продуцентов сходны со средними.

16. Бузулукско-Самарский природный район. Отличается от всех других районов высоким значением средней интенсивности зарастания малых рек (Пф = 3,46 кг/м<sup>2</sup>) при низком ее значении для средних рек (Пф = 0,23 кг/м<sup>2</sup>). Первое обусловлено очень высокой интенсивностью зарастания р. Съезжей (Пф = 5,2 кг/м<sup>2</sup>), основные запасы сырой надземной биомассы на которой дают тростник - 1290 т, манник большой - 196 т, элодея канадская - 108 т, рогоз узколистный - 48 т, рогоз широколистный - 45 т, камыш озерный - 36 т, клубнекамыш морской - 20 т. Низкий же показатель зарастания средних рек определяется почти полным отсутствием растительности в верховьях р. Самары при очень слабом зарастании (Пф = 0,37 кг/м<sup>2</sup>) р. Бузулук. Основными продуцентами в растительном покрове последней являются тростник - 282 т, рдест пронзеннолистный - 141 т, рогоз узколистный - 126 т, кубышка желтая - 35 т, камыш озерный - 20 т, ежеголовник прямой - 18 т. В этом районе господство высокотравных гелофитов (79,3 %) наиболее ярко выражено.

Таким образом, интенсивность зарастания рек и запасы биомассы макрофитов в них наиболее велики в 1-м, 7-м, 12-м, 14-м и 15-м природных районах, 4 из которых (все, кроме 7-го) расположены по диагонали, пересекающей территорию региона с северо-запада на юго-восток. Наиболее высокие продукционные показатели связаны с растительным покровом средних рек Верхне-Кокшагского и Соцкого природных районов. Основные запасы макрофитов на всей изучаемой территории, кроме 1-го природного района, создаются высокотравными гелофитами, а в 1-м районе - гидрофитами. Видовой состав ведущих продуцентов возглавляют рогоз узколистный, тростник южный, камыш озерный, кубышка желтая, ежеголовники всплывший и прямой и рдесты гребенчатый, блестящий и пронзеннолистный.

В целом средние и малые реки Среднего Поволжья дают 312,9 тыс. т чистой первичной макрофитной продукции в год в сыром веществе, 39,5 тыс. т/год - в абсолютно сухом, 34,6 тыс. т/год - в органическом веществе и 146,0 · 10<sup>12</sup> кал/год - в валовой энергии. Около 75 % этой продукции приходится на реки лесостепного Заволжья.

## 5.2.2. Водораздельные озера

Водораздельные озера, как уже отмечалось, в ряде природных районов региона отсутствуют или единичны, поэтому обобщение степени и интенсивности их зарастания, подсчет запасов биомассы и расчет чистой первичной продукции будет сделан по тем районам, в которых этот тип водоемов в достаточной степени представлен. Все материалы по зарастанию марийских озер получены автором, сведения же по степени зарастания большей части водораздельных озер Чувашии, Татарстана и Ульяновской области почерпнуты из архивных материалов СевНИИ-Гим (Кадастр озер Чувашской АССР, 1968; Кадастр озер Ульяновской области, 1968; Кадастр озер Татарской АССР, 1969), которые легли в основу коллективной монографии "Озера Среднего Поволжья" (1976). По этим данным и некоторым другим литературным источникам (Губасва, 1971; "Зеленая книга"....1995, Особо охраняемые ...., 1997) мною были сделаны расчеты запасов биомассы и чистой продукции макрофитов водораздельных озер региона (табл. 40 и 41).

Прежде всего отмечу, что, несмотря на сравнительно небольшое число озер в регионе, производительность их растительного покрова лишь немного меньше, чем у растительности многочисленных рек этой территории. Озера дают 298,1 тыс. т в год чистой первичной макрофитной продукции в сыром виде, 34,6 тыс. т в год - в абсолютно

сухом, 29,6 тыс. т в год - в органическом веществе и  $124,7 \cdot 10^{12}$  кал в год - в валовой энергии. Основная часть этой продукции (около 85 %) связана с озерами лесного Заволжья, тогда как в случае с реками выделялась в этом плане заволжская лесостепь. Более 83 % запасов органического вещества макрофитов водораздельных озер северной части региона сосредоточено во 2-м природном районе (табл. 40). Поскольку здесь не самая высокая степень (в среднем 27,7 %) и интенсивность ( $2,07 \text{ кг/м}^2$ ) зарастания озер, объясняется это прежде всего тем, что на данную территорию приходится около 67 % площади водного зеркала этого типа водных объектов региона.

Характер зарастания и структуру биомассы, продуцируемой макрофитами водораздельных озер 2-го района хорошо отражают детально изученный комплекс разнообразных озер ГПНП "Марий Чодра". Материалы их картирования показали, что основными продуцентами из числа макрофитов здесь выступают уруть колосистая и кубышка желтая - по 18,1 %; велики также запасы рогоза узколистного - 9,4 %, рдеста блестящего - 8,4 %, камыша озерного - 7,8 %, роголистника темно-зеленого - 5,1 %; много харовых водорослей - 4,3 %. В целом гидрофиты дают значительно больший вклад в продукцию сырой надземной биомассы (71 %), чем гелофиты. Для многих озер характерно наличие разного размера сплавин, но производимая ими биомасса в расчет не принималась.

Таблица 40. Биомасса макрофитов водораздельных озер Среднего Поволжья

№№ районов	Площадь озера, га	Сырая, в т			Абсолютно сухая, в т			Орг. вещество, в т			Энергия, в Гкал		
		над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся
1	178	4795	5618	10412	502	744	1246	429	640	1069	1811	2702	4512
2	3719	76848	77350	154199	8676	10908	19584	7435	9556	16991	31376	40327	71704
3	111	3063	2858	5921	332	408	740	285	357	642	1203	1505	2708
4	398	6953	6118	13072	838	870	1708	717	743	1461	3027	3137	6164
8	39	323	143	466	36	19	55	30	16	45	126	66	192
10	126	701	706	1406	84	101	186	73	87	160	309	366	674
11	491	8923	11241	20163	1115	1634	2749	974	1436	2410	4111	6059	10170
12	518	7294	8692	15986	989	1372	2362	879	1212	2092	3711	5116	8827
Всего	5580	108900	112726	221626	12573	16056	28630	10823	14047	24870	45674	59277	104951
То же, в $\text{кг/м}^2$ ( $\text{ккал/м}^2$ )													
1	178	2,69	3,16	5,85	0,28	0,42	0,70	0,2	0,36	0,60	1017,2	1517,7	2534,9
2	3719	2,07	2,08	4,15	0,23	0,29	0,53	0,20	0,26	0,46	843,7	1084,4	1928,0
3	111	2,76	2,57	5,33	0,30	0,37	0,67	0,26	0,32	0,58	1083,7	1355,6	2439,2
4	398	1,75	1,54	3,28	0,21	0,22	0,43	0,18	0,19	0,37	760,5	788,3	1548,8
8	39	0,83	0,36	1,19	0,009	0,005	0,014	0,007	0,004	0,011	31,6	16,6	48,2
10	126	0,55	0,56	1,11	0,07	0,08	0,15	0,06	0,07	0,13	244,1	289,2	533,3
11	491	1,82	2,29	4,11	0,23	0,33	0,56	0,20	0,29	0,49	837,7	1234,4	2072,1
12	518	1,41	1,68	3,09	0,19	0,26	0,46	0,17	0,23	0,40	716,4	987,7	1704,1
Регион	5580	1,95	2,02	3,97	0,23	0,29	0,51	0,19	0,25	0,45	818,5	1062,2	1880,7

Примечание: над - надземный, под - подземный.

Таблица 41. Чистая первичная продукция макрофитов водораздельных озер Среднего Поволжья

№№ районов	Площадь озер, га	Сырая, в т/год			Абсолютно сухая, в т/год			Орг. вещество, в т/год			Энергия, в Гкал/год		
		над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся
1	178	11444	2915	14360	1171	383	1554	996	329	1325	4202	1389	5592
2	3719	169789	40979	210768	18224	5700	23924	15403	4976	20378	65000	20997	85997
3	111	6798	1524	8322	695	214	909	589	186	776	2486	787	3273
4	398	16012	3294	19307	1884	460	2344	1601	392	1992	6754	1654	8408
8	39	782	92	874	87	12	98	71	10	81	300	40	340
10	126	1598	367	1965	188	52	240	161	45	206	681	188	869
11	491	18490	5779	24268	2199	834	3033	1896	731	2627	8000	3087	11086
12	518	13741	4455	18196	1775	698	2473	1557	616	2173	6572	2598	9170
Всего	5580	238653	59406	298059	26222	8354	34576	22274	7284	29558	93995	30739	124735
То же, в кг/м <sup>2</sup> год (ккал/м <sup>2</sup> год)													
1	178	6,43	1,64	8,07	0,66	0,22	0,87	0,56	0,18	0,74	2360,9	780,4	3141,4
2	3719	4,57	1,10	5,67	0,49	0,15	0,64	0,41	0,13	0,55	1747,8	564,6	2312,4
3	111	6,12	1,37	7,50	0,63	0,19	0,82	0,53	0,17	0,70	2239,9	708,7	2948,6
4	398	4,02	0,83	4,85	0,47	0,12	0,59	0,40	0,10	0,50	1697,1	415,5	2112,6
8	39	0,196	0,023	0,220	0,022	0,003	0,025	0,018	0,002	0,020	75,3	10,2	85,5
10	126	1,26	0,29	1,55	0,15	0,04	0,19	0,13	0,04	0,16	538,3	148,6	686,9
11	491	3,77	1,18	4,94	0,45	0,17	0,62	0,39	0,15	0,54	1630,0	628,9	2258,9
12	518	2,65	0,86	3,51	0,34	0,13	0,48	0,30	0,12	0,42	1268,7	501,5	1770,2
Регион	5580	4,28	1,06	5,34	0,47	0,15	0,62	0,40	0,13	0,53	1684,5	550,9	2235,4

Примечание: над - надземный, под - подземный

Немногочисленные водораздельные озера 1-го природного района имеют в среднем более высокую степень (35,1 %) и интенсивность (2,69 кг/м<sup>2</sup>) зарастания нежели озера 2-го района. О продуктивности их растительного покрова можно судить по материалам исследования озер Керебелякского лесничества ГПНП "Марий Чодра", которые расположены у границ 1-го района, восточная часть которого и территория этого лесничества, по мнению А. В. Ступишина и Н. Н. Лаптевой (1976), входят в один Кокшаго-Шорский карстово-полесский район. Здесь особенно велика роль гидрофитов, на долю которых приходится 83 % запасов сырой надземной биомассы. Безусловным лидером среди продуцентов является кубышка желтая - 26,6 % биомассы, вторую позицию в этом ряду занимают харовые водоросли - 11,7 %, далее идут рдест длиннейший - 9,9 %, рдест блестящий - 8,1 %, рдест плавающий - 7,9 %, пузырчатка обыкновенная - 4,9 %. Среди в целом не очень обильных гелофитов по запасам биомассы лидируют стрелолист обыкновенный - 2,8 % и тростник - 2,6 %. Почти половине озер этого района свойственны сплавины.

Еще более низка озерность 3-го района. Почти все его водораздельные озера сосредоточены в бассейне р. Илеть, они не велики по площади и связаны с карстовыми провалами. Интенсивность зарастания их в целом умеренная (2,76 кг/м<sup>2</sup>) при значительной (35,3 %) степени зарас-

тания. Сплавины на таких озерах развиваются редко. Ярким их примером являются озера Кленовогорского лесничества ГПНП "Марий Чодра". Четверть запасов сырой надземной биомассы в них создает уруть колосистая - 25,1 %. Большую роль в продукционном процессе играют также кубышка желтая - 16,9 %, рогоз узколистный - 13,5 %, камыш озерный - 8,1 %, роголистник темно-зеленый - 7,4 %, рясковые - 6,1 %, рдест блестящий - 4,8 %. На долю гидрофитов приходится 74 % биомассы.

Небольшой 4-й район - один из наиболее озеронасыщенных. По характеру зарастания его озера во многом схожи с озерами Яльчикского лесничества ГРНП "Марий Чодра". Но здесь много озер, в которых растительный покров не развит, поэтому в целом интенсивность зарастания водораздельных озер района слабая (1,75 кг/м<sup>2</sup>), а степень - умеренная (23,1 %). Ведущая роль в производстве биомассы макрофитов в этих озерах принадлежит рдесту блестящему - 29,2 %: много камыша озерного - 15,6 %, кубышки желтой - 13,4 % и харовых водорослей - 11,8 %; заметны также урути (колосистая и мутувчатая) и кувшинка чисто-белая - по 5,3 %, пузырчатка обыкновенная - 3,9 %, осоки - 3,5 %, тростник южный - 3,25 %. На долю гидрофитов в целом приходится 75 % запасов сырой надземной биомассы.

В лесостепном Приволжье площади водораздельных озер нарастают с севера на юг, от 8-го к 11-му району

(табл. 40), при почти полном отсутствии этого типа водоемов в 9-м районе.

В 8-м районе известно 30 озер с общей площадью 39,2 га. Степень их зарастания в целом умеренная (в среднем 17 %), тогда как интенсивность зарастания - очень слабая ( $0,83 \text{ кг/м}^2$ ), при этом 16 из 30 озер не зарастают. Материалами детального картирования растительности озер этого, как и всех последующих районов, я не располагаю. По архивным же (выше упомянутым) и литературным материалам можно судить лишь о составе наиболее обильных на том или ином озере доминирующих растений. Исходя из собственных усредненных данных по их продуктивности и имеющихся указаний на проценты зарастания обследованных озер и были сделаны расчеты запасов биомассы макрофитов. Эти расчеты показали, что основную роль в продукции высших растений здесь играют рдесты, урути и элодея, дающие в сумме 76,6 % сырой надземной биомассы. На долю растений с плавающими листьями, среди которых чаще всего отмечается горец земноводный, приходится 2,2 %. Низкотравные гелофиты (обычно это хвощ приречный и ежеголовники) дают 9,8 % биомассы, высокотравные гелофиты (тростник и рогоз узколистный) - 1,5 %. Очень часто для этих озер в качестве основных доминантов указываются осоки, ситняг болотный, жерушник и ряд гидрофитов. На эту группу растений приходится 8 % сырой надземной биомассы. Остающаяся 1,9 % даст биомасса рясковых.

Наиболее высокую численность (но крайне малых по размерам) водораздельных озер в Приволжье имеет 10-й природный район. Очень много здесь озер (96 из 178) лишенных какого-либо растительного покрова, в связи с чем район выделяется самым низким показателем интенсивности ( $0,55 \text{ кг/м}^2$ ) и степени (11,7 %) их зарастания в регионе. В отличие от предыдущего района, здесь нет безусловного господства погруженных гидрофитов - на их долю (в основном это узколистные рдесты и элодея) приходится 24,3 % сырой надземной биомассы. Близкие величины запасов биомассы имеют горец земноводный с кубышкой желтой (21,6 %) и гидрогелофиты (осока острая и ситняг болотный) с разнообразными гидрофитами (21,3 %). Достаточно много ежеголовника прямого (15,2 %): 6,3 % приходится на долю биомассы тростника, 5,7 % - ряска трехдольной и 5,6 % - ряска маленькой с многокоренником.

В 11-м районе озер не много - всего 42, но ряд из них имеет большие (по меркам региона) размеры, поэтому суммарная площадь их здесь (491 га) довольно высока (3-я в Среднем Поволжье). По характеру (на некоторых развиты слайны), интенсивности ( $1,82 \text{ кг/м}^2$ ) и степени (30,3 %) зарастания эти озера напоминают марийские водораздельные озера, но здесь заметно большее значение имеют высокотравные гелофиты: рогоз узколистный, тростник южный и камыш озерный, дающие в сумме 29,2 % запасов сырой надземной биомассы, а также растения с

плавающими на поверхности воды листьями: кубышка желтая, кубышка чисто-белая, рдест плавающий и горец земноводный - 26,9 %. При этом остается высокой (21,6 %) и доля погруженных укореняющихся гидрофитов: урути и разнообразных рдестов (прежде всего это рдест блестящий, но нередко отмечается и рдест пронзеннолистный, а также узколистные рдесты).

Второе место по суммарной площади водораздельных озер в регионе занимает 12-й природный район (табл. 40). Здесь довольно много не зарастающих озер, поэтому средняя интенсивность зарастания этого типа водоемов несколько понижена ( $1,41 \text{ кг/м}^2$ ), хотя степень зарастания в среднем остается умеренной (28,9 %). Отличительной чертой озер района является очень высокая доля (40,4 %) биомассы высокотравных гелофитов: рогоз узколистный, тростник южный, камыш озерный и манника большого. А в целом - преобладание биомассы прибрежных растений - 62,9 % (в дополнение к высокотравным 7,2 % низкотравных гелофитов и 15,3 % гидрогелофитов и гидрофитов) над биомассой настоящих водных растений - 37,1 % (роголистник темно-зеленый - 3,6 %, рдесты, урути, водные лютики, телорез - 18,0 %; горец земноводный и рдест плавающий - 14,7 %; рясковые - 0,8 %).

### 5.2.3. Старицы

Точное число стариц и их площадь подсчитать для такой большой территории как Среднее Поволжье крайне сложно, особенно если учесть, что постоянно появляются новые старицы и исчезают старые. Поэтому практически невозможно порайонно провести анализ степени и интенсивности зарастания этих весьма динамичных водоемов и дать расчет запасов биомассы макрофитов в них. В связи с этим ограничусь рассмотрением характера зарастания, подсчетом массы и чистой продукции макрофитов в закартированных мною старицах и приблизительной оценкой на основе этих и некоторых литературных материалов продуктивности старичной растительности в пределах физико-географических провинций.

Наиболее детально изучена растительность стариц р. Иеть в пределах территории природного национального парка "Марий Чодра". Это нижняя часть среднего течения и начало низовьев реки. Здесь на протяжении 50 км речного русла были обследованы все 150 обозначенные на крупномасштабных картах водоемов поймы этой реки, 6 из которых оказались небольшими провальными озерами и 144 - старицами. Из числа последних к моменту обследования 7 уже перестали быть водоемами и перешли в разряд заболоченных, сырлуговых, закустаренных или занятых зарослями крапивы низин и логов. Среди сохранившихся, 16 стариц являются полубокохшими и близкими к полному обсыханию и 17 - находящимися в стадии значительного заболачивания. Общая площадь 137 суще-

ствовавших в момент обследования стариц без обсохших и заболоченных площадей всего 39,3 га. Степень и интенсивность их зарастания отражает весь спектр выделенных для этих характеристик классов (от практически не зарастающих до зарастающих очень сильно и сплошь покрытых водными и водно-болотными растениями), но в целом первая равна 77 %, а вторая - 4,14 кг/м<sup>2</sup>.

К не зарастающим относится 8 старицных водоемов. Основная их часть связана с верхней половиной изученного отрезка поймы реки. Отсутствие растительности в 3 таких старицах связана с сильным их обсыханием, в 5 - с развитием на водной поверхности сплошных полей нитчатых водорослей. 18 стариц зарастало очень слабо. Подавляющее большинство из них - это чисто рясковые водоемы, либо рясковые с небольшой долей участия роголистника и харовых водорослей. Стариц со слабым зарастанием 39. Как правило, это тоже рясковые водоемы, но уже с заметной долей участия какого-либо из таких растений как телорез, водокрас, роголистник, уруть, пузырчатка, харовые водоросли, а также небольших куртин тростника, рогозов, ежеголовников и т.д.

Умеренно зарастающих стариц 28. Часть из них - это маленькие старицы (площадь менее 0,1 га) с рясковым покровом и несколькими куртинами гелофитов и гидрогелофитов. Именно наличие последних и дает большую величину сырой надземной биомассы в расчете на единицу площади водоема, что позволяет отнести такие старицы к умеренно зарастающим. Другая часть - это заболачивающиеся старицы. В процессе их зарастания большая роль принадлежит осокам, хвощу приречному, сабельнику болотному и другим гидрогелофитам, а также разнообразным гидрофитам. Обычными здесь являются и куртинки рогозов, тростника, камыша озерного. Лишь растительность одной из таких стариц характеризуется резким преобладанием стрелолиста при участии в зарастании элодеи, рясковых и осок. Третья часть стариц этой группы - это достаточно крупные и хорошо обводненные старицы с умеренно развитой разнообразной растительностью, встречающиеся в низовьях реки.

Пять из девяти значительно зарастающих стариц - это небольшие водоемы с высокой степенью покрытия высокопродуктивными ценозами макрофитов. 2 старицы по сути уже превратились в болота. Близка к этому и крупная старица оз. Ширлан Северный, распавшаяся на 5 разной величины плесов с рясково-водокрасовым покровом. На оз. Макар Северный господствует телорезовое с рясковыми и водокрасом сообщество, особенно мощно развитое в концевых участках водоема.

Сильно зарастающих стариц 8. Растительность одной из них имеет зональное расположение фитоценозов с доминированием хвоща приречного, осоки острой, стрелолиста обыкновенного, ежеголовника прямого, кубышки желтой и элодеи канадской. Разнообразная растительность

другой, самой крупной (1,8 га) старицы поймы р. Илеть, северный конец которой осложнен карстовым провалом, выделяется высоким обилием пузырчатки, роголистника и урути мутноватой, а также большими площадями слабо представленных на других старицах хвостника обыкновенного и болотника болотного. Для старицы оз. Интернатное-2 характерно наличие почти сплошного покрова ее дна плотными зарослями харовых водорослей. Другие водоемы данной группы не велики по размерам и не отличаются разнообразием растительных сообществ.

Очень сильно зарастающих стариц 27. Часть из них является небольшими или даже очень маленькими водоемами, занятыми высокопродуктивными фитоценозами. Но большей частью это средние по величине или наиболее крупные для условий данной поймы водоемы, имеющие разнообразный растительный покров и очень высокую интенсивность зарастания. Фитоценозы на 2/3 заросшей старицы оз. Инать (Пф = 6,4 кг/м<sup>2</sup>) расположены в 3 пояса: первый из них занимают сообщества тростника и рогоза широколистного, второй - рясково-водокрасовый ценоз и третий - харовый. Растительность оз. Мазаркинское представлена перемежающимися рясковыми фитоценозами рогоза узколистного, ежеголовника всплывшего и телореза алоэвидного (Пф = 8,0 кг/м<sup>2</sup>). Соседнее оз. Мазаркинское Малое - заболачивающийся водоем, разделенный на 2 плеса. Один из них занят ценозом телореза с водокрасом и рясковыми, второй, обрамленный хвощом приречным, - рясковым сообществом рдеста плавающего (Пф = 6,7 кг/м<sup>2</sup>). Старица, обозначенная № 32 (Пф = 8,1 кг/м<sup>2</sup>) имеет очень сильно заросшую северную треть акватории. Здесь расположена мощная сфагнина с рогозом широколистным, рогозом узколистным, камышом озерным и осоками. Свободные от сфагины места заняты высокопродуктивными сообществом из пузырчатки обыкновенной, урути колосистой, роголистника темно-зеленого, водокраса и рясковых. Южная треть водоема занята сообществом телореза с водокрасом и рясковыми и локальными зарослями рогозов. Старица № 38 (Пф = 10,3 кг/м<sup>2</sup>), находящаяся в состоянии заболачивания, распадается на 3 плеса с мощно развитым покровом из кубышки желтой с телорезом, водокрасом и рясковыми. Похожа на нее по характеру зарастания старица № 44 (Пф = 5,3 кг/м<sup>2</sup>). Разнообразны сложившиеся фитоценозы старицы № 45 (оз. Копзер) (Пф = 8,5 кг/м<sup>2</sup>). Полузаболоченная старица № 48 (Пф = 5,1 кг/м<sup>2</sup>) занята сообществом телореза ряскового. Буквально забито телорезом, на фоне которого теряются все другие макрофиты, оз. Гензер (Пф = 9,5 кг/м<sup>2</sup>). Заросшее на 77 %, но имеющее самый высокий показатель интенсивности зарастания (Пф = 21,5 кг/м<sup>2</sup>) оз. Мостовое - сообществом кубышки желтой со стрелолистом, элодеей, водокрасом и рясковыми и тем же телорезом рясковым. Старицы оз. Желудевое-1 и Желудевое-2 имеют большие площади, занятые сообществами пузырчатки обыкновенной, телоре-

за, водокраса и рясковых, которые дополняются небольшими куртинами ежеголовника прямого, стрелолиста обыкновенного, рогоза широколистного и осок (Пф = 6,6 и 6,4 кг/м<sup>2</sup>). В других очень сильно зарастающих старичных водоемах растительный покров менее разнообразен, но не менее продуктивен.

Продукционные характеристики растительности изученных стариц р. Илеть отражены в табл. 42. Сопоставление

их с такими же данными по рекам и водораздельным озерам показывает, что средняя интенсивность зарастания стариц (4,14 кг/м<sup>2</sup>) более чем в 2 раза больше таковой водораздельных озер (1,95 кг/м<sup>2</sup>) и более чем в 4 раза она превышает интенсивность зарастания рек (0,80 кг/м<sup>2</sup>) региона.

Основная роль в продуцировании биомассы принадлежит гидрофитам, доля которых в сырой надземной биомассе

Таблица 42. Продуктивность растительного покрова стариц р. Илеть

№№ экогрупп	Сырое вещество, в т			Абс. сухое вещество, в т			Органическое вещество, в т			Энергия, в Гкал		
	над	под	все	над	под	все	над	под	все	над	под	все
<b>Биомасса</b>												
1	109,4	0,0	109,4	5,7	0,0	5,7	4,5	0,0	4,5	18,9	0,0	18,9
2	277,0	0,0	277,0	14,4	0,0	14,4	11,3	0,0	11,3	47,8	0,0	47,8
3	463,3	23,2	486,5	49,6	2,5	52,1	39,7	2,0	41,7	167,6	8,4	175,9
4	133,7	141,6	275,2	16,8	17,8	34,7	14,6	15,4	30,0	61,4	65,0	126,5
5	399,6	0,0	399,6	26,4	0,0	26,4	21,5	0,0	21,5	90,8	0,0	90,8
6	59,8	45,2	104,9	5,9	6,1	12,0	5,0	5,1	10,1	20,9	21,5	42,5
7	106,4	115,1	221,5	16,5	20,3	36,7	15,2	18,5	33,7	64,0	78,0	142,0
8	78,6	54,0	132,6	13,3	10,2	23,5	12,2	8,5	20,8	51,5	36,1	87,6
Всего	1627,7	379,0	2006,7	148,5	56,9	205,4	123,9	49,5	173,4	522,8	209,1	731,9
кг/м <sup>2</sup>	4,14	0,96	5,10	0,38	0,14	0,52	0,32	0,13	0,44			
ккал/м <sup>2</sup>										1329,5	531,7	1861,1
<b>Продукция (в т/год и Гкал/год)</b>												
1	273,5	0,0	273,5	14,2	0,0	14,2	11,2	0,0	11,2	47,2	0,0	47,2
2	692,4	0,0	692,4	36,0	0,0	36,0	28,3	0,0	28,3	119,4	0,0	119,4
3	1158,3	18,5	1176,8	123,9	2,0	125,9	99,3	1,6	100,9	418,9	6,7	425,6
4	334,1	70,8	404,9	42,1	8,9	51,0	36,4	7,7	44,1	153,5	32,5	186,0
5	999,0	0,0	999,0	65,9	0,0	65,9	53,8	0,0	53,8	227,0	0,0	227,0
6	137,5	22,6	160,1	13,5	3,1	16,5	11,4	2,6	14,0	48,2	10,8	58,9
7	127,7	57,6	185,2	19,8	10,1	29,9	18,2	9,2	27,4	76,8	39,0	115,8
8	157,2	27,0	184,2	26,6	5,1	31,7	24,4	4,3	28,7	103,0	18,0	121,1
Всего	3879,6	196,5	4076,1	342,0	29,2	371,2	282,9	25,4	308,3	1194,0	107,1	1301,1
кг/м <sup>2</sup> · год	9,87	0,50	10,36	0,87	0,07	0,94	0,72	0,06	0,78			
ккал/м <sup>2</sup> · год										3036,1	272,2	3308,3

Примечание. Экогруппы растений: 1 - макроводоросли и водные мхи; 2 - гидрофиты, свободно плавающие в толще воды; 3 - погруженные укореняющиеся гидрофиты; 4 - укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями; 5 - гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды; 6 - низкотравные гелофиты; 7 - высокотравные гелофиты;

8 - гигрогелофиты. Над - надземные органы, под - подземные органы.

макрофитов стариц р. Илеть равна 85 %. При этом биомасса погруженных укореняющихся гидрофитов равна 28,5 %, гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды - 24,5 %, свободно плавающих погруженных - 17,0 %, растений с плавающими на поверхности воды листьями - 8,2 %, харовых водорослей - 6,7 %. Среди прибреж-

но-водных растений наиболее значительный вклад в биомассу дают высокотравные гелофиты - 6,5 %, вторую позицию занимают гигрогелофиты с гидрофитами - 4,8 % и третью - низкотравные гелофиты.

Среди отдельных видов растений наиболее высокую долю в общей сырой надземной фитомассе этих стариц

имеют ряса малая совместно с многокоренником обыкновенным - 17,6 % и телорез алоэвидный - 17,4 %. Значительную массу также дают роголистник темно-зеленый - 10,9 %, водокрас обыкновенный - 6,9 %, харовые водоросли - 6,7 %, пузырчатка обыкновенная - 6,1 %, рдест плавающий - 5,9 %, элодея канадская - 5,4 %, урути колосистая и мутовчатая - 4,4 %, рогоз широколистный - 2,8 %, рогоз узколистный - 2,7 %, кубышка желтая - 2,3 %, гигрофиты - 2,2 %, осоки - 1,5 %, стрелолист обыкновенный - 1,5 %, ежеголовник прямой - 1,0 %; прочие виды макрофитов дают менее чем по 1 %. Обращает внимание низкий процент биомассы весьма обычной для стариц кубышки желтой. Связано это с тем, что этот вид характерен для пойменных водоемов лишь нижнего участка р. Илети, а в вышерасположенных - отсутствует.

В целом отчетливо прослеживается закономерность увеличения размеров стариц, разнообразия и продуктивности их растительного покрова по мере продвижения от верховьев реки к ее низовьям. Это, как показывают на-

блюдения, явно касается не только изученной, но и других средних, а также малых рек.

Несколько иначе обстоит дело со старицами крупных рек: в нижнем течении последних они уже имеют гораздо большие размеры и глубины воды, чем в условиях пойм средних рек. Такие озера, как по величине, так и по характеру зарастания, вполне сопоставимы с многими средними и даже крупными водораздельными озерами. Наиболее крупные из изученных мною стариц связаны с поймой нижнего течения р. Суры. Здесь было исследовано 5 пойменных озер и установлено, что оз. Балахна (площадь 17,5 га) зарастает на 43 % и имеет показатель фитомассы, определяющий интенсивность зарастания, равным 1,31 кг/м<sup>2</sup>; оз. Быстрон (12 га) - соответственно 68 % и 5,22 кг/м<sup>2</sup>; оз. Кривое (69 га) - 8,7 % и 0,68 кг/м<sup>2</sup>; оз. Стопное (30 га) - 53 % и 4,45 кг/м<sup>2</sup>; оз. Кривель (15 га) - 76 % и 8,46 кг/м<sup>2</sup>. В целом степень зарастания этих водоемов равна 34 %, а интенсивность зарастания - 2,74 кг/м<sup>2</sup> (табл. 43).

Таблица 43. Продуктивность растительного покрова стариц р. Суры

№№ экогрупп	Сырое вещество, в т			Абс. сухое вещество, в т			Органическое вещество, в т			Энергия, в Гкал		
	над	под	все	над	под	все	над	под	все	над	под	все
Биомасса												
1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3	1826,5	104,8	1931,3	195,4	11,2	206,6	156,5	9,0	165,5	660,6	37,9	698,5
4	920,1	2040,9	2961,0	115,9	257,2	373,1	100,2	222,2	322,3	422,7	937,6	1360,3
5	416,1	0,0	416,1	27,5	0,0	27,5	22,4	0,0	22,4	94,6	0,0	94,6
6	303,2	220,3	523,5	29,7	30,0	59,7	25,2	24,9	50,1	106,2	105,1	211,3
7	411,9	332,3	744,1	63,8	58,5	122,3	58,7	53,4	112,1	247,6	225,3	472,9
8	51,3	22,3	73,6	8,7	4,2	12,9	8,0	3,5	11,5	33,6	14,9	48,5
Всего	3929,0	2720,6	6649,6	441,0	361,0	802,1	370,9	313,0	683,9	1565,3	1320,8	2886,1
кг/м <sup>2</sup>	2,74	1,90	4,63	0,31	0,25	0,56	0,26	0,22	0,48			
ккал/м <sup>2</sup>										1090,8	699,4	2011,2
Продукция (в т/год и Гкал/год)												
1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3	4566,3	83,8	4650,1	488,6	9,0	497,6	391,4	7,2	398,5	1651,5	30,3	1681,8
4	2300,2	1020,5	3320,7	289,8	128,6	418,4	250,4	111,1	361,5	1056,7	468,8	1525,5
5	1040,2	0,0	1040,2	68,7	0,0	68,7	56,0	0,0	56,0	236,4	0,0	236,4
6	697,4	110,2	807,5	68,3	15,0	83,3	57,9	12,5	70,3	244,3	52,5	296,8
7	494,2	166,1	660,4	76,6	29,2	105,8	70,4	26,7	97,1	297,1	112,7	409,7
8	102,6	11,2	113,8	17,3	2,1	19,4	15,9	1,8	17,7	67,2	7,4	74,7
Всего	9200,8	1391,7	10592,5	1009,3	183,9	1193,2	842,0	159,2	1001,2	3553,3	671,8	4225,0
кг/м <sup>2</sup> год	6,41	0,97	7,4	0,70	0,13	0,83	0,59	0,11	0,70			
ккал/м <sup>2</sup> год										2476,1	468,1	2944,3

Примечания: обозначения те же, что и в табл. 42.

По последнему показателями они занимают промежуточное положение между озерами водоразделов и старицами средних рек. По составу же основных продуцентов весьма своеобразны. Главными производителями биомассы здесь являются телорез алоэвидный и кубышка желтая: первый дает 34,7 % запасов сырой надземной биомассы макрофитов данных озер, вторая - 19,7 %. Кроме них наиболее активную роль в продукционных процессах играют рясковые - 10,6 %, манник большой - 6,4 %, рдест блестящий - 6,3 %, элодея канадская - 5,5 % и стрелолист обыкновенный - 4,6 %. В целом доля гидрофитов в запасах сырой надземной биомассы равна 81,6 %, слагаемых из 46,5 % доли погруженных укореняющихся гидрофитов, 23,4 % - гидрофитов с плавающими на воде листьями и 10,6 % - гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды. Среди прибрежно-водных растений 10,5 % запасов биомассы дают высокотравные гелофиты, 7,7 % - низкотравные гелофиты и 0,4 % - гигрогелофиты. Подобная растительность, судя по характеру зарастания виденных мною стариц Ветлуги, Вятки, Камы и Волги, ныне подтопленных водами водохранилищ, характерна для большинства водоемов пойм крупных рек лесной части Среднего Поволжья.

К сожалению другими материалами картирования старичной растительности, я не располагаю. Нет необходимых данных и в литературе. Но по работе В. И. Матвеева (1990), долгое время изучавшего старичную растительность Самарского Заволжья, хорошо видно, что на лесостепных старицах средних рек значительно большую роль, чем на лесных, играют высокотравные гелофиты. Там, по доли в макрофитной продукции, рогоз узколистный уступает позицию телорезу. С учетом этого, доли экогрупп в запасах биомассы, продуцируемой старичной растительностью распределяются следующим образом: 1 - 1,7 %, 2 - 10,2 %, 3 - 25,4 %, 4 - 15,8 %, 5 - 17,6 %, 6 - 5,7 %, 7 - 20,6 % и 8 - 3,1 %. Список основных продуцентов возглавят рясковые - 14,1 %, за ними встанут телорез и рогоз узколистный - по 13,9 %, кубышка желтая - 11,0 %, элодея канадская - 5,5 % и роголистник темно-зеленый - 5,4 %.

По моим ориентировочным подсчетам на территории Среднего Поволжья около 25 тыс. стариц общей площадью около 20 тыс. га. В среднем старицы зарастают на 60 %. Принимая вышеприведенные доли участия в формировании запасов биомассы макрофитов каждой из экогрупп и используя данные табл. 31, несложно подсчитать, что старичная растительность в год дает 1636 тыс. т чистой сырой продукции, 186 тыс. т абсолютно сухой, 159 тыс. т органического вещества и  $670 \cdot 10^{12}$  калорий энергии. По органическому веществу это в 2,5 раза больше суммы продукции речной и озерной растительности вместе взятых.

## 5.2.4. Водохранилища

**Куйбышевское водохранилище.** На данном водохранилище наиболее детально изучен растительный покров средневолжских водохранилищ и установлены его продукционные характеристики. Эта работа на протяжении многих лет выполнялась И. Д. Голубевой и ее результаты опубликованы в нашей совместной монографии (Голубева и др., 1990), материалы которой будут использованы при написании данного раздела.

Состав основных продуцентов на водохранилище резко отличается от того, что отмечался для рек, озер и стариц. Безусловное господство здесь имеют воздушно-водные растения (76 %) и прежде всего высокотравные гелофиты: рогоз узколистный, дающий 66 % сырой надземной биомассы, тростник южный (5,7 %) и манник большой (3,6 %). Гидрофиты здесь не играют такой яркой роли, как в естественных водоемах и в водотоках. Представлены они главным образом рдестами пронзеннолистным, гребенчатым и блестящим; местами заметную биомассу дает роголистник темно-зеленый. Из группы растений с плавающими на воде листьями бывает достаточно обильен, но далеко не каждый год, лишь горец земноводный. Другие представители очень разнообразной флоры Куйбышевского водохранилища формируют разнообразные фитоценозы лишь в небольших защищенных заливах и на заостровных мелководьях и значительных, сопоставимых с уровнем основных продуцентов, запасах биомассы не образуют.

В целом, водохранилище, имеющее очень большую акваторию, зарастает очень слабо: средняя степень зарастания всего 1,43 %, интенсивность -  $0,11 \text{ кг/м}^2$  (табл. 44). Однако годовая продукция макрофитов в нем в 5 раз, а запасы сырой биомассы - в 5,8 раз больше, чем на реках региона. В сыром виде чистая годовая продукция всего водохранилища равна 1564,0 тыс. т, в абсолютно сухом - 192,9 тыс. т, в органическом веществе - 166,8 тыс. т, в энергетическом эквиваленте -  $704 \cdot 10^{12}$  кал (табл. 45). Ее запасы весьма не равномерно распределены по мелководьям водоема. К особенно слабо зарастающим относятся далеко не самые обширные, но наиболее глубокие Приплотинный и Ульяновский плесы, где за островами и в протоках имеются лишь небольшие по площади сообщества рогоза узколистного. Наиболее высокопродуктивными являются Верхне-Тетюшский и Волжский плесы, а также Волжский подпорный участок (табл. 44). на многочисленных заостровных участках мелководий которых имеется наиболее разнообразная растительность. Правда в последние годы, в связи с созданием Чебоксарского водохранилища и появившимся очень резким внутрисуточным колебанием уровня воды, в зоне подпора наблюдается разрушение растительного покрова и падение его продуктивности. В качестве характерной особенности Куйбышевского водохранилища, как

Таблица 44. Степень и интенсивность зарастания разных участков Куйбышевского водохранилища

Районы водохранилища	Площадь водоема, га	Зарастание			Сырая надземная биомасса	
		площадь, га	степень, %	интенсивность, кг/м <sup>2</sup>		
					т	т/га
Приплотинный плес	39700	10,0	0,03	0,0015	600	0,015
Новодевиченский плес	115400	1463,0	1,27	0,0928	107136	0,928
Ульяновский плес	43500	20,0	0,05	0,0030	1295	0,030
Ундорский плес	75700	49,5	0,07	0,0044	3359	0,044
Нижне-Тетюшский плес	36700	609,2	1,66	0,1250	45872	1,250
Верхне-Тетюшский плес	54700	2516,9	4,60	0,3284	179647	3,284
Волжско-Камский плес	104200	1062,9	1,02	0,0797	83012	0,797
Камский плес	64000	900,0	1,41	0,0780	49950	0,780
Волжский плес	29100	1097,1	3,77	0,4348	126535	4,348
Волжский подпорный участок	20000	639,2	3,20	0,2535	50710	2,535
Камский подпорный участок	7000	90,2	1,29	0,0143	999	0,143
В целом	590000	8458	1,43	0,1100	649115	1,100

водоема переменным уровнем наполнения по годам и сезонам года, является значительное колебание продуктивности растительности этого водоема в зависимости от уровня обводненности мелководий в тот или иной год и режима сработки воды на протяжении периода вегетации растений. По данным И.Д. Голубевой (Голубева и др., 1990), в годы с низким уровнем стояния воды величины годовой продукции могут быть ниже более чем в 10 раз по сравнению со средним по водности годом, когда производительность макрофитов наиболее высока. Примерно в 1,5 раза снижается продуктивность фитоценозов и при высоких водных уровнях. Но последняя величина имеет скорее среднее значение. Об этом говорят результаты моих многолетних исследований процессов зарастания мелководий водохранилища.

Наиболее детальные наблюдения за динамикой растительности мелководий проведены в верховьях водохранилища в условиях Мизиновского стационара, охватывающего систему островов и разных типов мелководий, расположенных у выхода из Свяжского залива в 2-х км на юго-восток от с. Мизиново. Мелководья представлены широким полуоткрытым заливом, заканчивающимся веером небольших, узких более защищенных заливов, протокой, ссрией небольших, залитых водой низин и тремя закрытыми озероподобными заливами, при низкой воде отделяющимися от основных мелководий и превращающимися во внутриостровные озера (оз. Большое, оз. Малое и оз. Лосиное).

Одиннадцатилетний ряд наблюдений (1977 - 1987 гг.) позволил выявить следующую картину динамики растительного покрова и его продуктивности в верховьях Куйбышевского водохранилища.

1977 год. Им завершался ряд маловодных лет начала и середины семидесятых годов (1972-1977 гг.), когда лет-

ние уровни воды были на 1 - 3 м ниже НПУ (нормального подпорного уровня) (исключением в этом ряду был высоководный 1974 год). В те годы шло интенсивное зарастание сильно обмелевших мелководных участков водохранилища и освободившихся от воды обширных пространств. К году наблюдений последние были заняты мощными зарослями двукосточника, затянуты сплошным ковром полевицы побегообразующей, либо густо покрыты смесью разнообразных малолетних растений-временников. На мелководных участках с топким дном и незначительной (0 - 20 см) глубиной процветали сообщества манника большого, а при нескольких больших глубинах (20 - 60 см) - сообщества рогоза узколистного и других гелофитов и гидрофитов. Такая картина была свойственна прежде всего замкнутым озеровидным водоемам и тем заливам или их участкам, которые уже при относительно небольшом падении уровня воды в водохранилище приобретали вид последних.

На стационарном участке в 1977 г. наиболее высокие показатели степени (75 - 100%) и интенсивности зарастания (3,8 - 7,1 кг/м<sup>2</sup>) были отмечены для замкнутых озеровидных водоемов и небольших обводненных низин (табл. 46), тогда как для открытого залива и протоки, водный уровень в которых подвержен большим внутригодовым, внутрисезонным и заметным внутрисуточным колебаниям, эти показатели были низкими (соответственно 9 - 16 % и 0,32 - 0,82 кг/м<sup>2</sup>).

Более половины запасов надземной массы водных растений (55 %) в этот год приходилось на долю высокотравных гелофитов, среди которых основную роль играли рогоз узколистный - 83 т абсолютно сухого вещества и манник большой - 54 т. но 9 - 16 % и 0,32 - 0,82 кг/м<sup>2</sup>). Достаточно большими были также запасы гидрофитов, представленных двукосточником тростниковидным 59,2 т,

Таблица 46. Степень и интенсивность зарастания мелководий Мизиновского стационара в разные годы наблюдений

Участки мелководий	Годы наблюдений										
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
Степень зарастания, в %											
Оз. Большое	82	100	30	13	26	34	46	67	80	97	98
Оз. Малое	75	75	26	9	15	46	80	16	94	90	95
Оз. Лосиное	100	100	15	6	16	34	35	100	94	65	88
Протока	16	15	5	3	9	18	21	5	22	14	24
Залив	9	12	8	6	11	20	17	0	24	13	29
Низины	95	98	9	3	20	25	24	0	54	100	94
В целом	40	56	12	7	14	24	26	26	40	36	48
Интенсивность зарастания, в кг/м <sup>2</sup>											
Оз. Большое	4,8	6,8	1,3	0,5	1,2	2,0	3,2	4,4	6,0	6,2	6,0
Оз. Малое	4,1	4,2	0,9	0,3	0,7	1,4	1,8	0,5	5,2	5,1	4,7
Оз. Лосиное	7,1	4,2	0,4	0,1	0,4	1,4	1,0	4,3	5,5	4,1	3,5
Протока	0,8	0,7	0,3	0,1	0,5	1,0	1,0	0,1	1,4	1,0	1,2
Залив	0,3	0,6	0,3	0,2	0,6	1,1	1,2	0,0	1,6	1,1	1,5
Низины	3,8	5,3	0,2	0,2	0,9	0,7	0,4	0,0	1,8	2,4	2,8
В целом	2,0	2,4	0,5	0,2	0,7	1,2	1,5	1,6	2,7	2,4	2,6

а также запасы гидрофитов, среди которых выделялись ряско-  
вые - 19,9 т и рдест блестящий - 16,7 т. Наименее обиль-  
ными были низкотравные гелофиты: ежеголовник прямой -

5,1 т и стрелолист обыкновенный - 3,5 т. Запасы подземных  
биомассы на 97% представлены подземными органами высо-  
котравных гелофитов и двуклесточника (табл. 47).

Таблица 47. Запасы биомассы макрофитов на мелководьях Мизиновского стационара, в т абсолютно сухого вещества

Экогруппы растений	Годы наблюдений										
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
Надземная биомасса											
Гидрофиты	50	121	20	9	28	42	85	79	178	153	185
Гелофиты 1	9	3	1	0	2	1	4	10	29	29	18
Гелофиты 2	154	168	65	40	121	327	340	105	290	264	243
Гигрогелофиты	69	132	9	4	15	37	17	0	48	0	45
Всего	282	424	95	53	166	407	446	194	545	447	491
Подземная биомасса											
Гидрофиты	6	15	4	5	7	9	18	14	35	25	35
Гелофиты 1	5	1	1	0	1	1	3	5	25	24	11
Гелофиты 2	253	221	74	35	119	220	342	146	433	357	375
Гигрогелофиты	106	236	8	8	11	2	1	0	1	0	4
Всего	370	473	87	44	138	232	364	165	494	407	425
Вся биомасса											
Гидрофиты	56	136	24	14	35	51	103	93	213	178	220
Гелофиты 1	14	4	2	0	3	2	7	15	54	53	29
Гелофиты 2	407	389	139	75	240	547	682	251	723	621	618
Гигрогелофиты	175	368	17	8	26	39	18	0	49	0	49
Всего	652	897	182	97	304	639	810	359	1039	854	916

Примечание: гелофиты 1 - низкотравные, гелофиты 2 - высокотравные

Таким образом, самыми обильными в этот год на изучаемых мелководьях были рогоз узколистый, двукисточник тростниковидный, манник большой, рясковые и рдест блестящий. Но аспектирующим видом несомненно был рогоз. Особенно мощно он был развит на оз. Большом. Здесь рогозовые сообщества росли обширными плотными куртинами, кольцеобразными и дугообразными линиями и стенками, чередуясь с небольшими плесами, занятыми ценозами рдеста блестящего и урути мутовчатой. Обычным был рогоз и вдоль берегов протоки и залива. Не выделялся он на оз. Малом, где наравне с ним хорошо были развиты манник большой, тростник обыкновенный и ежеголовник прямой, и почти полностью отсутствовал в оз. Лосином и на обводненных низинах; на первом господствовала полевница побегообразующая и стрелолист обыкновенный, дополняемые обильными ряской трехдольной и ежеголовником прямым, последние были заняты двукисточником, манником и тростником. На обсохших участках господствовали двукисточник и полевница побегообразующая. Кроме этого заметную роль в растительности мелководий играл роголистник темно-зеленый, хорошо развитый в отвершках залива и в протоке. На оз. Большом были заметны пузырчатка обыкновенная, горец земноводный и водокрас обыкновенный. В целом, мелководья имели вид системы постепенно и медленно заболачивающихся труднопроходимых мелководных пространств, чередующихся с обсыхающими травянистыми пространствами и облессенными участками суши.

1978 год. Первый год предстоящего пятилетнего периода с высоким, повышенным и нормальным уровнем воды в водохранилище. Начался он с повышенного весеннего паводка, после завершения которого уровень воды стал интенсивно падать и к первой декаде июня достиг отметки на 1,4 м ниже НПУ.

То есть, начало вегетационного сезона мало чем отличалось от прошлых лет. Однако затем последовал новый подъем уровня воды и к июлю он соответствовал весеннему паводковому уровню, что более чем на 0,5 м выше НПУ. Вода залила все понижения, замкнутые или почти замкнутые при низкой воде островные водосмы присоединили к себе все близлежащие низины, захватили большие участки лугов, кустарников и леса, некоторые из них на большом протяжении береговой линии слились друг с другом (оз. Малое с протокой, оз. Лосиное с заливом). Из оз. Большого появились проходы в залив и к основным мелководьям водохранилища. Образовались единые мелководья с массой мелких и более крупных островков. Этот уровень держался весь июль и только в августе начал медленно понижаться, достигнув НПУ лишь к началу октября.

Такая резко отличная от прошлых лет гидрологическая обстановка на мелководьях внесла значительные перемены в характер их зарастания и в состав водной рас-

тительности. Прежде всего, высокий водный уровень отрицательно сказался на сообществах рогоза узколистного. В местах, где они оказались затопленными на глубину 180-190 см, началось их изреживание. В результате запасы сухой надземной биомассы рогоза снизились с 83 до 71 т. Еще более губительно высокое затопление отразилось на зарослях тростника: запасы его надземной биомассы сократились с 17 до 3,4 т. Совершенно выпали из растительного покрова сообщества ежеголовника прямого и полевницы побегообразующей. Более чем в 3 раза стали меньше запасы рдеста блестящего (17 т) и роголистника темно-зеленого (4,5 т). В то же время высокая вода вызвала вспышку развития в озеровидных заливах ряда погруженных гидрофитов. В большом количестве появились рдест Берхгольда и рдест сплюснутый, в сумме давшие 11,6 т абсолютно сухого вещества. Многократно возросли запасы пузырчатки обыкновенной (1,7 т) и урути мутовчатой (6,4 т), больше стало рясковых (19,9 т). Высокая вода, залив низины и низкие берега, затянутае манником большим и двукисточником, включила их сообщества в состав растительности обводненных мелководий и тем самым увеличила запасы этих видов в пределах акватории соответственно с 54,3 до 92,9 т и с 59,2 до 132,3 т.

Таким образом, если 1977 г. характеризовался преобладанием в растительности мелководий рогозовых сообществ, то 1978 г. - господством ценозов манника большого и двукисточника тростникового при сильном развитии узколистных рдестов, пузырчатки обыкновенной и урути мутовчатой.

1979 г. Второй многоводный год. Его характерной особенностью явился необычайно высокий уровень весеннего паводка, который 1 мая этого года достиг отметки 55,4 м, что на 2,4 м выше НПУ и является максимальным из отмеченных уровней воды в водохранилище за все годы его существования. В течение лета водный уровень постепенно снижался с 54 до 53 м. Такая гидрологическая обстановка в начале вегетационного периода способствовала задержке в развитии водных и прибрежно-водных растений. В этих условиях продолжилось изреживание сообществ рогоза узколистного и исчезновение их в наиболее глубоких местах. К концу вегетационного сезона запасы надземной биомассы рогоза оценивались в 58,1 т абсолютно сухого вещества. Еще более заметно снизились запасы его подземной биомассы: если в 1977 г. они равнялись 169 т, в 1978 г. - 131,8 т, то в 1979 г. - лишь 61 т. Осенью в большом количестве наблюдались отмершие и всплывшие корневища рогоза. Показательным является анализ динамики отношения сырого веса надземных органов к весу подземных. Так, в 1977 г. это отношение было в среднем равно 0,66, в 1978 г. - 0,71, а в 1979 г. - уже 1,25.

Помимо рогоза, от высокого уровня воды пострадали и многие другие макрофиты. Манник большой и двукисточник тростниковый, в прошлом году давшие наи-

большую биомассу, сохранились лишь в виде небольших сплавиннообразных пятен из всплывших подземных органов и надземных побегов с пониженной биомассой. Полностью исчезли обильные в 1978 г. пузырчатка обыкновенная, уруть мутовчатая, рдест Берхтольда и рдест сплюснутый. Продолжилось сокращение запасов рдеста блестящего, очень малую биомассу (всего 0,65 т вместо 37,2 т прошлого года) дали рясковые; исчез водокрас обыкновенный.

Вместе с тем, для роголистника темно-зеленого, горца земноводного и гидрогелофильных осок эти условия оказались благоприятными. Первый занял участки, освободившиеся из-под урути, пузырчатки и рдестов, и его запасы, возросшие до 13,4 т абсолютно сухого вещества, уступали только запасам рогоза узколистного (58,1 т). Второй широко распространился и стал обильным вдоль берегов протоки и залива; запасы его увеличились с 0,75 до 3,1 т. Осоки "вышли" на затопленные луга и там местами образовали обширные сообщества. Общие запасы осок составили 7,9 т. В результате разнообразная и высокопродуктивная растительность сменилась обедненной и низкопродуктивной, ведущим продуцентом которой стал роголистник темно-зеленый. Запасы макрофитов на мелководьях по сравнению с 1978 г. сократились более чем в 4 раза (табл. 47). Средняя степень зарастания участков понизилась с 56 до 12 %, интенсивность зарастания - с 2,4 до 0,5 кг/м<sup>2</sup> (табл. 46).

1980 год. Год с запоздалым весенним поднятием воды (пик половодья - 53,8 м - пришелся на 27 мая), повышенным водным уровнем в июне и нормальным - в июле и августе, ранней, но затяжной, с частыми возвратами холодов, весной и прохладным летом. В этих условиях продолжилось и завершилось снижение уровня зарастания водоемов, который упал до минимальных из отмеченных величин (табл. 46). Запасы надземных органов рогоза узколистного понизились до 24,3 т. Погруженные макрофиты в сумме дали всего 1,3 т. В то же время наметилось восстановление запасов манника большого, тростника обыкновенного и рдеста блестящего. Еще больше, чем в прошлом году стало горца земноводного (3,7 т), который при слабом развитии других макрофитов стал доминирующим на мелководьях видом. Появились первые, пока единичные, экземпляры телореза алсэвидного и элодея канадской, небольшие сообщества рдеста гребенчатого.

1981 год. Максимум высоты уровня воды в водохранилище достиг в начале мая на отметке 54,0 м. Затем началось его относительно равномерное падение со скоростью около 0,5 м в месяц. В середине июля водный уровень достиг НПУ, а в конце августа - 52,0 м. Лето было жарким и сухим, с большим количеством солнечных дней. В условиях сильной инсоляции и обилия воды в водоемах многие доминанты водных фитоценозов начали интенсивное восстановление своих запасов. Очевидно в этом сыграла свою роль и адаптация растений к повышенному и

нормальному обводнению мелководий, имеющему место четвертый год подряд. Почти в 2,5 раза увеличились площади под рогозом узколистным. Запасы его надземной массы повысились до 86,3 т. Более чем в 3 раза увеличились запасы манника большого, осок, горца земноводного и рдеста блестящего, стал заметен в угодьях камыш озерный, запасы которого с 0,01 т повысились до 1,2 т. Однако, в целом, запасы макрофитов на мелководьях были все еще далеки от запасов 1977 и 1978 гг. (табл. 47).

1982 год. В данном году, подобно 1978 г., имели место два пика наполнения водохранилища. Первый, весенний, пришелся на начало мая. Он был низким и на 40 см не достиг НПУ. К концу мая уровень воды понизился до отметки 52,1 м. Обнажились многие отмели. В условиях теплой и солнечной погоды они быстро затянулись временниками, в густых сообществах которых преобладали обильно цветущие лисохвост короткоострый, жерушник земноводный, щавель приморский, омежник водный, горец земноводный, сердечник мелкоцветковый. Затем началось новое поднятие водного уровня, который к концу июня приблизился к НПУ, июль держался в этих пределах, а в августе началась сработка воды в водохранилище. Затопленные временники продолжили свое развитие в воде, дав при этом большую фитомассу (33,0 т абсолютно сухого вещества) и вытеснив местами манник большой, запасы которого сократились с 22,8 до 7,7 т.

В этом году полностью исчез с обводненных территорий двукисточник тростниковый, не проявили себя сообщества стрелолиста обыкновенного, в три раза сократились запасы осок, меньше стало горца земноводного и камыша озерного. Не изменились запасы ежеголовника прямого (0,8 т), сусака зонтичного (0,5 т), роголистника темно-зеленого (2,3 т). Вместе с тем в заливе и протоке появились небольшие сообщества рдеста двуморфного (0,2 т). Больше стало рдеста пронзеннолистного, рдеста гребенчатого и рдеста блестящего. С 86,3 до 211,6 т увеличилась надземная масса рогоза узколистного. Но особенно благоприятными условия данного года оказались для тростника обыкновенного, запасы надземной массы которого увеличились более чем в 10 раз (с 10,4 до 107,1 т).

В целом, общие запасы фитомассы макрофитов по сравнению с прошлым годом увеличились более чем в 2 раза (с 304 до 639 т) и приблизились к таковым 1977 г. (табл. 47). Однако произошло это в основном за счет большого увеличения надземной массы сообществ рогоза узколистного и тростника обыкновенного, тогда как их подземная фитомасса все еще заметно уступала надземной. То есть в условиях высоководья указанные гелофиты вынуждены были развивать побеги гораздо больших размеров, чем в маловодные годы. Так, если в 1977 г. развитые побеги рогоза узколистного имели высоту 200 - 260 см, то в 1982 г. и последующих многоводных годах эта высота равнялась 300 - 320 см. Такие побеги дольше рос-

ли, редко плодоносили, из них позже начинался отток пластических веществ в корневища, темпы прироста последних были медленнее, чем у первых. С другой стороны, если в 1977 г. в пробе подземных органов около 70 - 80 % веса давали старые живые корневища, то к 1982 г. эти корневища большей частью оказались отмершими и в пробе около 60 % веса приходится на долю молодых наступающих корневищ. Вес последней пробы будет естественно меньше, чем первой.

Несмотря на то, что запас фитомассы макрофитов восстановится до уровня начала наблюдений, степень и интенсивность зарастания водоемов все еще оставались низкими (табл. 46). Это связано, с одной стороны, с разницей в площади водного зеркала водоемов при разном уровне обводнения, с другой стороны, с тем, что в 1977 и 1978 гг. были хорошо развиты сообщества гидрофитов, которые дают большую сырую, но малую сухую, фитомассу, а также значительно повышают степень покрытия акватории.

1983 год. Год нормального обводнения угодий, в котором продолжалась тенденция усиления зарастания мелководий и накопления в них растительной фитомассы. Полностью восстановили свои площади сообщества рогоза узколистного, запасы его надземной фитомассы увеличились до 267,1 т. Вновь довольно много (31,4 т) стало манника большого. В три раза больше стало рдеста блестящего (74,1 т). Запасы рдеста двуморфного с 0,3 т поднялись до 2,5 т, запасы рдеста пронзеннолистного - с 0,52 до 0,9 т, роголистника темно-зеленого - с 2,3 до 5,4 т. Стал заметным телорез алоэвидный (0,6 т). Началось восстановление сообществ низкотравных гелофитов, среди доминантов которых своим обилием выделялась ранее малозаметная частуха подорожниковая (1,6 т), а также ежеголовник прямой (1,3 т) и сусак зонтичный (0,8 т). В то же время заметно поредели обильные в прошлом году сплывинообразные пятна из жерушника, лисохвоста и омежника (14,2 т), сократились площади, занятые осочником (2,4 т), резко, с 9,9 т до 0,8 т, уменьшились запасы горца земноводного, вновь началось изреживание зарослей тростника (40,9 т). Прочие виды сохранили свои позиции.

1984 год. Данный год, прервавший длительный ряд многоводных лет, был самым маловодным за период наших наблюдений. Еще более низкий среднелетний уровень воды в водохранилище наблюдался только в 1973 г. Площадь водного зеркала сократилась с 174 до 91 га. Примерно на половину уменьшились площади акватории залива, протоки, оз. Малого и оз. Лосиног. Освободившиеся из-под воды обширные отмели быстро затянулись зарослями разнообразных временников, среди которых наиболее обильными были горец щавелелистный и щавель приморский. Только оз. Большое, сильно обмелев, потеряло лишь 12 % своей площади, оставаясь при этом все еще несколько большим, чем в 1977 г. В нем, а также в оз. Лосином, благоприятные условия для массового развития

получили роголистник темно-зеленый, стрелолист обыкновенный, частуха подорожниковая, элодея канадская и шелковник волосистый. Запасы первого увеличились с 5,4 до 15,9 т, второго - с 0 до 4,8 т, третьего - с 1,6 до 3,3 т, четвертого и пятого - с 0 до 1,3 т каждого. Полностью вне воды развивались сообщества с доминированием лигнеллофитов. Оказались обсохшими все места произрастания горца земноводного, рдеста гребенчатого, рдеста пронзеннолистного, рдеста двуморфного, сусака зонтичного и камыша озерного. Та же участь постигла и основную часть сообществ манника большого, тростника обыкновенного, а также около половины площадей под рогозом узколистным. На обводненной части мелководий эти виды дали соответственно 1,3 т, 14,1 т и 90,1 т сухой надземной фитомассы. В целом общие запасы сухой фитомассы здесь были равны всего 359 т, тогда как на обсохших участках мелководий они равнялись 550 т.

Растительность мелководий данного маловодного года была мало чем похожа на таковую в маловодном 1977 г. Сходным было лишь развитие рогоза узколистного и тростника обыкновенного. По всем другим компонентам растительного покрова была значительная разница. Так, если в 1977 г. на мелководьях более или менее существенную роль играли двукислородник, полевица, пузырчатка, уруть, водокрас, то в 1984 г. эти виды были незаметны, их заменяли частуха, элодея, шелковник, телорез. То есть, растительность стала иной.

1985 год. Снова год высокого летнего уровня воды в водохранилище. Весной паводковые воды достигли отметки 54,5 м, в летние месяцы водный горизонт находился на отметках 53,5-53,3 м. Так же как и в 1978 г., высокая вода после года маловодья способствовала значительному усилению интенсивности зарастания водоемов и резкому увеличению запасов макрофитов (табл. 46 и 47). Особенно значительную прибавку в запасах фитомассы дали гидрофиты: рдест блестящий (114,5 т), элодея канадская (18,5 т), роголистник темно-зеленый (17,7 т), телорез алоэвидный (10,3 т), горец земноводный (8,3 т), рясковые (5,7 т). Вновь в воде оказалось много плавающих сплывинообразных образований из вымытых из грунта подземных частей и вегетирующих, цветущих и плодоносящих надземных побегов жерушника земноводного, омежника водного и полевицы побегообразующей, давших 46,7 т сухого вещества. Восстановил свои запасы почти до уровня 1983 г. рогоз узколистный (251,2 т), увеличилась биомасса тростника (23,7 т) и манника (14,9 т). В целом запасы макрофитов мелководий изучаемого участка значительно перекрыли максимальный до этого их уровень 1978 г.

1986 год. По характеру динамики водного уровня сходен с 1981 г. Однако интенсивность падения паводковых вод была в этот раз более значительной, поэтому уже в начале лета водный горизонт достиг НПУ, в середине лета он уже был на 0,7 м ниже, а к концу лета упал до от-

метки 51,4 м. В результате по характеру летнего обводнения мелководий этот год в середине лета был подобен 1977 г., а в конце - напоминал 1984 г. Озеровидные мелководья почти полностью сохранили воду до осени, залив же и протока к августу наполовину обсохли. Обнажившиеся отмели не успели затянуться временниками. В небольших количествах появились они лишь на участках, освободившихся от воды еще в начале лета и дали всего около 65 т общей сухой биомассы. Развитие водной растительности в оз. Малом и оз. Лосином было несколько слабее, чем в прошлом году, в оз. Большом продолжилось усиление зарастания (табл. 46). Наиболее заметной негативная реакция растительности на падение водного уровня была на заливе и в протоке, где хуже были развиты как высокотравные и низкотравные гелофиты, так и гидрофиты. Совершенно не проявили себя в данном году гигрогелофиты. В результате таких перемен общие запасы макрофитов вновь снизились (табл. 47).

1987 год. Это год нормального обводнения мелководий водохранилища. Весь летний период уровень воды держался у отметки 53,0 - 52,7 м, что благотворно сказало прежде всего на развитии погруженных гидрофитов и гигрогелофитов (табл. 47), степень зарастания мелководий приблизилась к величине 1977 г. (табл. 46) при общих запасах макрофитов в 1,5 раза больших, т. е. произошла явная стабилизация растительного покрова на новом, повышенном продукционном уровне.

Очевидно описанный характер динамики растительности типичен для мелководий верхней части Куйбышевского водохранилища и в общих чертах отражает характер динамики растительного покрова всего водохранилища.

Графическое отображение рассмотренных процессов (рис. 16) показывает, что продуктивность сообществ высших растений на мелководьях водохранилища имеет волнообразный характер. При этом наблюдается два типа волн: крупные, отражающие общий характер продуктивности растительности, как обводненной, так и обсохшей частей мелководной зоны в целом, и мелкие волны, отражающие изменения растительных запасов только обводненных территорий. Эти волны совпадают в период общей депрессии растительности мелководий, вызванной повышенным уровнем стояния воды по отношению к уровню, при котором развивались растительные сообщества до этого. Но могут они и не совпадать, что наблюдается в годы со слабым обводнением мелководий, особенно когда такое обводнение имеет место с начала лета, в результате чего создаются условия для интенсивного развития временников, фитомасса которых компенсирует в той или иной степени потерю фитомассы водных фитоценозов. Таким образом, мелкие волны носят частный характер, а крупные отражают более общие закономерности.

В завершение отмечу, что к настоящему времени, то есть более чем через 30 лет после создания водохранили-

ща, его растительный покров имеет как черты стабильности, так и признаки несформированности. Стабильность проявляется в образовании на значительных площадях устойчивых сообществ, способных существовать в условиях переменного гидрорежима Куйбышевского водохранилища. К таким сообществам относятся ценозы с доминированием рогоза узколистного, тростника южного, манника большого, ситняга болотного, рдеста блестящего, рдеста пронзеннолистного и рдеста гребенчатого. О стабильности говорит и ярко выраженная поясность растительности.

Причинами, сдерживающими дальнейшее распространение ценозов в мелководной зоне, являются глубина и ветроволновой фактор. Признаки несформированности растительного покрова проявляются в существовании пригодных к зарастанию мелководий, в наличии сообществ, находящихся в начальной стадии формирования. К последним относятся группировки кувшинки чисто-белой, телореза алоэвидного, рдеста двуморфного, а также растений-временников, занимающих обсыхающие мелководья при понижении уровня воды в водохранилище.

**Чебоксарское и Нижнекамское водохранилища.** Полного детального картирования растительного покрова Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ, в отличие от Куйбышевского, не проводилось. Было выполнено лишь рекогносцировочное их обследование с составлением схемы распределения наиболее крупных массивов зарослей макрофитов на мелководьях этих водохранилищ. Кроме этого в 1984 - 1989 г. проводилось подробное картирование растительности подтопленных стариц, протоков и разливов в Иском заливе Нижнекамского водохранилища и в Сурском отроге Чебоксарского водохранилища. Полученные материалы позволяют дать лишь наиболее общую оценку характера зарастания этих водоемов и продуктивности их растительности.

По характеру зарастания Чебоксарское водохранилище более всего соответствует Волжскому участку Куйбышевского водохранилища. В той части этого водохранилища, что входит в границы исследуемой территории сосредоточено около 1,5 тыс. га зарастающих мелководий. При площади акватории в 127 тыс. га это дает степень зарастания равной 1,18 %. Как показывают наблюдения, основными продуцентами Чебоксарского водохранилища среди макрофитов являются рдесты пронзеннолистный и блестящий, кубышка желтая и тростник южный, в подтопленных старицах вершины Сурского отрога также много телореза алоэвидного. Расчет биомассы этих растений по средним показателям продуктивности их сообществ позволяет установить интенсивность зарастания данного водоема равной 0,045 кг/м<sup>2</sup>. Чистая первичная годовая продукция при этом по сырому веществу будет составлять 162,8 тыс. т, по абсолютно сухому - 19,2 тыс. т, по органическому - 16,0 тыс. т, по энергии - 67,5 · 10<sup>12</sup> кал (табл. 48).

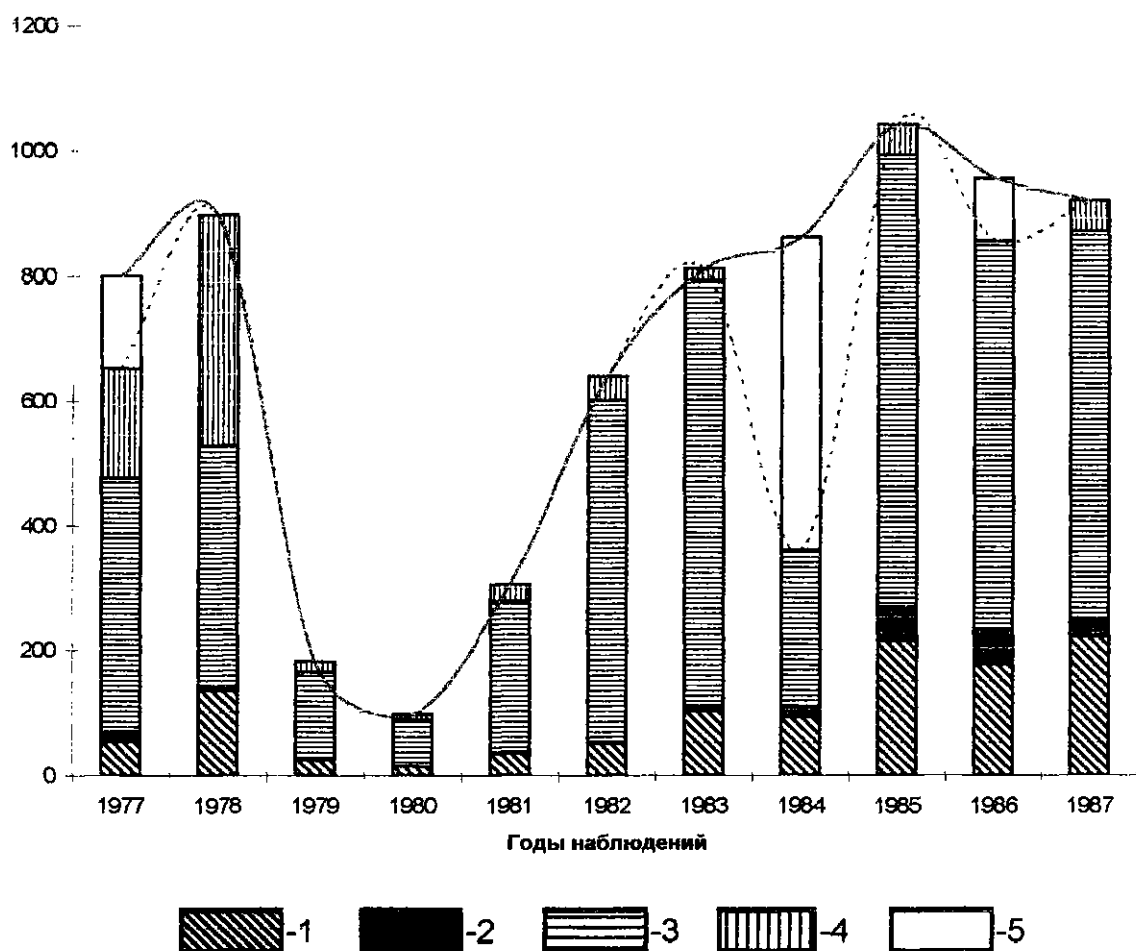


Рис. 16. Динамика запасов фитомассы макрофитов на стационарном участке  
По оси ординат - запасы абсолютно сухой фитомассы, в т

Таблица 48. Степень, интенсивность зарастания и продуктивность растительного покрова  
водохранилищ Среднего Поволжья

Водохранилища	Зарастание		Биомасса и продукция											
	в %	кг/м <sup>2</sup>	Сырая			Абсолютно сухая			Орган. вещество			Энергия		
			над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся
	Биомасса, в тыс. т и в 10 <sup>12</sup> кал													
Куйбышевское	1,43	0,110	649,1	687,8	1336,9	84,2	93,6	177,7	75,3	84,1	159,4	317,8	354,7	672,6
Чебоксарское	1,18	0,045	57,5	57,1	114,6	7,1	8,3	15,4	5,9	7,4	13,3	25,0	31,2	56,2
Нижнекамское	5,30	0,218	218,0	225,4	443,4	26,1	31,1	57,2	22,9	28,3	51,2	96,6	119,5	216,0
Всего	1,87	0,113	924,6	970,2	1894,9	117,4	132,9	250,3	104,1	119,8	223,9	439,4	505,4	944,8
	Продукция, в тыс. т/год и в 10 <sup>12</sup> кал/год													
Куйбышевское	1,43	0,084	1210,0	354,0	1564,0	145,0	47,9	192,9	124,0	42,9	166,8	523,2	180,9	704,1
Чебоксарское	1,18	0,045	131,7	31,2	162,8	14,8	4,4	19,2	12,1	3,9	16,0	51,0	16,5	67,5
Нижнекамское	5,30	0,218	447,7	145,4	593,1	48,9	19,4	68,3	42,1	17,7	59,7	177,5	74,5	252,0
Всего	1,87	0,113	1789,3	530,6	2319,9	208,7	71,7	280,4	178,1	64,4	242,5	751,7	271,8	1023,5

Заметно выше продуктивность растительного покрова Нижнекамского водохранилища, степень зарастания которого при площади акватории в 100 тыс. га и площади зарастания в 5,3 тыс. га равна 5,3 %. Благодаря значительному зарастанию обширных заливов водохранилища по р. Белой и особенно по р. Ик, где сосредоточены большие запасы как прибрежно-водных (тростник южный, рогозы узколистый и широколистный, манник большой, камыш озерный, стрелолист, ежеголовники прямой и всплывший, осоки), так и настоящих водных растений (различные рдесты, кубышка желтая, кувшинка чисто-белая, телорез алоэвидный, роголистник темно-зеленый, элодея канадская, рясковые, водокрас), интенсивность зарастания водоема составляет 0,218 кг/м<sup>2</sup>. Чистая первичная годовая продукция превышает таковую на Чебоксарском водохранилище более чем в 3,5 раза и равна по сырому веществу 593,1 тыс. т, по абсолютно сухому - 68,3 тыс. т, по органическому - 59,7 тыс. т и по энергии - 252,0 · 10<sup>12</sup> кал (табл. 48).

В целом крупные средневожжские водохранилища имеют очень низкие величины степени (1,87 %) и интенсивность зарастания (0,113 кг/м<sup>2</sup>), но при этом чистая первичная продукция их растительного покрова равна, а запасы биомассы макрофитов в 1,6 раза больше, чем на реках, озерах и старицах вместе взятых. Водохранилища региона за год производят 2319,9 тыс. т сырой массы макрофитов, что в абсолютно сухом весе равно 280,4 тыс. т, в органическом веществе 242,5 тыс. т и в энергии 1023,5 · 10<sup>12</sup> кал. Основными продуцентами в растительности этого типа водоемов являются высокотравные гелофиты (63,9 %), среди которых безусловным лидером является рогоз узколистый.

### 5.2.5. Пруды

Запасы макрофитов на прудах региона, даже при имеющем место крайне слабом зарастании многих из них, весьма велики, что связано прежде всего с многочисленностью этих водных объектов. Чистая первичная годовая продукция макрофитов прудов, рассчитанная в сыром веществе, равна 898,6 тыс. т, в абсолютно сухом - 109,8 тыс. т, в органическом веществе - 95,1 тыс. т, в энергии - 401,25 · 10<sup>12</sup> кал. Это в 2,5 раза меньше, чем на водохранилищах, но в 1,5 раза больше, чем на реках и водораздельных озерах в сумме. Средняя степень зарастания прудов - 12,3 %, интенсивность зарастания - 0,58 кг/м<sup>2</sup> (табл. 49 и 50).

В отличие от стариц и водохранилищ, в растительном покрове прудов нет безусловного доминирования в продукции какой-то одной экогруппы растений. Значительную биомассу здесь дают как высокотравные гелофиты (33,9 %), так и укореняющиеся погруженные гидрофиты (27,9 %). В число ведущих продуцентов входят рогоз широколистный - 15,2 % всех запасов сырой надземной биомассы макрофитов прудов, рогоз узколистый - 10,1 %, рдест блестящий - 8,1 %, роголистник темно-зеленый - 7,7 %, рдест гребенчатый - 7,2

%, ежеголовник прямой - 6,0 %, элодея канадская - 5,8 %, горец земноводный - 5,1 %, рдест Берхтольда - 4,3 %.

Наиболее интенсивно зарастают имеют пруды лесостепного и степного Заволжья; в лесной зоне в этом отношении выделяются пруды 1-го природного района. Минимальные значения данных показателей относятся к прудам 6-го района (табл. 49).

Пруды разных природных районов различаются не только по степени и интенсивности зарастания, но и по роли того или иного ведущего продуцента, крут которых в целом относительно постоянен и не слишком велик.

В 1-м районе основной вклад в продукцию дают роголистник темно-зеленый - 33,5 %, рогоз широколистный - 20,0 %, элодея канадская - 13,2 % и рясковые - 9,3 %. Во 2-м - рогоз широколистный - 42,7 % и элодея - 42,2 %. В 3-м - рогоз узколистый - 25,0 %, рдест блестящий - 11,8 %, рогоз широколистный - 10,1 %, рдест пронзеннолистный - 9,7 %, роголистник - 8,9 %, горец земноводный - 6,1 %, ежеголовники прямой и всплывший - 6,0 и 5,9 %. В 4-м - элодея - 28,6 %, роголистник - 20,2 %, рясковые - 10,1 %, рогоз широколистный - 10,0 %, осоки - 7,9 %, рдест Берхтольда - 6,6 %, рогоз узколистый - 6,2 %, камыш лесной - 5,4 %. Пруды 5-го района выделяются обилием горца земноводного, который дает 32,6 % сырой надземной биомассы; здесь также заметна роль хвоща приречного - 9,9 %, рогоза узколистого - 6,9 %, осок - 5,3 % и рдеста Берхтольда - 5,2 %. В 6-м районе очень скудные запасы биомассы макрофитов формируются по сути 2-мя видами - камышом лесным - 73,7 % и рдестом гребенчатым - 18,6 %. Пруды 7-го района не исследовались, но судя по всему они по зарастанию и ведущим продуцентам будут более всего похожи на пруды 3-го района. В целом на прудах лесной зоны Среднего Поволжья наиболее значительную биомассу дают роголистник - 17,5 % и рогоз широколистный - 20,0 %, элодея - 13,2 % и рясковые - 9,3 %.

В лесостепном Приволжье список основных продуцентов среди макрофитов прудов возглавляют рдест гребенчатый - 13,6 %, рогоз широколистный - 13,0 %, рдест блестящий - 10,4 % и ежеголовник прямой - 10,2 %. Характерной особенностью прудов этой территории является довольно заметная роль в производстве биомассы рдеста Берхтольда - 6,8 %, который особенно заметен в прудах 9-го района - 61,1 % (кроме него, на фоне других, здесь выделяются еще только ежеголовник всплывший - 9,6 % и ситняг болотный - 7,5 %). Наиболее богатый прудами 8-й район характеризуется безусловным преобладанием в биомассе прудовых макрофитов гидрофитной составляющей: рдест гребенчатый - 20,6 %, горец земноводный - 12,6 %, рдест блестящий - 10,6 %, элодея канадская - 10,3 %, рдест Берхтольда - 6,4 %. В 10-м районе, наоборот, лидирующие позиции занимают гелофиты рогоз широколистный - 32,4 % и ежеголовник прямой - 20,5 % и лишь за ними, заметно уступая, идут гидрофиты рдест блестящий - 12,0 % и элодея -

Таблица 49. Степень, интенсивность зарастания и запасы биомассы макрофитов в прудах Среднего Поволжья

Водохранилища	Зарастание		Биомасса, в тыс. т и в $10^{12}$ кал											
	в %	кг/м <sup>2</sup>	Сырая			Абсолютно сухая			Орган. вещество			Энергия		
			над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся
1	19,13	1,04	10,39	3,49	13,88	1,05	0,59	1,64	0,91	0,52	1,43	3,84	2,19	6,03
2	12,29	0,25	2,49	1,18	3,67	0,32	0,19	0,51	0,28	0,17	0,44	1,18	0,70	1,87
3	8,52	0,54	5,42	3,54	8,96	0,68	0,58	1,26	0,60	0,52	1,11	2,52	2,18	4,70
4	8,03	0,34	3,36	1,01	4,38	0,37	0,17	0,53	0,31	0,15	0,46	1,32	0,61	1,94
5	6,86	0,18	1,80	1,15	2,95	0,24	0,18	0,42	0,22	0,16	0,38	0,93	0,66	1,59
6	0,44	0,01	0,13	0,08	0,21	0,02	0,01	0,03	0,02	0,01	0,03	0,08	0,05	0,13
8	11,62	0,49	4,95	1,98	6,92	0,59	0,29	0,88	0,51	0,25	0,75	2,14	1,04	3,18
9	9,92	0,19	1,94	0,77	2,70	0,21	0,11	0,32	0,18	0,09	0,26	0,74	0,37	1,11
10	9,52	0,46	4,58	2,41	6,99	0,58	0,38	0,95	0,50	0,33	0,83	2,12	1,38	3,51
11	10,22	0,35	3,47	2,39	5,86	0,38	0,35	0,74	0,33	0,30	0,62	1,38	1,26	2,64
12	17,80	1,30	12,99	1,60	14,59	1,00	0,17	1,18	0,80	0,14	0,94	3,37	0,59	3,96
13	13,13	0,72	7,18	4,62	11,81	0,98	0,80	1,78	0,89	0,72	1,61	3,74	3,05	6,79
14	16,33	1,00	9,98	5,85	15,83	1,51	1,02	2,53	1,38	0,92	2,31	5,84	3,90	9,73
15	40,54	1,77	17,67	16,87	34,54	2,42	2,92	5,34	2,18	2,65	4,83	9,19	11,18	20,37
16	30,81	1,15	11,47	11,97	23,44	1,59	2,08	3,66	1,43	1,89	3,32	6,04	7,96	14,00
По региону	12,26	0,58	5,80	3,14	8,93	0,72	0,51	1,23	0,63	0,45	1,08	2,66	1,90	4,56
Всего, в тыс. т и в $10^{12}$ кал			391,3	211,9	603,1	48,6	34,2	82,8	42,6	30,3	72,9	179,6	128,0	307,6

Таблица 50. Чистая первичная продукция макрофитов в прудах Среднего Поволжья

Водохранилища	Продукция, в тыс. т/га год и в Гкал/ га год											
	Сырая			Абсолютно сухая			Орган. вещество			Энергия		
	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся
1	21,90	1,79	23,70	2,00	0,30	2,30	1,70	0,26	1,97	7,18	1,11	8,30
2	4,76	0,63	5,39	0,57	0,10	0,67	0,49	0,09	0,58	2,06	0,36	2,43
3	10,65	1,89	12,54	1,26	0,30	1,56	1,09	0,27	1,36	4,60	1,13	5,74
4	7,45	0,56	8,01	0,76	0,09	0,85	0,65	0,08	0,72	2,72	0,33	3,05
5	3,94	0,59	4,53	0,53	0,09	0,62	0,47	0,08	0,55	2,00	0,33	2,34
6	0,28	0,04	0,32	0,04	0,01	0,05	0,04	0,01	0,04	0,16	0,02	0,19
8	11,55	1,19	12,74	1,36	0,17	1,53	1,15	0,14	1,30	4,87	0,59	5,47
9	4,67	0,50	5,17	0,51	0,07	0,57	0,42	0,05	0,47	1,76	0,23	1,98
10	9,02	1,30	10,32	1,08	0,20	1,27	0,92	0,17	1,10	3,90	0,73	4,63
11	7,75	1,27	9,03	0,84	0,18	1,02	0,70	0,16	0,86	2,97	0,66	3,63
12	32,42	1,27	33,69	2,50	0,14	2,64	1,99	0,11	2,10	8,40	0,46	8,87
13	10,90	2,35	13,25	1,36	0,40	1,76	1,21	0,37	1,58	5,12	1,54	6,66
14	16,20	2,94	19,13	2,42	0,51	2,93	2,22	0,46	2,68	9,35	1,95	11,30
15	27,88	8,62	36,50	3,53	1,48	5,01	3,13	1,34	4,47	13,21	5,66	18,86
16	17,89	6,09	23,98	2,30	1,05	3,35	2,04	0,95	2,99	8,62	4,02	12,64
По региону	11,61	1,70	13,31	1,36	0,27	1,63	1,17	0,24	1,41	4,95	1,00	5,94
Всего, в тыс. т и в $10^{12}$ кал в год	783,79	114,85	898,63	91,75	18,05	109,80	79,16	15,93	95,08	334,05	67,20	401,25

8,9 %. В прудах 11-го района, при преобладании гидрофитов, заметна и роль гелофитов: рдест Берхтольда - 29,5 %, ежеголовник всплывший - 13,9 %, элодея - 10,8 %, ряско-вые - 10,3 %, осоки - 7,7 %.

Совершенно иная картина на прудах лесостепного и степного Заволжья - здесь имеет место господство высокотравных гелофитов во главе с рогозом узколиственным. Это, правда, не относится к низменному 12-му району, в прудах которого властвуют гидрофиты: роголистник - 50,4 %, рдест блестящий - 29,8 %, рдест Берхтольда - 13,8 %, рясковые - 3,7 %. Но в полной мере касается прудов Высокого и Сыртового Заволжья, в которых около 70-75 % сырой надземной биомассы дают 3 вида: рогоз узколиственный (от 31,6 % в 13-м районе до 53,1 % - в 15-м), рогоз широколиственный (до 29,7 % - 14-й район) и тростник южный (до 26,5 % - 16-й район). В целом же в лесостепных и степных заволжских прудах список основных продуцентов среди макрофитов возглавляют рогоз узколиственный - 35,2 %, рогоз широколиственный - 14,2 %, тростник - 13,5 %, роголистник - 11,3 %, рдест блестящий - 5,7 % и рясковые - 5,1 %.

Суммирование всех полученных данных по продукции растительного покрова разных типов водных объектов Среднего Поволжья показывает, что водная и при-

брежно-водная растительность региона даст в год около 560 тыс. т органического вещества, что соответствует  $2,4 \cdot 10^{15}$  кал валовой энергии, 650 тыс. т абсолютно сухого и 5,5 млн. т сырого вещества (табл. 51). Более 43 % органического вещества продуцируется растительностью 3 крупных водохранилищ региона, 28,4 % - растительностью речных стариц, 17 % - создается на прудах, 6,2 % - в реках и 5,3 % - в озерах этой территории.

Основными продуцентами являются высокотравные гелофиты (в порядке значимости - это рогоз узколистый, тростник южный, манник большой, камыш озерный и рогоз широколиственный). Они слабо проявляют себя лишь в условиях стариц (12,7 %) и особенно обильны на водохранилищах и в реках (соответственно 63,9 и 47,5 % от всей сырой надземной биомассы макрофитов). По запасам биомассы в целом не намного уступают им погруженные укореняющиеся гидрофиты с рдестами пронзеннолистным, блестящим и гребенчатым во главе (от 31,1 % в старицах до 20,0 % в реках). Кроме этого, в старицах (24,4 %), озерах (22,6 %) и реках (17,2 %) значительную биомассу создают растения с плавающими на воде листьями, представленные главным образом кубышкой желтой (табл. 52).

Таблица 51. Полные биомасса и годовая чистая первичная продукция водных объектов Среднего Поволжья

Водные объекты	Биомасса, в тыс. т и в $10^{12}$ кал				Продукция, в тыс. т/год и в $10^{12}$ кал/год			
	сырая	абс. сухая	орг. в-во	энергия	сырая	абс. сухая	орг. в-во	энергия
Реки	231,5	31,8	28,4	119,7	312,9	39,5	34,6	146,0
Озера	221,6	28,6	24,9	105,0	298,1	34,6	29,6	124,7
Старицы	708,2	80,5	68,8	290,0	1636,0	186,0	159,0	670,0
Водохранилища	1894,9	250,3	223,9	944,8	2319,9	280,4	242,5	1023,5
Пруды	603,1	82,8	72,9	307,6	898,6	109,8	95,1	401,3
Всего	3659,4	474,0	418,9	1767,1	5465,5	650,3	560,8	2365,5

Таблица 52. Доля разных экогрупп макрофитов в запасах сырой надземной биомассы на различных типах водных объектов Среднего Поволжья, в %

Водные объекты	Экогруппы растений								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Реки	0,0	1,1	20,0	17,2	0,6	9,8	47,5	3,7	100,0
Озера	3,9	5,9	33,5	22,6	4,3	3,2	21,1	5,6	100,0
Старицы	1,8	10,9	31,1	24,4	10,8	6,4	12,7	1,9	100,0
Водохранилища	0,0	2,9	22,4	6,1	3,3	1,1	63,9	0,3	100,0
Пруды	0,2	7,6	30,8	6,4	3,9	11,7	34,7	4,6	100,0
Все ВО	1,0	7,3	27,9	15,7	6,8	5,4	33,9	1,9	100,0

Примечание. Экогруппы растений: 1 - макроводоросли и водные мхи; 2 - гидрофиты, свободно плавающие в толще воды; 3 - погруженные укореняющиеся гидрофиты; 4 - укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями; 5 - гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды; 6 - низкотравные гелофиты; 7 - высокотравные гелофиты; 8 - гигрогелофиты.

## Глава 6. Закономерности зарастания водотоков и водоемов

По С. И. Ожегову (1973), зарастить - значит покрыться какой-нибудь растительностью. Из чего следует, что зарастание - это процесс появления и развития растительного покрова на какой-либо территории или акватории. По А. И. Чеботареву (1978), зарастание - развитие и отмирание в водоемах водной растительности.

Иначе определяет этот термин Г. К. Лепилова (1934), согласно которой зарастанием, или заторфовыванием водоемов называется процесс заполнения ложа водоема растительными остатками, т. е. зарастание - это длительный процесс трансформации водоема в торфяник. Этим автором выделяются три типа зарастания: 1) "зонное" зарастание - когда водная растительность располагается зонами вдоль береговой линии, постепенно продвигаясь к центру водоема; 2) "сплавинное" зарастание - когда с берега на поверхность воды наплывает ковер мхов и некоторых цветковых растений и 3) "прорастание" - явление заполнения водными растениями всей поверхности водоема или его части (залива, пролива и т. д.) от берега до берега (Лепилова, 1934:8-10).

Таким образом, зарастание водных объектов - это процесс появления и развития растительного покрова на какой-либо акватории; это длительный процесс трансформации водного объекта в торфяник в условиях ежегодного развития и отмирания в водоемах и водотоках водных растений, остатки которых заполняют их ложе.

С этим термином сопряжены такие, отражающие разные стороны данного процесса понятия, как динамика и стадии зарастания, степень и интенсивность, скорость, типы, формы зарастания и т.д.

Как отмечает Т. А. Работнов (1978), донные отложения озер дают основание заключить, что зоны растительности характеризуют стадии зарастания водоема. Последних же, следуя В. Н. Сукачеву (1926), он выделяет шесть. Это зоны: "1) микрофитов, где растительность образована главным образом синезелеными, в меньшей степени зелеными и диатомовыми водорослями, поселяющимися на дне водоема; 2) макрофитов - преобладание крупных растений, надземные части которых полностью погружены в воду: харовые водоросли (*Chara*, *Nitella*), роголистник, узколистные рдесты (туполистный, Фриса); 3) широколиственных рдестов (пронзеннолистный, длиннейший, блестящий); 4) водяных лилий, растений с плавающими на поверхности воды листьями: водяная лилия, кубышка; 5) гелофитов - воздушно-водных растений, укореняющихся на дне водоема, с надземными побегами, нижние части которых расположены в воде, а верхние части в воздухе; это обычно монодоминантные маловидовые группировки камыша озерного, тростника, хвоща приречного. ...; 6) зону мелководья с преобладанием крупных осок, в том числе образующих кочки (острая, высокая и др.)" (Работнов, 1978: 280-281).

С другой стороны, стадии зарастания - это стадии сукцессии растительного покрова, этапы, фазы его появления, становления и развития на какой-либо территории или акватории: появление первых поселенцев, образование их разреженных группировок, смыкание группировок, возникновение устойчивых ценозов и последующая их смена во времени. То есть, это сингенез - процесс первоначального формирования растительного покрова, связанный с вселением растений на данную территорию (Сукачев, 1942); и эндоэкогенез - изменение фитоценозов под влиянием изменения ими в целом среды, или их эндодинамические смены (Сукачев, 1928, 1942, 1954).

Зоны растительности представляют собой сукцессионный ряд сообществ, последовательно сменяемых друг друга во времени. Сукцессия является основной частью динамики зарастания. Вместе с тем динамику представляют не только необратимые, направленные изменения растительного покрова (сукцессии), но и сезонные и многогодичные (флуктуационные) циклические изменения растительных сообществ (Работнов, 1968, 1978; Воронов, 1973; Куркин, 1976. и др.), а также их циклические смены.

Цикличность свойственна зарастанию водоемов уже на уровне ежегодного отрастания надземных органов растений весной и их отмирания осенью. Можно сказать, что в северных широтах водоем зарастает ежегодно, то есть каждую весну на его мелководьях появляется новый зеленый покров. Конечно, речь идет не о появлении новых сообществ (хотя не исключен и этот вариант), а о развитии новых вегетативных и генеративных органов из перезимовавших корневищ, луковиц, турбионов, плодов и семян. Зимний вариант фитоценозов ни по структуре, ни по функциям не похож на летний. Первое - это скорее потенция, второе - ее реализация. В какой степени будет реализована эта потенция (и будет ли реализована вообще) зависит от многих факторов. Для водоемов со стабильным водным режимом этот вопрос не выглядит явно актуальным, хотя катастрофическое разрушение сообществ может иметь место на любом типе водных объектов. Иное дело водохранилища с переменным уровнем наполнения и пруды. На них облик растительного покрова по годам может иметь резкие различия, которые проявляются в степени и интенсивности зарастания мелководий, в величине продукции фитоценозов, в массовом развитии одних видов и не проявлении других, в том числе и тех, которые были хорошо развиты в предыдущие годы. Этот тип цикличности лежит в основе флуктуаций фитоценозов, т. е. их многогодичной изменчивости.

Различают экотопические, антропогенные, зоогенные, фитоциклические и фитопаразитарные флуктуации (Работнов, 1978). Все они могут иметь место в растительном покрове водоемов и водотоков, но наиболее часто в

нем наблюдаются проявления экотопических и фитоциклических флуктуаций. Первые связаны с изменениями по годам в метеорологических, гидрологических и других условиях экотопа; вторые - с особенностями жизненного цикла некоторых видов растений и (или) с неравномерным по годам их семенным или вегетативным размножением (Работнов, 1978). Антропогенные флуктуации, т. е. вызванные непосредственным воздействием человека на растительный покров водоема (механическое удаление из водоема надземной массы гидрофитов, скашивание воздушно-водных растений, их посадка и посев), встречаются не часто. Гораздо чаще приходится иметь дело с косвенным влиянием человека на флуктуации через его воздействие на гидрорежим и физико-химические свойства воды. Зоогенные флуктуации на водоемах обычно узколокальны и малозаметны. Наибольшее их проявление связано с деятельностью бобров и, в отдельные годы, ондатры (Красовский, 1968). Иногда наблюдаются значительные поражения макрофитов насекомыми. На южных водоемах и каналах, в местах выпуска белого амура, зоогенные флуктуации связаны с питанием этой рыбы. Фитопаразитарных флуктуаций водных растительных сообществ мне наблюдать не приходилось, но исключать их вряд ли следует.

В динамике водных и прибрежно-водных фитоценозов прослеживаются все три типа флуктуаций, выделяемых по степени их выраженности: 1) малозаметные скрытые, 2) краткосрочные, или осцилляторные, проявляющиеся в 1 - 2-летних изменениях в соотношении компонентов и уровнях продукции, и 3) депрессионно-демутационные - более продолжительные (3 - 10 лет) и более глубокие, с отмиранием или переходом в состояние вторичного покоя одного или нескольких компонентов и разрастанием эксплерентов, с последующим возвратом в близкое к исходному состоянию, как только причина, обуславливающая изменение, перестает действовать (Работнов, 1968, 1978; Воронов, 1973). Последние в условиях Среднего Поволжья особенно ярко проявляются на мелководьях Куйбышевского водохранилища и были описаны выше при характеристике динамики продуктивности растительности Мизиновского стационарного участка.

Циклические смены сообществ сродни депрессионно-демутационным флуктуациям. Между ними не всегда легко провести границу. Изменения в пределах сообществ (флуктуации) от их смены согласно Т.А. Работного отличаются тем, что при флуктуациях: "1) флористический состав остается устойчивым, внедрения новых видов нет или период участия внедрившихся видов в составе ценозов очень непродолжителен; 2) изменения фитоценозов не направленные, а обычно ориентированные в различных направлениях (как, например, при чередовании влажных лет и засушливых); 3) изменения, в том числе очень значительные в соотношении компонентов (вплоть до смены доминантов), в структуре, в продуктивности длятся недол-

го, после прекращения действия причины, вызвавшей изменения, происходит возврат к состоянию, близкому к исходному" (Работнов, 1978: 232). Такая трактовка различий представляется не слишком определенной. Особенно в сочетании с другой цитатой данного источника: "Так как после уничтожения коренных типов лесов (вырубка, пожары и пр.) происходят смены фитоценозов в направлении к исходному состоянию, то есть основание относить "обратимые изменения", если они краткосрочны, к флуктуациям, а протекающие в течение длительного периода времени - к демутационным сукцессиям. В качестве предельного срока отнесения "обратимых изменений" к флуктуациям предложено принять длительность одиннадцатилетних циклов изменений солнечной активности..." (Работнов, 1978: 233).

С одной стороны, как-то трудно признать непродолжительными значительные изменения структуры фитоценоза (вплоть до смены доминантов), если они длятся до 11 лет, особенно, если это не лесной, а водный фитоценоз. С другой стороны, не понятно, о каких сменах фитоценозов может идти речь, если флуктуация - это изменения в пределах одного фитоценоза. Очевидно подобные направленные смены сообществ, как бы быстро они не проходили и насколько бы близко не приводили к исходному состоянию, будут демутационной сукцессией, а не флуктуацией. Причем в ситуации с периодическим обсыханием и последующим новым обводнением какой-либо депрессии чередуются два сукцессионных ряда: наземный и водный; при этом и тот и другой следует считать демутационными, особенно, если периоды обводнения и осушения растянутся на десятки лет. Сами переходы с одного ряда на другой относятся к разряду экодинамических (Сукачев, 1928), или внезапных (Ярошенко, 1961) смен.

Сходное чередование наблюдается и в своеобразной динамике растительного покрова то обсыхающих, то обводняющихся мелководий водохранилищ с переменным уровнем наполнения. Если в случае с сообществами воздушно-водных растений, которые и в обсыхающем состоянии ими остаются, а при обводнении легко возвращаются в прежнее состояние, мы явно имеем дело с осцилляциями и депрессионно-демутационными флуктуациями, то на месте гидрофитного (скажем, рдестового) сообщества на обсыхающем за зиму и не залитом ни весной, ни летом мелководье очень быстро (уже к середине лета) появляется плотный покров из жерушника земноводного со щавелем приморским и рядом других гидрофитов и мезофитов, в котором предшествующее ему сообщество ни одним видом не представлено. На следующий год при обводнении этого участка такой жерушниковый ценоз обычно сохраняется в виде плавающих полей и к осени начинает распадаться. На третий год на этом мелководье макрофиты могут вообще отсутствовать, либо снова разовьется рдестовое сообщество. Ни первая, ни вторая смена ценозов

отношения как к сукцессиям, так и флуктуациям не имеют. В этом случае происходит как бы перескок с одного сукцессионного ряда (водного) на другой (наземный) и последующее их чередование. Каждый из этих рядов будет иметь свои флуктуации и не зависеть друг от друга. Это можно сопоставить с таким типом качественных изменений фитоценозов как временные и постоянные исчезновения (Куркин, 1976), только здесь исчезают не популяции в пределах сообщества, а сами сообщества в пределах растительного покрова (при временных исчезновениях чередуются одни и те же фитоценозы, при постоянных - исчезнувшие фитоценозы не возобновляются и их места занимают другие). Своеобразие такой динамики растительного покрова и отличие ее от вышесотмеченного чередования рядов демультиационных сукцессий заключается в "мгновенном" переходе с одного сукцессионного ряда на другой и обратно.

Это, очевидно, имеет отношение к упоминаемой В. С. Ипатовым (1990) квантованности и непрерывности растительного покрова во времени, когда ряд последовательных состояний из устойчивых фаз объединены быстро сменяющимися состояниями. При этом идет чередование пар связанных процессов: деструкции - разрушения растительного покрова, в результате чего пространство оказывается частично или целиком не заполненным растениями, и релаксации - стадии заполнения пространства после деструкции за счет разрастания сохранившихся растений либо за счет появления и разрастания новых популяций.

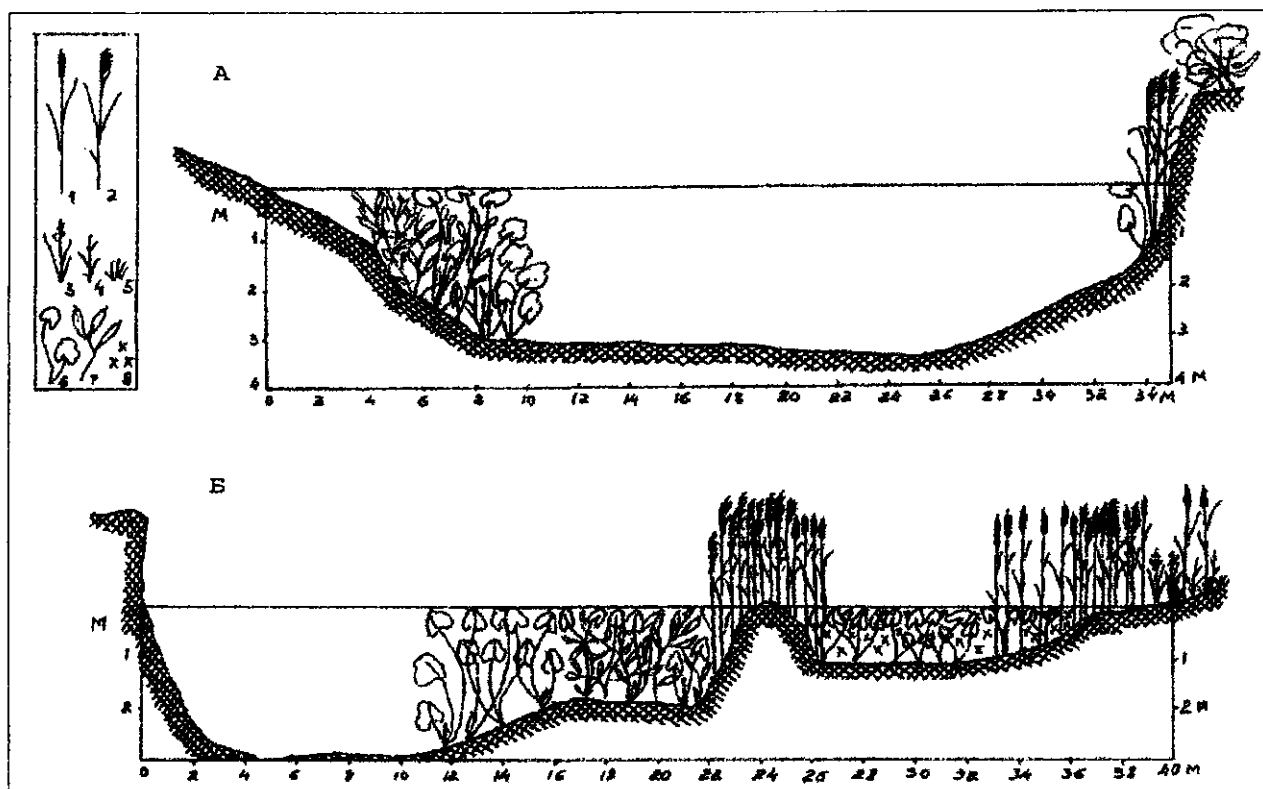
В растительном покрове водосемов и водотоков широко распространен еще один тип смен фитоценозов, который можно назвать замещающим. В отличие от вышесписанных перескоков при этих ненаправленных сменах происходит замещение одного, скажем гидрофитного, сообщества на другое, такое же гидрофитное. Такие смены-замещения хорошо видны на примере одновидовых или моnodоминантных сообществ, в которых кроме основного вида в виде незначительной примеси присутствуют 1 или несколько других макрофитов (такой примесью чаще всего являются рясковые). Подобное замещение может происходить постепенно, когда одно сообщество наступает на другое, вытесняя последнее. При этом в зоне контакта имеет место смешанное сообщество этих 2-х конкурирующих видов. В отличие от сукцессионных смен, проходящих по подобному же типу, замещающие ненаправленные смены обусловлены потерей конкурентных способностей замещаемых популяций в связи с их возрастным состоянием, с цикличностью в интенсивности генеративного и вегетативного возобновления, с массовым поражением насекомыми, избирательным выеданием рыбами, птицами и млекопитающими, с загрязнением и т. д. Занявшее территорию сообщество точно так же может быть замещено другим, в том числе и новым сообществом того вида, который утратил свои позиции в данный момент времени. То есть, эти смены могут быть обратимыми.

В случае с реками определение зарастания Г. К. Лепиловой явно не годится, поскольку реки зарастают, но не заторфовываются (бывает, что торфообразовательный процесс идет на заболоченных речных берегах, на дне глубоких речных плесов может иметь место переотложение и накопление торфяных частиц, но образование торфа в пределах речного русла не происходит). На реке процессы зарастания в принципе не могут привести к полному заполнению русла растительными остатками, поскольку водный поток задолго до этого пробьет себе новое русло. Конечно, реки тоже стареют и умирают, когда прекращается ток воды. Но в этом случае водоток, прежде чем исчезнуть, разобьется на ряд небольших озер и бочагов, зарастание которых уже пойдет по озерному, а не по речному типу. Таким образом, речной растительный покров находится в состоянии постоянного обновления и в целом отличается молодостью. Для него характерна контрастная разновозрастность по участкам реки, обусловленная деятельностью русловых процессов. То есть, разновозрастность не последовательная, имеющаяся в сукцессионном ряду образующих зоны сообществ, а возникающая в результате постоянного появления и зарастания новых отмелей, кос, перекатов, новых русловых участков. В связи с чем логично предположить, что в практически не зарастающих и очень слабо зарастающих реках русловые процессы проходят с гораздо большей интенсивностью, чем в реках с хорошо развитой растительностью.

На плесовых участках многих средних рек нередко можно встретить распределение водных и прибрежно-водных фитоценозов напоминающее типичное поясное. Но эта поясность (или зональность) очень часто представляет собой не сукцессионный ряд, а результат распределения растений разных экологических групп по оптимальным для них глубинам на начальном этапе заселения прибрежных мелководий нового участка русла реки, новых отмелей, кос, осередышей. И только в условиях речных заводей и заног и на участках долго не меняющего своего положения широкого русла (как с медленно, так и с быстро текущим водным потоком) начинается процесс наступления гелофитных сообществ на гидрофитные, т. е. идет процесс направленных смен фитоценозов.

Примеры ложно-сукцессионного и сукцессионного рядов водных и прибрежно-водных фитоценозов приведены на рис. 17 и 18, отображающем профили русла р. Сок на разных его участках. Первые - обычно короткие (неполночленные), представленные чистыми зарослями, двувидовыми контактными сообществами или маловидовыми моnodоминантными ценозами, характеризующими первую фазу зарастания - фазу инвазии и формирования сообществ. Два таких ряда демонстрирует профиль А (177-й км р. Сок), на котором от левого берега к открытой воде

lucose. Другие (профилы Б-Г) - образованы сформированными многовидовыми сообществами и являют собой вторую фазу зарастания - фазу направленных смен фитоценозов.



Условные обозначения: 1 - рогоз узколистный, 2 - тростник южный, 3 - ежеголовник прямой, 4 - разнотравье, 5 - осоки, 6 - кубышка желтая (плавающий и погруженный лист), 7 - рдест блестящий, 8 - роголистник темно-зеленый.

Это хорошо видно по профилям, изображенным на рис. 17 и 18. На профиле Б (рис. 18) (это, как и профили В и Г, 152 км р. Сок - участок очень сильного зарастания) распределение сообществ от правого берега через осередыш к открытой воде следующее: *Heteroherboso-Typhetum angustifoliae* → *Sparganietum erecti* → *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis* → *Typhetum angustifoliae* → *Ceratophyllo-Nupharetum luteae* → *Nupharcto-Typhetum angustifoliae* → *Phragmitetum australis* → *Potamogeton lucens-Nupharetum luteae* → *Nupharetum luteae*

Профиль В (рис. 18) со сплошным зарастанием русла. Основной поток воды идет у правого берега, по направлению к которому от левого берега последовательно располагаются сообщества *Sparganietum emersi* → *Sparganieto emersi-Nupharetum luteac* → *Nupharetum luteac* → *Potamo lucentis-Nupharetum luteae* → *Nupharetum luteac*.

Профиль Г с осередьшем и сплошным зарастанием (рис. 18). Поток разбит на две части. От правого берега к левому идут: *Nupharetum luteae* → *Nupharetum luteae* (погруженный вариант) → *Nuphacto-Nupharetum luteae* →

Lemno-Nupharetum luteae → Spirodela-Phragmitetum australis → Equiseto fluviatilis-Phragmitetum australis → Phragmitetum australis → Sparganieto emersi-Nupharetum luteae → Sparganietum emersi (гидрофитный вариант).

Такая картина преобладания сообществ кубышки

желтой и расположение их у границы полей макрофитов характерны практически для всех зарастающих средне-волжских рек. Иногда, как крайний вариант, кубышка может занимать все живое сечение русла рек, что демонстрирует профиль Д, выполненный на 103-м км р. Сок (рис. 18).

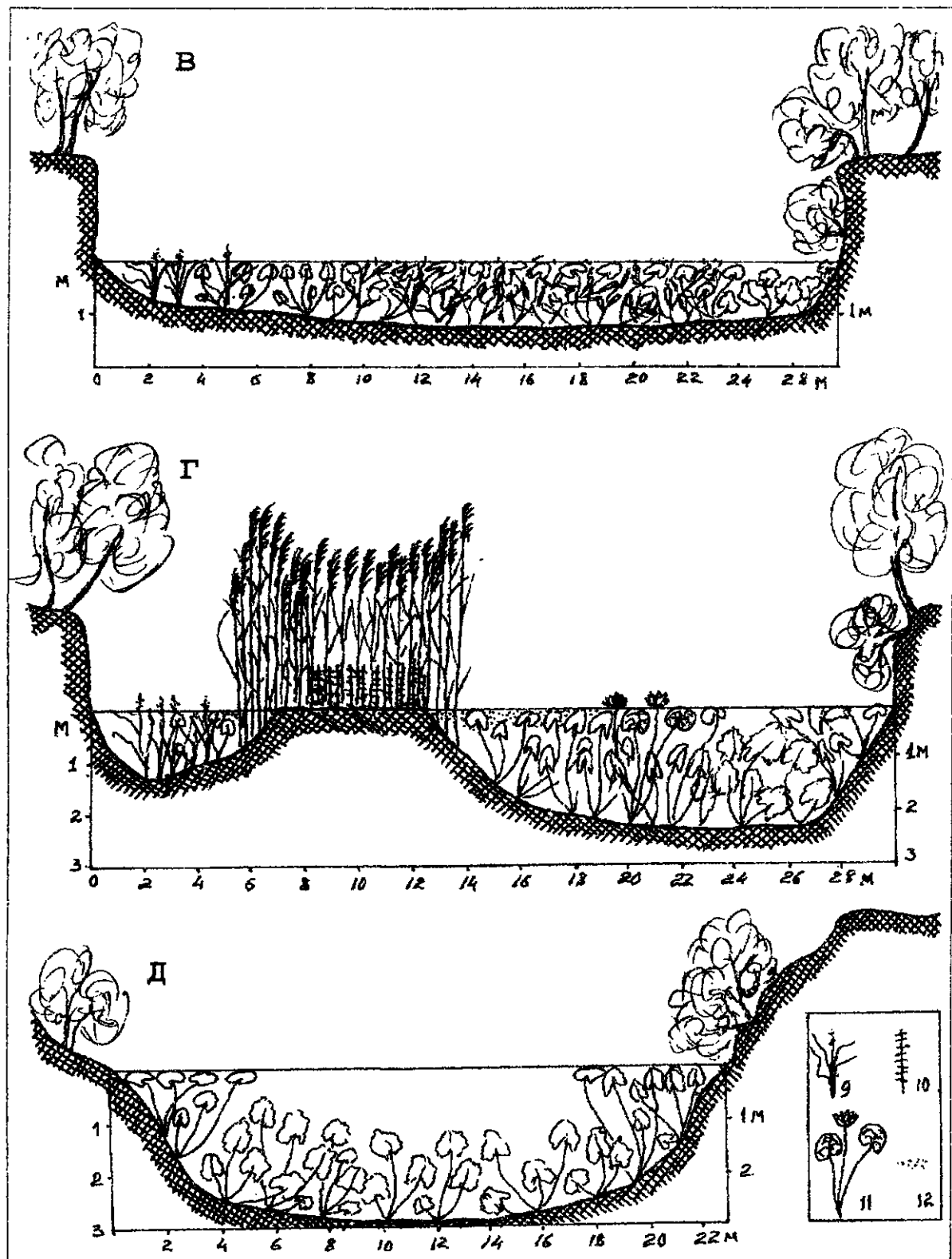


Рис. 18. Распределение сообществ макрофитов по ширине русла р. Сок (профили В - Д).  
Обозначения те же, что и на рис. 17, но дополнительно. 9 - ежеловник всплывший, 10 - хвощ приречный,  
11 - кубышка чисто-белая, 12 - рясковые

Среди других сукцессионных рядов сообществ (без участия ценозов кубышки) в качестве наиболее часто встречаемых на плесовых участках рек можно отметить следующие: 1) *Caricetum acutae* → *Lemno-Elodeetum canadensis* → *Ceratophylletum demersi*; 2) *Eleocharietum palustris* → *Butomo-Sagittarietum sagittifoliae* → *Potametum pectinati-perfoliati* → *Potametum perfoliati*; 3) *Hydroherboso-Sparganium erecti* → *Potametum lucentis-perfoliati* → *Potametum lucentis*; 4) *Heteroherboso-Equisetum fluviatilis* → *Phragmitetum australis* → *Potametum pectinati*; 5) *Eleocharietum palustris* → *Equisetum fluviatilis* → *Hydroherboso-Sparganium emersi* → *Scirpetum lacustris* → *Potametum lucentis-perfoliati*.

Последний вариант чаще встречается в речных заводях и затоках, для которых характерны также такие ряды как: 1) *Hydroherboso-Sparganium erecti* → *Sagittarietum-Nupharetum luteae* → *Lemno-Nupharetum luteae* → *Ceratophylletum demersi*; 2) *Equisetum fluviatilis* → *Hydroherboso-Sparganium emersi* → *Spirodelo-Myriophylletum spicati* → *Myriophylletum spicati*; 3) *Caricetum acutae* → *Lemno-Elodeetum canadensis* → *Elodeetum canadensis*; 4) *Equisetum fluviatilis-Caricetum acutae* → *Equisetum fluviatilis-Phragmitetum australis* → *Potametum lucentis-perfoliati* → *Potametum lucentis*; 5) *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis* → *Hydroherboso-Sparganium erecti* → *Potametum perfoliati*; 6) *Caricetum acutae* → *Equisetum fluviatilis* → *Nuphareto-Scirpetum lacustris* → *Potameto natanti-Nupharetum luteae* → *Potametum natantis*; и т. д.

Несколько сукцессионных рядов ценозов отмечено и на долго существующих каменистых и песчано-каменистых речных перекатах. Это 1) *Myriophylletum spicati* → *Fontinalietum antipyreticae*; 2) *Butomo-Sagittarietum sagittifoliae* → *Myriophyllo spicati-Batrachietum circinatis* → *Myriophylletum spicati*; 3) *Caricetum acutae* → *Equisetum fluviatilis* → *Nuphareto-Scirpetum lacustris* → *Potametum perfoliati*; 4) *Eleocharietum palustris* → *Agrostio stoloniferae-Sparganium erecti* → *Batrachietum trichophylli* → *Myriophyllo-Potametum perfoliati*; и некоторые др.

На средних зарастающих реках региона хорошо видна значительная роль в сложении водных фитоценозов погруженной формы кубышки желтой и гидрофитных форм (развиваются только погруженные и плавающие на воде листья) стрелолиста обыкновенного, сусака зонтичного, ежеголовников всплывшего и прямого. На обилие последних в руслах малых рек бассейна р. Припять указывал, например, В. М. Клоков (1974), отмечавший, что они играют основную роль в зарастании этих водотоков.

Наиболее характерные для рек Среднего Поволжья формации макрофитов на условном профиле длительно зарастающего русла будут расположены следующим образом: *Caricetum acutae* (или сообщества гидрофитов) → *Typheto angustifoliae* (либо *Phragmitetum australis* или *Scirpetum lacustris*, либо вместо всех их *Equisetum fluviatilis*) → *Sparganium erecti* (*Sagittarietum sagittifoliae*, *Sparganium emer-*

*si*) → *Potametum perfoliati* (*P. pectinati*, *P. lucentis* и т. п.) → *Nupharetum luteae*. То есть, по урезу воды располагаются осоки или береговые гидрофиты, далее идут высокотравные воздушно-водные растения, затем низкотравные гелофиты, погруженные укореняющиеся гидрофиты и кубышка.

Характеризуя в целом зарастание рек можно сказать, что их растительному покрову присуще постоянное обновление и непрерывное зарождение новых первичных сукцессий, преобладание сингенетических процессов над эндзокогенетическими, контрастная разновозрастность на разных участках русла, неполноценность и не выдержанность сукцессионных рядов сообществ, в которых крайнюю позицию очень часто занимают не сообщества погруженных гидрофитов, а ценозы кубышки желтой.

## 6.2. Водораздельные озера

Именно для них лучше всего подходит определение зарастания как процесса заторфования, заполнения ложа водоема растительными остатками. Поскольку основной и специфичной особенностью озер является положительный баланс вещества и энергии (Россолимо, 1964), то естественный процесс старения любого озера заключается в накоплении авто- и аллохтонного вещества, обмеления водоема и, через болотную стадию, переход в наземную растительность.

Это классический объект, на котором разрабатывались все основные характеристики процессов зарастания водоемов. По характеру распределения сообществ макрофитов на акватории водоема разными авторами выделены такие типы зарастания, как зонное и сплавиное (Лепилова, 1934); фрагментарное, фрагментарно-поясовое, поясово-сплошное и трясинное (Сидельник, 1948); многочисленные типы Г. К. Корсакова и А. А. Смиренского (1956), объединяемые в группы прибрежно-зонального, зарослевого, сплавиного, коврового, подводно-лугового, водорослевого и смешанного типов зарастания. Все они в таком же как у авторов или в модернизированном виде и в разных сочетаниях использовались и используются многими исследователями для характеристики зарастания как озер (Шаркинен, 1964, 1977, 1984; Семенова, 1976; Страздайте и др., 1977; Трайнаускайте, 1977; Стяпанавичене, 1979, 1988, 1991), так и других водных объектов (Папченко, 1979; Гайжаускене, 1982; Коган, Кемжас, 1982; Лопух, 1989; Матвеев, 1990; Оксик и др., 1991; Синкявичене, 1992; и др.). Для озер широко применяется подход к их классификации по флористическому и фитоценологическому признакам (Moristo, 1941; Шехов, 1971; Воробьев, 1977; Лукина, Никитина, 1977 а, б; Rintanen, 1982; Парфенов, 1990; Heitto, 1990; Мартыненко, 1992; Ершов, 1997; и др.), к чему скептически относился В. А. Эксерцев (1970), справедливо считавший, что экологическая валентность вида несомненно шире диапазона условий, характерных для любого типа водоема и присутствие того или иного индикатора

торного вида не всегда определяет реальные профические условия водоема.

Средневолжские озера имеют большое разнообразие всех этих типов и форм зарастания. Но очень многие из них, особенно это касается озер 8, 10, 12-го и, отчасти, 4-го районов, подвержены сильному антропогенному воздействию, интенсивно заиливаются и имеют нарушенный, явно обедненный растительный покров с фрагментарным, или пятнистым типом распределения фитоценозов и отдельных куртин растений. По аспектирующим видам макрофитов их можно подразделить на рдестовые, горцовые, ежеголовниковые, рясковые и жерушниково-осоковые, реже встречаются элодейные и урутьевые, а в 12-м районе - узколистногозовые и манниковые озера. В тоже время многие озера облесенных территорий Марийской низменности, западных отрогов Вятских увалов и Ульяновского и Самарского Приволжья имеют хорошо развитую разнообразную растительность. Наиболее распространено зонное их зарастание, но примерно на 30 % озер оно сочетается со сплавинным, реже сплавина располагается по всему или почти по всему периметру водоема.

Наиболее часто встречаемыми рядами сообществ при зональном зарастании исследованных мною озер были следующие: 1) *Phragmitetum australis* → *Lemno-Typhetum angustifoliae* → *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*; 2) *Typhetum angustifoliae* → *Myriophyllo spicati-Nupharetum luteae* → *Spirodelo-Myriophylletum spicati* → *Nymphaetum candidae*; 3) *Caricetum acutae* → *Nupharetum Scirpetum lacustris* → *Nupharetum luteae*; 4) *Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae* → *Lemno-Ceratophylletum demersi* → *Lemno-Myriophylletum spicati* → *Lemno-Elodeetum canadensis*; 5) *Equiseto fluviatilis-Phragmitetum australis* → *Lemno-Ceratophylletum demersi* → *Ceratophylletum demersi* → *Nymphaetum candidae*; 6) *Caricetum acutae* → *Typhetum angustifoliae-Phragmitetum australis* → *Potametum lucentis* → *Potameto natanti-Nupharetum luteae* → *Nymphaetum candidae*; 7) *Scirpetum lacustris* → *Lemno-Potametum lucentis* → *Nymphaetum candidae* → *Charetum vulgaris*; 8) *Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae* → *Lemno-Potametum lucentis* → *Potameto lucentis-Nupharetum luteae* → *Potametum lucentis* → *Utricularietum vulgaris*; 9) *Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae* → *Spirodelo-Phragmitetum australis* → *Charetum tomentosae* → *Charophyto-Myriophylletum spicati* → *Myriophylletum spicati*; 10) *Caricetum acutae* → *Hydroherboso-Sparganietum emersi* → *Sparganietum emersi-Nupharetum luteae* → *Potameto natanti-Nupharetum luteae*; и др.

Но еще более часто отмечались укороченные ряды, представленные 2 - 3-мя типами фитоценозов. Особенно характерны они для провальных озер с очень узкими прибрежными мелководьями. Крайними в сукцессионных рядах озерной растительности чаще всего оказываются сообщества рдеста блестящего, кубышки желтой, кувшин-

ки, урутей и харовых водорослей. Глубже всех уходят харовые и урутьевые ценозы, но нередко они располагаются между поясами гелофитов и гидрофитов с плавающими на воде листьями.

Если расположить основные формации макрофитов, господствующие на водораздельных озерах северной части Среднего Поволжья на условном профиле, то они дадут следующий ряд: *Cariceta acutae* → *Equiseta fluviatilis* → *Phragmiteta australis* → *Typheta angustifoliae* → *Scirpeta lacustris* → *Potameta lucentis* → *Nuphareteta luteae* → *Nymphaeceta candidae* → *Myriophylleta spicati* → *Chareta*. На этом профиле не отмечены формации таких широко распространенных низкотравных гелофитов как ежеголовники прямой и всплывший, стрелолист обыкновенный и сусак зонтичный, поскольку они ни на одном из обследованных озер явно выраженного пояса не образуют, а вкраплены небольшими пятнами в разрывы поясов, образуемых высокотравными гелофитами. То есть, в отличие от рек, на водораздельных озерах сообщества названных низкотравных гелофитов значительной роли не играют, что видно и по вкладу ценозов данной группы формаций в фитопродукцию озер (табл. 52).

В условиях сплавинного зарастания отмечалось следующее распределение сообществ макрофитов. 1) сплавина → *Sagittarieto-Nupharetum luteae* → пятна *Nymphaetum candidae*; 2) сплавина → *Lemno-Elodeetum canadensis* → *Nupharetum luteae*; 3) сплавина → пятна *Phragmitetum australis* → пятна *Utriculo-Nupharetum luteae*; 4) сплавина → *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae* → *Lemno-Elodeetum canadensis* → *Nymphaeto-Nupharetum luteae*; 5) сплавина → *Heteroherboso-Typhetum latifoliae* → *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae* → *Nymphaetum candidae*; 6) сплавина → *Spirodelo-Phragmitetum australis* → *Lemno-Ceratophylletum demersi* → *Ceratophylletum demersi* → *Nymphaetum candidae*; 7) сплавина → *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae* → пятна *Nymphaeto-Nupharetum luteae* → пятна *Nymphaetum candidae*; и некоторые др.

Таким образом, озерная растительность Среднего Поволжья весьма разнообразна. Но хорошо выраженное зонное и сплавинное зарастание водораздельных озер имеет место лишь на облесенных территориях Марийской низменности и на западных отрогах Вятских увалов, тогда как на озерах слабо облесенных лесостепных районов растительный покров сильно обеднен и угнетен, представлен небольшими фрагментами пятнисто распределенных сообществ. Если озера территорий с высокой степенью облесенности зарастают по классическому типу с преобладанием энтодинамических смен фитоценозов и заполнение их котловин идет через торфонакопление, то сукцессии растительного покрова озер необлесенных территорий имеют регрессивный характер и протекают под влиянием внешних причин: антропогенного эвтрофирования и интенсивного заиливания продуктами плоскостной эрозии

почв; наиболее мелководные из них довольно быстро переходят в луговые и закустаренные наземные экосистемы, что более свойственно водоемам пойм малых и средних рек, нежели водораздельным озерам.

Необходимо заметить, что обозначенные закономерности - это наблюдаемая картина сегодняшнего дня. В ней не отражена ни многолетняя цикличность климатических условий и связанная с ней динамика уровня залегания грунтовых вод и степень наполнения водоемов, ни изменения в облесенности территории, в способах и интенсивности ведения хозяйствования человеком, определяющих характер и интенсивность загрязнения, эвтрофирования, заиления и других форм антропогенного воздействия на водоемы. Как показывают литературные данные (Катанская, 1968; Мязмис, 1980; Гигевич и др., 1983; Смагин, 1984; Best et al., 1984; Marion et al., 1989; Toivonen, Bäck, 1989; Blindow, 1992b; Довбня, 1994; и др.) все это оказывает значительное, а нередко и очень сильное влияние на характер динамики зарастания озер не только открытых, но и облесенных территорий. Но подобного рода наблюдений на водораздельных озерах региона не проводилось, поэтому этот аспект динамики здесь не рассматривается.

### 6.3. Старицы

Пойменные водоемы в своем естественном состоянии имеют гидрорежим, наиболее важным фактором формирования которого является уровень и длительность весеннего половодья. Это делает пойменные водоемы, как пишут А. Е. Ярошевич и Г. А. Карпова (1990), системами импульсной стабильности, в сменах растительности которых главенствующую роль играет экзозоогенез. Действительно, в заполнении котловины пойменного водоема большее значение имеют не отмершие органы растений, а отложения взмученных частиц, приносимых полыми водами. Такие водоемы превращаются в луга, заросли кустарников, в леса (Работнов, 1978), проходя непродолжительную стадию низового болота или часто даже минуя ее.

Процесс зарастания пойменных водоемов, отмечает Е. В. Печенюк (1986), носит флуктуирующий характер и зависит от обводненности поймы, связанной с межennым уровнем реки. В годы систематически низкого уровня площади растительных поясов увеличиваются, при повышении обводненности степень зарастания снижается. Наиболее заметное влияние на зарастание пойменных озер оказывает длительное и высокое половодье после ряда засушливых лет.

Пойменный комплекс водных объектов весьма разнообразен. В него входят русло реки, образуемые им рукава, протоки, затоны (или закосы), затоны, различной степени зрелости старицы, русловые озера, межгрядные озера разлива (Марков, 1955), или окаймленные озера

(Корелякова, 1964), провальные (или воронковидные) и притеррасные водоемы (Барановская, 1937; Жадин, 1950; Марков, 1955; Беклемишев, 1956; Корелякова, 1964; Матвеев, 1990). Но в условиях малых и средних рек наиболее многочисленны и заметны старицы. Они и будут рассматриваться в данном разделе.

Скорость обмеления и исчезновения стариц зависит также от их размеров и места положения на пойме по отношению к руслу реки: чем мельче старица и чем ближе она расположена к основным потокам весенних вод, тем быстрее она заносится, тем меньше роль автохтонного органического вещества в заполнении ложа такого водоема, а его растительный покров в большей степени зависит от уровня паводка и от его колебания по годам. Крайне малые старицы лесных рек, исчезающие уже через (3) 5-10 лет после появления, из-за сильного затенения могут вообще не зарастать. У крупных же стариц больших и наиболее значительных средних рек немало шансов "уйти" от активного русла, от основных потоков аллохтонных веществ и долгое время сохраняться в качестве водной экосистемы. В них со временем роль экзогенной составляющей в динамике растительного покрова все более снижается и все большее значение приобретают эндодинамические процессы. Характер зарастания таких стариц становится подобным зарастанию водораздельных озер и уже ничем не отличается от последнего у стариц, доживших до "выхода" на надпойменные террасы.

В. И. Матвеев (1990), посвятивший много времени изучению процессов зарастания озер-стариц Самарского Заволжья, все многообразие этих водоемов, в зависимости от характера их растительности, геоморфологических признаков и активности работы паводковых вод, объединяет в 4 типа, "каждый из которых исторически связан с руслом реки и представляет собой звенья единого ряда развития пойменных озер-стариц. Эта последовательность выглядит следующим образом. Пойменные озера-старицы с несформировавшейся растительностью → Пойменные озера-старицы с растительностью куртинного типа → Пойменные озера-старицы с растительностью зонально-зарослевого типа → Пойменные озера-старицы с растительностью зарослевого типа. Между данными типами водоемов имеются переходные, являющиеся промежуточными звеньями" (Матвеев, 1990: 75).

Действительно, существуют старицы, которые прошли или проходят весь этот путь развития, но он характерен прежде всего крупным старицам больших рек. По отношению же к старицам средних и малых водотоков - это скорее теоретическое обобщение, которое в основном учитывает и подчеркивает динамику стариц как озер, чем реально наблюдаемая картина.

Конечно, старицы - это озера, но озера, порожденные реками и долгое время живущие под их влиянием. Поэтому в характере и динамике их растительного покро-

ва сочетаются признаки растительности этих типов экосистем. На малых, сильно зарастающих старицах в распределении сообществ с момента возникновения водоема до его исчезновения может не проследиваться какой-либо отчетливой поясности, либо хорошо различаются лишь узкоприбрежная зона прибрежно-водных растений и широкая, часто занимающая всю ширину старицы, зона погруженных гидрофитов. В них идет интенсивное разрастание присутствовавших в активном русле и привнесенных половодьем и водоплавающими птицами макрофитов. Там же, где эта поясность есть, а она характерна для большинства средних и крупных стариц, в ней долго сохраняется речной порядок расположения фитоценозов, когда кубышковыи сообщества идут вслед за полями погруженных укореняющихся гидрофитов и только со временем, когда начинают преобладать эндодинамические процессы, последние замещаются наступающими ценозами низкотравных и высокотравных гелофитов и "уходят" за пояс макрофитов с плавающими на воде листьями. Такие водоемы уже имеют классический озерный профиль. Причем в условиях стариц он встречается даже чаще, чем в условиях средневолжских водораздельных озер. С другой стороны в большинстве стариц (кроме сильно затененных и самых молодых, возникших при прорыве, срезании руслом речной петли) фитоценозы обычно многовидовые, они насыщены рясковыми и роголистником, что больше свойственно озерной нежели речной растительности. Еще одной специфической особенностью стариц региона (особенно на облесенных территориях) является высокое обилие в них телореза алоэвидного.

Для иллюстрации сказанного приведу наиболее характерные профили исследованных мною пойменных водоемов. Для стариц р. Иеть это: 1) *Typhetum latifoliae* (либо *Phragmitetum australis*, *Typhetum angustifoliae* или *Scirpetum lacustris*) → *Lemno-Ceratophylletum demersi*, либо → *Lemno minori-Spirodeletum*; 2) *Typhetum latifoliae* (*Phragmitetum australis*, *Scirpetum lacustris*) → *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae* → *Lemno-Stratiotetum aloidis*, либо → *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae* → *Charetum vulgaris* (*Charetum tomentosae* и т. п.); 3) *Typhetum angustifoliae* → *Lemno-Stratiotetum aloidis*; 4) *Typhetum latifoliae-angustifoliae* → *Lemno-Utricularietum vulgaris*; 5) *Scirpetum lacustris* → *Charetum vulgaris*; 6) *Caricetum acutae* → *Lemno minori-Spirodeletum* (или *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae*, либо *Lemno-Stratiotetum aloidis*); 7) *Caricetum acutae* → *Lemno-Ceratophylletum demersi* → *Utricularietum vulgaris*; 7) *Caricetum acutae* → *Stratioto-Nupharetum luteae* → *Lemno-Stratiotetum aloidis*; 8) *Caricetum acutae* → *Sagittarietum sagittifoliae* → *Lemno-Sparganietum erecti* → *Lemno-Elodeetum canadensis*; 9) *Sagittarietum sagittifoliae* → *Lemno-Nupharetum luteae* → *Lemno-Stratiotetum aloidis*; 10) *Lemno-Sparganietum erecti* → *Lemno minori-Spirodeletum* (или *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae*); 11) *Heteroher-*

*boso-Equisetetum fluviatilis* → *Lemno minori-Spirodeletum* (или *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae*. 12) *Comaretum palustris* → *Lemno minori-Spirodeletum*.

Профили стариц р. Суры: 1) *Caricetum acutae* → *Glycerietum maximae* → *Alismatetum plantago-aquaticae* → *Lemno-Elodeetum canadensis* → *Hydroherboso-Stratiotetum aloidis* (характерно для концевых участков стариц); 2) *Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae* → *Stratioto-Nupharetum luteae* → *Stratiotetum aloidis*; 3) *Caricetum acutae* → *Glycerietum maximae* → *Equisetetum fluviatilis* → *Lemno-Elodeetum canadensis* → *Hydroherboso-Stratiotetum aloidis* → *Nupharetum luteae* → *Potametum lucentis*; 4) *Caricetum acutae* → *Glycerietum maximae* → *Typhetum angustifoliae* → *Scirpeto lacustris-Typhetum angustifoliae* → *Heteroherboso-Sagittarietum sagittifoliae* → *Sparganieto emersi-Nupharetum luteae* → *Ceratophyllo-Nupharetum luteae* → *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*; 5) *Caricetum acutae* → *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis* → *Nuphareto-Scirpetum lacustris* → *Sagittarietum-Nupharetum luteae* → *Nyphaeto-Nupharetum luteae* → *Ceratophyllo-Nymphaeetum candidae* → *Ceratophylletum demersi* (эти последовательности сообществ и ряд сходных отмечаются для сильно и сплошь зарастающих участков); 5) *Phragmitetum australis* → *Sagittarietum sagittifoliae* → *Lemno-Potametum lucentis* → *Nupharetum luteae*; 6) *Typhetum latifoliae* → *Alismatetum plantago-aquaticae* → *Butomo-Sagittarietum sagittifoliae* → *Potametum pectinati* → *Potametum natantis* → *Potameto-Persicarietum amphibii* (характерны для глубоководных, слабо и умеренно зарастающих центральных участков стариц). Такие же и подобные этим ряды водных и прибрежно-водных фитоценозов приводит и В. И. Матвеев (1990) для стариц наиболее крупных средних рек лесостепного и степного Заволжья.

Таким образом, старичная растительность, ее структура и динамика очень сильно зависят от возраста старицы, ее размеров, места положения на пойме и интенсивности воздействия паводковых вод. Сукцессии растительного покрова достаточно крупных, долго существующих стариц на первых этапах их эволюции идут под доминирующим воздействием больших объемов привносимых паводковыми водами аллохтонных неорганических и органических веществ. Со временем, по мере удаления русла реки и основных потоков весенних вод от старицы, в зарастании водоема все большую роль играет эндоэкогенез. Растительность молодых стариц во многом напоминает речную, у зрелых же - она больше соответствует озерной. Средние по размерам старицы редко доживают до озерной фазы и в зрелом состоянии их растительность сочетает в себе признаки речной и озерной. Малые же старицы являются эфемерными водоемами, вся короткая жизнь которых проходит под воздействием экзодинамических процессов.

#### 6.4. Водохранилища

Анализ довольно обширной литературы по процессам зарастания водохранилищ равнинных территорий и собственный опыт исследования растительного покрова этого типа водных объектов позволяют заключить, что водохранилища по характеру процессов зарастания наибольшее сходство имеют с пойменными водоемами. Причем разные участки крупного водохранилища будут соответствовать разным водным объектам поймы: от русла и проток до стариц, испытывающих влияние паводковых вод от сильного до очень слабого. Это не вполне совпадает с мнением В. А. Экзерцева и др. (Экзерцев, Экзерцева, 1963б; Экзерцева и др. 1971), что по условиям среды отдельные участки прибрежья водохранилищ близки к озерам, болотам, пересыхающим водоемам или рекам. С таким взглядом можно согласиться полностью лишь при условии, что речь идет об озерах и болотах поймы, а не водораздела, поскольку все типы мелководий водохранилищ (особенно водохранилищ с переменным уровнем наполнения) в той или иной мере подвержены воздействию аллохтонных веществ, привносимых водами основной и боковой приточности, особенно богатых взвесями в период половодья. Конечно, в вершины слепых заливов водохранилищ с постоянным уровнем наполнения, после того, как завершится стадия становления этих водоемов, аллохтонные вещества, которые несут водотоки, поступать перестанут (Мельникова, 1967) и здесь будут иметь место типичные эндодинамические процессы. Но это мы наблюдаем и в случае с пойменными водоемами, удаленными от основных потоков паводковых вод.

Как отмечал еще А. А. Потапов (1959), характер и темпы зарастания водохранилищ во многом зависят от режима их водного уровня. Водохранилища Среднего Поволжья в этом отношении значительно различаются (точнее гидрорежим Куйбышевского водохранилища явно иной, чем у Чебоксарского и Нижнекамского), поэтому необходимо их раздельное рассмотрение.

Резко переменный уровень наполнения Куйбышевского водохранилища в разные сезоны года и по годам накладывает глубокий отпечаток на формирование и развитие его растительного покрова и делает наиболее яркой разницу в характере зарастания разных его участков и разных типов мелководий.

И. Д. Голубева, долгие годы (с 1957 по 1990 гг.) изучавшая растительный покров Куйбышевского водохранилища, выделяет 3 этапа в смене растительных сообществ этого водоема. Первоначально эти этапы ею датировались и определялись так: I этап - господство свободноплавающих растений (1957-1961): *Salvinia natans*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*. II этап - буйное развитие воздушно-водных растений (1962 - 1968): *Typha latifolia*, *T. angustifolia*, которые быстро занимают всю мелководную зону. В

этот период появляются рдесты: *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*. Заканчивается он появлением на водохранилище типичных для пойменных озер растений: *Nymphaea candida* (1967 г.), *Stratiotes aloides* (1968 г.). III этап - начальный период которого наблюдается в настоящее время, характеризуется увеличением площадей, занятых *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris* и др. Происходит смена широколистного разнотравья: рогоза широколистного, частухи подорожниковой, стрелолиста обыкновенного на узколистное: хвощ приречный, осоку береговую, осоку острую, камыш озерный, ситняг болотный и др. (Голубева, 1973).

Позже она несколько изменила датировки и характеристики этапов и отмечала, что I-й из них (1958-1962 гг.) характеризовался интенсивным отмиранием прежней растительности, массовым развитием свободно плавающей и погруженной растительности, поселением новых видов; II-й этап (1962-1975-1978 гг.) - быстрым зарастанием мелководий и преобладанием пионерных сообществ; III-й - возникновением устойчивых фитоценозов, часто зарослевого типа, способных переживать переменные условия среды (Голубева и др., 1990).

Наблюдения за становлением растительного покрова этого водохранилища ведутся с первого года его создания, что позволяет более детально рассмотреть динамику зарастания мелководий данного водоема в пределах отмеченных этапов. В 1957 г. - первом году, когда весной уровень воды достиг проектной отметки, водоем обследовала А. П. Белавская. Ею было установлено, что наиболее распространенными в этот год на водохранилище были разреженные (проективное покрытие 20 - 25 %) чистые или в сочетании с ряской, стрелолистом, пузырчаткой и кубышкой группировки тростника. Наиболее крупный его массив, протянувшийся на 4 - 5 км вдоль берега, располагался у с. Алексеевское на месте затопленной левобережной поймы р. Камы. Эти группировки располагались в пределах глубин от 10 - 15 см до 4,5 м. Кроме этого в виде отдельных пятен и куртин встречались манник большой, камыш озерный и рогоз узколистый, заходящие на глубину до 2 - 3 м. В числе наиболее распространенных растений отмечен горец земноводный. На многих мелководьях обширные площади занимали группировки разнообразных луговых и сорно-полевых видов. Вопреки прогнозам, широкого расселения погруженных гидрофитов (рдестов, элодеи и др.) не наблюдалось, (Белавская, 1958).

В 1958 г. свои исследования на Куйбышевском водохранилище начал В. А. Экзерцев. По его оценкам растительный покров водоема на второй год существования заметно изменился. Исчезли группировки мезофитов. Погибли оказавшиеся на большой глубине сообщества тростника и его ведущая позиция перешла к интенсивно разрастающимся ценозам рогоза узколистного. На мелководьях стало обозначаться распределение группировок мак-

рофитов в 3 зоны: 1-ю из них, лежащую выше нормально-го подпороного горизонта и заливаемую лишь при весеннем подъеме уровня, заняли сообщества сорно-луговых и сорно-полевых видов с проективным покрытием 80 - 90 %; 2-ю, с глубинами при НПУ до 1 м и обсыхающими к ноябрю, - куртины *Typha angustifolia* с покрытием до 70 - 80 %, а также сохранившиеся местами сообщества *Phragmites australis*; 3-ю зону, обводненную все лето и при НПУ имеющую глубину 1-2,5 м, - пятна *Potamogeton lucens* и *P. natans*, чередующиеся с такими же пятнами *Persicaria amphibia*, а также одиночные экземпляры *Butomus umbellatus*. Но такая картина была свойственна лишь верховьям заливов, образовавшихся по долинам рек. На мелководьях же нижних и средних участков водохранилища и в заливах без притоков, где имел место дефицит семян и вегетативных органов размножения водных и прибрежно-водных растений, вторая и третья зоны были практически лишены растительности, тогда как первая была представлена все теми же группировками сорняков (Экзерцев, 1959).

Это описание мало похоже на характеристику 1-го этапа зарастания водохранилища, выделенного И. Д. Голубевой. согласно которой в 1957-1962 гг. на его мелководьях имело место господство свободно плавающих растений. Либо это стало наблюдаться уже позже - в 1959-1962 гг., либо исследования велись на разных участках водоема - в менее и в более защищенных от волнобоя. Согласно В. А. Экзерцева, "... в первые годы после достижения проектной отметки уровня водохранилища ежегодно весной наполнялось до постоянной отметки, а в течение лета наблюдалось небольшое снижение горизонта вод. Такой режим благоприятствовал развитию гидрофильной растительности ... Зарастание литорали водохранилища происходило довольно быстро, особенно в его верховьях и в верховьях заливов, возникших на месте затопленных рек" (Экзерцев, 1973: 19). Данная цитата свидетельствует в пользу того, что в это время вполне могло иметь место отмечаемое И. Д. Голубевой обилие свободно плавающих гидрофитов.

С 1961 г. и особенно с 1968 г., когда закончилось наполнение сначала Волгоградского, а затем Саратовского водохранилищ, режим уровня Куйбышевского водохранилища резко изменился. Уровень наполнения этого водоема стал значительно различаться по годам и иметь сильное (до 2 - 3 м) и быстрое падение горизонта воды летом. Все это привело к разрушению сформировавшегося к этому времени растительного покрова. К 1970 г. он стал пятнистым, значительно сократились площади зарастания, на большинстве прибрежий совершенно исчез пояс погруженной и плавающей растительности (Экзерцев, 1973). В это время, согласно данным И. Д. Голубевой (Голубева, 1973; Голубева и др., 1990), почти в 50 раз сократил свои площади рогоз широколистный (к 1980 г. он практически выпал из состава травостоя на всех типах мелководий), в

22 раза меньше стали поля рясковых. Вместе с тем в 1967 г. на защищенных мелководьях водохранилища появлялся *Nymphaea candida*, а в 1968 г. - *Stratiotes aloides* (Голубева, 1973).

Имеющее место противоречие в описании И. Д. Голубевой (1973) и В. А. Экзерцева (1973) динамики растительного покрова мелководий в период с 1961 по 1970 гг. (с одной стороны - буйное развитие воздушно-водных растений, в том числе и *Typha latifolia*, а с другой - разрушение сложившегося растительного покрова и многократное сокращение площадей, занимаемых все тем же *Typha latifolia*), связано с тем, что в это время, по-видимому, происходило два разнонаправленных процесса. Изменение режима уровня воды, вызванное созданием Волгоградского водохранилища, очевидно было не очень сильным, оно скорее активизировало процессы зарастания мелководий, чем приостановило их. Более значительным колебание уровня стало после 1968 г. Оно то и привело к резкому сокращению занимаемых макрофитами площадей. То, что за 2 года могут произойти такие значительные изменения в растительном покрове, подтверждают многолетние наблюдения на Мизиновском стационаре (см. главу 5).

Эти же наблюдения показали, что перемены в гидрорежиме лишь на первых порах угнетающе действуют на фитоценозы, сложившиеся в иных условиях. Затем начинаются перестройки растительного покрова и активное его функционирование в новых условиях, на месте исчезнувших сообществ появляются и активно разрастаются новые, более устойчивые к колебанию уровня воды. Это и наблюдалось после 1970 г. по 1977-й включительно (Голубева и др., 1990). Затем, с 1978 г. - первого года в ряду последующих многолетних лет (Папченков, 1990 а, б), начинается новый цикл изменений растительного покрова Куйбышевского водохранилища, что было показано в предыдущей главе на примере динамики зарастания Мизиновских мелководий.

Все выше сказанное позволяет дать выделенным И. Д. Голубевой этапам зарастания мелководий Куйбышевского водохранилища следующую характеристику: 1-й этап (1957 - 1961 гг.) - начальные фазы заселения макрофитами возникших мелководий (отмирание проявившихся на большой глубине тростниковых, кубышковых, рдестовых фитоценозов затопленных водоемов долины, формирования в заливах по притокам группировок рогоза узколистного и интенсивное размножение в защищенных от волнения местах рясковых и сальвинии); 2-й (1962 - 1968 гг.) - активное формирование водных и прибрежно-водных фитоценозов (вызванное изменением гидрорежима буйное развитие воздушно-водных растений с особенно активным распространением рогоза широколистного, заметное усиление роли погруженных гидрофитов, появление в закрытых заливах кувшинки и телореза); 3-й (с 1969 г.) - адаптация сформировавшегося растительного покрова

к возникшему резко переменному уровню наполнения водохранилища и его последующие циклические смены. В последнем этапе явно просматривается 2 фазы: 1) маловодная фаза 1969 - 1977 гг. (в этот период наблюдалось снижение степени зарастания мелководий с исчезновением сообществ рогоза широколистного и обширных рясовых полей, адаптация фитоценозов к новому гидрорежиму и последующая активизация зарастания с увеличением разнообразия фитоценозов высокотравных и низкотравных гелофитов и погруженных гидрофитов) и 2) многоводная фаза 1978 - 1990 гг. (более поздние наблюдения отсутствуют) (снижения степени зарастания мелководий, значительное уменьшение продукции фитоценозов и исчезновение многих из них после очень высокого уровня воды в водохранилище в 1978 - 1979 гг., постепенное восстановление и обновление растительного покрова с дальнейшим превышением уровня его продуктивности в маловодную фазу).

Если воспользоваться классификацией Г.Л. Мельниковой (1967) типов режимов уровня воды, то получится, что Куйбышевское водохранилище в 1957-1961 гг. относилось к I типу (понижение уровня наблюдалось в конце осени и зимой), в 1962-1967 гг. - ко II типу (понижение уровня в конце лета, осенью и зимой) и с 1968 г. оно относится к III типу (понижение уровня летом, осенью и зимой). Последний тип наиболее жесткий, при нем зарастание водоема идет особенно медленно.

Как уже отмечалось, характер и темпы зарастания разных участков водохранилища не одинаковы. Наиболее интенсивно зарастают мелководья по заливам (по Мельниковой, 1967, - это тип А), а также заостровные мелководья (тип Б): наиболее медленно - открытые мелководья (тип В). На Куйбышевском водохранилище растительный покров последних до сих пор практически не сформирован, в типе Б он довольно молод и обычно представлен одновидовыми, хотя часто и довольно обширными по площади, зарослями макрофитов или разнообразным сочетанием их группировок. Тип А также не однороден в этом отношении. Мелководья нижней и даже средней части широких заливов, подверженных интенсивному ветро-волновому воздействию, зарастают крайне слабо и нередко больше соответствуют типу В. Основная часть более узких заливов соответствует типу Б. И только в их вершинах и, особенно, в так называемых отпнурованных заливах, обособляющихся при низких уровнях воды от основной акватории, растительность выглядит вполне зрелой: фитоценозы имеют поясное расположение, они многовидовые, часто многоярусные, высокопродуктивные; здесь эндогенные процессы явно преобладают над экзогенными, хотя последние все еще играют значительную роль.

Для заостровных участков мелководий, проток, средних частей нешироких заливов Куйбышевского водохранилища в качестве наиболее распространенных сукцессионных рядов сообществ можно привести следующие: 1)

*Caricetum acutae* → *Phalaroidetum arundinaceae* → *Glycerietum maximae* → *Lemno-Typhetum angustifoliae* (*Spirodelo-Phragmitetum australis*, *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis*) → *Lemno-Ceratophylletum demersi* → *Ceratophyllo-Potametum perfoliati* (*Ceratophyllo-Potametum lucentis*) → *Potametum perfoliati* (*Potametum lucentis*); 2) *Caricetum acutae* → *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis* → *Potameto-Typhetum angustifoliae* → *Potametum lucentis-perfoliati*; 3) *Typhetum angustifoliae* → *Butomo-Sagittarietum sagittifoliae* (*Sparganietum erecti*) → *Potameto-Persicarietum amphibii* (*Persicarietum amphibii*, *Potametum biformis*) → *Potametum pectinati-perfoliati*. Для сплошь зарастающих вершин заливов и для обособляющихся участков мелководий характерны такие ряды как: 1) *Phalaroidetum arundinaceae* → *Glycerietum maximae* → *Ceratophyllo-Typhetum angustifoliae* → *Persicarietum amphibiae-Typhetum angustifoliae* → *Potameto-Typhetum angustifoliae* → *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*; 2) *Heteroherboso-Typhetum angustifoliae* → *Lemno-Elodeetum canadensis* → *Lemno-Batrachietum divaricati*; 3) *Glycerieto maximae-Typhetum angustifoliae* → *Heteroherboso-Sagittarietum sagittifoliae* → *Hydroherboso-Sparganietum emersi* → *Spirodelo-Myriophylletum spicati* → *Lemno minori-Spirodeletum*; 4) *Phragmitetum australis* (*Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis*) → *Hydroherboso-Ceratophylletum demersi* → *Lemno-Hydrochaetum morsus-ranae* (*Lemno-Salvinietum natantis*); 5) *Phragmitetum australis* → *Hydroherboso-Ceratophylletum demersi* → *Ceratophyllo-Potametum lucentis*; 6) *Caricetum acutae* → *Heteroherboso-Equisetetum fluviatilis* → *Oenanthetum aquaticae* → *Lemno-Batrachietum divaricati* → *Lemno-Elodeetum canadensis*; и т. д. Но все это разнообразие "прячется" в глухие заливы. Гораздо чаще растительность бывает представлена прибрежной полосой сообществ рогоза узколистного, либо тростника южного с разбросанными по мелководью пятнами рдестов гребенчатого и пронзеннолистного, реже блестящего, иногда двуморфного, плавающего, а также пятен горца змиеводного, который в отдельные годы бывает весьма обилен.

Если на водохранилищах с переменным уровнем наполнения безусловное господство имеют воздушно-водные растения, что характерно не только для Куйбышевского но и других подобных водохранилищ (Экзерцев, 1961, 1967; Экзерцев и др., 1971; Ахоров, Муртазасв, 1985; Ляшенко, 1995), то на водоемах с постоянным или относительно постоянным уровнем, к которым относятся Чебоксарское и Нижнекамское водохранилища, значительную роль играют также погруженные растения и гидрофиты с плавающими на воде листьями. В защищенных от волнобоя заливах бывает очень много телореза алоэвидного. Занимаемые им плесы обычно окружены поясом манниковых топей, нередко у берега сменяемых тростни-

ковыми крепями. В более открытых заливах, на заостровных мелководьях, в протоках господствует рогоз узколистый, но в отличие от Куйбышевского водохранилища, он нередко дополняется рогозом широколистным. На озеровидных мелководьях за полосой рогозов и тростника обычно идет пояс кубышки с кувшинкой и разнообразными погруженными гидрофитами. В пределах этой полосы часто бывают разбросаны концентрические куртины камыша озерного. Следующий пояс может быть не выражен, либо занят пятнами рдестов, роголистника, урутей. В более заросших озеровидных заливах поясность нарушается и наблюдается мозаика сообществ различных воздушно-водных растений с гидрофитными плесами, в которых чаще всего главенствует телорез. Участки с таким характером зарастания отмечены на месте неглубоко затопленных и подтопленных стариц р. Суры на Чебоксарском водохранилище и водоемов Камско-Икской поймы на Нижнекамском водохранилище. Растительность других, более открытых участков этих водохранилищ еще находится в стадии становления.

Кроме трех больших, на территории Среднего Поволжья имеется несколько малых и средних водохранилищ (см. раздел 2.3.3). Почти все они расположены в лесостепном и степном Заволжье. Характер зарастания этих водоемов изучался В. В. Соловьевой (1995). Ею показано, что большинство из них относится к умеренно зарастающим, имеющим более 10 % поверхности, занятой воздушно-водной растительностью. Слабо зарастающими являются Кондурчинское и Чубовское водохранилища, их растительный покров находится в стадии становления. Для основной части акватории большинства водоемов характерен бордюрный тип зарастания устойчивыми фитоценозами воздушно-водных растений. Их верховья чаще всего имеют сплошное и массивно-зарослевое зарастание рогозом узколистым и тростником южным. Развитие подобных экосистем, по мнению В. В. Соловьевой (1995), находится на стадии динамического равновесия. Черновское и Кондурчинское водохранилища характеризуются рассеянно-пятнистым зарастанием, основу которого составляют сообщества гидрофитов. На Кутулукском и Чубовском водохранилищах пятнистые заросли сформированы стрелолистом обыкновенным и ежеголовником прямым.

## 6.5. Пруды

Как уже отмечалось, процессы зарастания прудов проявляют черты сходства с зарастанием рек, стариц и водохранилищ. Общим для большинства из них является молодость и несформированность растительного покрова, динамика которого имеет преимущественно экзогенный характер. Вместе с тем это очень разнообразные водоемы, зарастание которых протекает в весьма разнообразных условиях.

Прежде всего пруды необходимо подразделить на водоемы с постоянным водным уровнем, с меняющимся уровнем и пересыхающие (Marcot, 1990). Понятно, что они будут иметь разные темпы зарастания: у первых, при прочих равных условиях, эти темпы несомненно будут выше, чем у вторых и тем более у третьих. Первый тип прудов в условиях Среднего Поволжья - явление редкое. К нему можно отнести небольшое число лесных прудов охотничьих хозяйств, расположенных на ручьях с заболоченной долиной. Подавляющее же большинство запруженных водоемов относятся ко второму и третьему типу, в пределах которых возможны подразделения по величине колебания уровня воды (слабое, умеренное, сильное), по скорости и времени обсыхания (постепенное падение уровня в течение вегетационного сезона, резкое обмеление до какого-то уровня или полное обсыхание уже в середине лета, спуск воды на зиму и т. д.).

Несомненно важны морфометрия пруда (малые, средние, крупные; простые, с системой заливов и отрогов; озеровидные, русловидные), характер профиля его дна (мелководные, с обширными или, наоборот, узкими отмелями), окружающие ландшафты (лесные, с закустаренными берегами, полевые, степные, деревенские, городские), характер использования (комплексные, поливные, противозеронозные, противопожарные, для поения и купания скота, рыбоводные, охотничьи, рекреационные и т. д.), интенсивность и характер загрязнения (в зависимости от вида использования и окружающего ландшафта), возраст (свежие, молодые, средневозрастные, старые) и тип питания водоема. По последнему признаку хорошо выделяются речные пруды, ручьевые и овражно-балочные, а также копаные пруды на ручьях и копани, если последние относить к прудам. Особую группу, очевидно, составляют рыбоводные копаные пруды с их полностью регулируемым человеком режимом наполнения и спуска. Судя по материалам картирования прудовой растительности на Средней Волге и по литературным данным (Пуидина, Мягкова, 1980; Гребенюк и др., 1992) в этих прудах довольно быстро и в большом количестве развивается водная и, особенно, воздушно-водная растительность.

Речные пруды, в зависимости от уровня поднятия в них воды по отношению ее к меженному уровню в реке, можно подразделить на русловые и озерно-русловые. Для первых характерен небольшой по площади разлив у плотины, длинная (иногда растянувшаяся на несколько километров) русловая часть, в пределах которой вода поднята почти до высоты береговой бровки, и протяженная подпорная часть. Они широко распространены по всей территории региона и по характеру зарастания очень похожи на плесовые участки средних и малых рек, на которых созданы. Озерно-русловые водоемы имеют обширную головную часть, разлившуюся в пределах речной долины, и разной длины русловую. Эти пруды обычно крупные, со

сложной конфигурацией. Они ближе к малым водохранилищам, чем к прудам средних и малых размеров. Разные их участки могут зарастать по-разному. Степень зарастания и сформированность растительного покрова во многом зависит от возраста такого водоема и размаха колебаний в нем уровня воды. Последний, особенно в северной части региона, чаще всего бывает достаточно стабильным, поэтому здесь встречается немало значительно зарастающих прудов речного типа с довольно разнообразной водной и воздушно-водной растительностью, которая, судя по литературным данным (Лопух, 1989), в подобных условиях формируется к 10-15 году существования водоема. В южных же районах, где в летнюю межень реки сильно мелеют, идет интенсивное испарение воды при одновременном большом заборе ее на полив, водный уровень может очень сильно понижаться, что долго не позволяет формироваться зрелому растительному покрову и способствует преимущественному развитию таких устойчивых к обсыханию видов, как тростник и рогоз узколистый.

Ручьевые - это наиболее распространенный вариант небольших и средних по размеру прудов. Зарастание большинства из них начинается с верховьев, постепенно переходит на среднюю и приплотинную части и очень сильно зависит от колебания уровня воды, возраста водоема, степени его загрязнения. Из многих прудов этого типа вода забирается на полив и они часто уже в середине лета оказываются полуобсохшими.

Если эти два предыдущих типа водоемов питают водотоки, на которых они расположены, то овражно-балочные пруды наполняются главным образом за счет аккумуляции талых весенних вод и летних атмосферных осадков. Балочные во многом похожи на ручьевые, а вот овражные пруды обычно отличаются большими глубинами в верховьях, связанных с вершинами оврагов, и неразвитостью мелководий, поэтому они либо не зарастают, либо имеют крайне скудную растительность, сосредоточенную в средней части водоема или ближе к плотине.

Копанные пруды на ручьях - это малые водоемы, созданные на небольшом, часто пересыхающем водотоке путем создания копань на его пути. Они широко распространены на окраинах деревень, у ферм, типичны для дачных массивов, часто используются в городских ландшафтах. Близки к ним деревенские копань, которые присутствуют почти в каждом населенном пункте, изобилуют на дачных участках. Отличаются они тем, что имеют питание либо чисто атмосферное, либо атмосферное в сочетании с грунтовым. Если не подвергаются интенсивному загрязнению, не используются для водопоя и купания скота, не являются городскими прудами с облицованными откосами, то такие водоемы очень быстро зарастают. Сначала они оккупируются элодеей, рдестами из рода *Potamogeton pusillus*, затягиваются покровом из рясковых, затем начинают интенсивно осваиваться рогозом широко-

лиственным и частухой подорожниковой, на которые наступают тростник и осока. Но до рогозового и тем более осокового состояния эти водоемы доживают очень редко. Чаще же всего их встречаешь совсем не зарастающими (свежими или после очередной недавней чистки), либо находящимися на элодеево-рдестово-рясковой стадии.

Таким образом, пруды весьма разнородны по многим показателям, но все это очень динамичные водные экосистемы, что определяет такой же динамичный характер их зарастания. Несмотря на значительные флористические и фитоценотические изменения растительного покрова прудов при колебании их уровня воды, на что обращали внимание многие исследователи (Распопов, 1960 а,б; Катанская, 1970; Козина, 1974; Runge, 1988; Соловьева, Матвеев, 1990; Hejny, 1990; Гребенюк и др., 1992; Tazic et al., 1993; Соловьева, 1995), в его развитии прослеживается и может быть выделен ряд стадий, которые в целом сходны со стадиями зарастания других типов водоемов и в особенности - водохранилищ.

Так, В. М. Широков и И. И. Кривель (1987) по стадии развития растительности выделяли три группы прудов Белоруссии: 1) молодые, с преимущественным развитием воздушно-водной растительности в прибрежной зоне; 2) зрелые, имеющие смешанное зарастание с преобладанием в растительном покрове различных эколого-морфологических групп растений; 3) старые, с преимущественным развитием погруженной растительности. Такая динамика зарастания прудам в границах Среднего Поволжья пожалуй не свойственна. На этой территории, прежде всего в пределах лесного Заволжья и лесостепного Приволжья, можно встретить пруды, которые прошли или еще возможно пройдут следующие стадии развития растительного покрова: 1) отмирание затопленной растительности, массовое появление видов, характерных для временных водотоков; 2) формирование поясов прибрежно-водной растительности и появление поясов водной растительности; 3) развитие устойчивых воздушно-водных и водных растительных сообществ; 4) зарастание водоема жесткой воздушно-водной растительностью (Дроздов, 1990). Сходную схему развития растительности на прудах лесостепного и степного Заволжья дает В. В. Соловьева (1995): 1) появление группировок воздушно-водной и водной растительности; 2) зарастание прибрежной полосы воздушно-водными и водными растительными сообществами; 3) формирование смешанных фитоценозов воздушно-водных и водных растений в различных районах акватории; 4) зарастание водоема воздушно-водными растительными сообществами; либо 5) преимущественное развитие погруженной растительности с последующим переходом к 4-й стадии. Первый, более короткий путь, как отмечает В. В. Соловьева, характерен так называемым полевым прудам, которые быстро заливаются и погруженная растительность в них не получает преимуществен-

ного развития. Прудам же облесенных пойм или оврагов, для которых характерны более медленные темпы заиливания, больше свойственен 2-й путь. Предложенную схему смен растительных сообществ В. В. Соловьева относит к эндоэкогенетическим природным сукцессиям, что явно не соответствует действительности, поскольку речь у нее идет о типичных прудах, являющихся ловушками для смываемых в него и привносимых водотоками продуктов эрозии, под постоянным воздействием которых и развивается экосистема пруда. Конечно, при стабильном водном уровне в крупных старых прудах со сложной конфигурацией со временем появятся зоны, где динамику растительности будут определять автогенетические процессы, но и там экзогенные явления будут иметь место. И вообще автогенез в чистом виде даже с стабильным экотопом, как справедливо считает В. С. Ипатов (1990), вряд ли возможен.

Завершая анализ закономерностей зарастания водотоков и водоемов региона еще раз отмечу особенности протекания этих процессов в условиях разных типов водных объектов.

Зарастание активных русел рек редко достигает стадии зрелости и никогда - старости, так как оно идет с постоянным обновлением и непрерывным зарождением новых первичных сукцессий, преобладанием сингенетических процессов над эндоэкогенетическими. Для рек характерна контрастная разновозрастность растительного покрова разных участков русла, неполноценность и не выдержанность сукцессионных рядов сообществ, в которых крайнюю позицию очень часто занимают не сообщества погруженных гидрофитов, а ценозы кубышки желтой.

Озерная растительность Среднего Поволжья наиболее разнообразна по сравнению с растительностью других водных объектов. Но хорошо выраженное зонное и сплавинное зарастание водораздельных озер, идущее по классическому типу с преобладанием эндодинамических смен фитоценозов и заполнением котловин посредством торфонакопления, имеет место лишь на облесенных территориях, тогда как растительный покров озер слабо облесенных лесостепных районов сильно обеднен и угнетен, его сукцессии имеют регрессивный характер и протекают под влиянием антропогенного эвтрофирования и интенсивного заиливания продуктами плоскостной эрозии почв.

Старичная растительность, ее структура и динамика очень сильно зависят от возраста старицы, ее размеров, места положения на пойме и интенсивности воздействия паводковых вод. Растительность молодых стариц во многом напоминает речную, у зрелых - сочетает в себе признаки речной и озерной. До озерной фазы зарастания, на которой ведущую роль играет эндоэкогенез, доживают немногие наиболее крупные старицы, со временем оказывающиеся на надпойменной террасе. Малые же старицы являются эфемерными водоемами, вся короткая жизнь которых проходит под воздействием экзодинамических процессов.

Водохранилища по характеру процессов зарастания имеют наибольшее сходство с пойменными водоемами. При этом разные участки крупного водохранилища соответствуют разным водным объектам поймы: от русла и протока до стариц, испытывающих влияние паводковых вод от сильного до очень слабого. Наиболее ярко разница в характере зарастания разных участков и типов мелководий проявляется в условиях резко переменного уровня наполнения Куйбышевского водохранилища.

Процессы зарастания прудов проявляют черты сходства с зарастанием рек, стариц и водохранилищ. Общим для большинства из них является молодость растительного покрова, динамика которого имеет преимущественно экзогенный характер.

## Заключение

Таким образом, растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья, этого сложного в физико-географическом отношении, пограничного региона, на территории которого смыкаются ареалы западных (европейских) и восточных (азиатских), северных и южных видов, выделяется наиболее высоким флористическим и синтаксономическим разнообразием в бассейне Волги и в целом уровень этого разнообразия выше средних показателей для территории России и сопредельных стран.

Видовое и фитоценотическое разнообразие растительного покрова водных объектов закономерно понижается с северо-запада на юго-восток изучаемого региона, что совпадает с таким же падением величины гидротермического коэффициента, степени облесенности, озерности и густоты речной сети его территории.

Значительное место в формировании флоры вод региона принадлежит гибридным таксонам, видам заносным и находящимся на границах своих ареалов, при одновременном повышенном уровне эндемичных растений. В целом для флоры водоемов и водотоков территории характерно преобладание видов семейств *Cyperaceae*, *Poaceae* и *Potamogetonaceae*; среди родов бесспорным лидером является род *Potamogeton*, представленный 48 видами и гибридами. Наиболее богатой флорой среди водных объектов выделяются крупные водохранилища.

Основными производителями макрофитной продукции в Среднем Поволжье являются высокотравные гелофиты (в порядке значимости - это рогоз узколистный, тростник южный, манник большой, камыш озерный и рогоз широколистный). Они слабо проявляют себя лишь в условиях стариц (13 %) и особенно обильны на водохранилищах и в реках (соответственно 64 и 47,5 % от всей сырой надземной биомассы макрофитов). Погруженные укореняющиеся гидрофиты наиболее обильны в старицах - 31 % и реках - 20 %, растения с плавающими на воде листьями, представленные главным образом кубышкой

желтой, - в старицах - 24 %, озерах - 23 % и реках - 17 %.

Характер зарастания каждого из типов водных объектов имеет существенные различия, которые обусловлены разницей в соотношении долей участия в динамике их растительного покрова экзогенных и эндогенных процессов. Зарастание активных русел рек идет с постоянным обновлением и непрерывным зарождением новых первичных сукцессий, преобладанием сингенетических процессов над эндоэкогенетическими. Озерная растительность

выделяется наиболее хорошо выраженными зонным и сплавинным зарастанием, идущим с преобладанием эндо-динамических смен фитоценозов и заполнением котловин посредством торфонакопления. Динамика старичной растительности сильно зависит от возраста старицы, ее размеров и интенсивности воздействия паводковых вод. Водохранилища по характеру процессов зарастания имеют наибольшее сходство с пойменными водоемами, пруды - с реками, старицами и водохранилищами одновременно.

## Список литературы

- Абрамов Н.В. Флористическое районирование Марийской АССР // Состояние и перспективы исслед. флоры сред. полосы европ. части СССР (Материалы совещ. Дек. 1983 г.). М., 1984. С. 50 - 52.
- Абрамов Н.В. Дополнения к флоре Марийской АССР // Бот. журн. 1989 а. Т. 74. № 9 С. 1357 - 1363.
- Абрамов Н.В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Учебное пособие. Йошкар-Ола, 1989 б. 147 с.
- Абрамов Н.В., Папченко В.Г. Новые и редкие виды растений для флоры Среднего Поволжья и Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 270 - 271.
- Абрамов Н.В., Папченко В.Г. О редких и новых видах флоры Марийской АССР // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 99 - 102.
- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987 325 с.
- Аверьянова Г.А. Рисунок речной сети как показатель водности на примере р. Самары // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1957. Вып. 1. С. 119-130.
- Аверьянова Г.А. Некоторые итоги изучения подземного питания малых рек Среднего Поволжья // Тр. Казан. филиала АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1959. Вып. 4. С. 70 - 76.
- Аверьянова Г.А. Гидрографическая сеть Среднего Поволжья (опыт географо-гидрографического анализа): Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Казань, 1962. 19 с.
- Аверьянова Г.А. К вопросу о происхождении гидрографической извилистости на примере рек Среднего Поволжья // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. гидрологии и водн. ресурсов. Вып. 4. Гидрология и водное хозяйство. Казань, 1963. С. 3 - 6.
- Аверьянова Г.А., Петров Г.Н. Плотность гидрографической сети Среднего Поволжья // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Вып. 2. Вопросы гидрологии. Казань, 1961.
- Агамачев С. Биологические особенности высших водных растений водоемов Каракумского канала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашхабад, 1967. 20 с.
- Александрова В.Д. Об очередных задачах в области классификации растительности // Основные проблемы современ. геоботаники. Л.: Наука, 1968. С. 28 - 41.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Александрова В.Д. К истории понятия ассоциации в геоботанике // Методы выделения растит. ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 5-13.
- Алехин В.В. Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций // Бюл. МОИП. 1923 - 1924. Т. 32. Вып. 1-2. С. 99 - 112.
- Арискина Н.П. Озерные сплавины в окрестностях Казани // Уч. зап. Казан. ун-та. 1956. Т. 116. Кн. 14. С. 65 - 82.
- Аристовская Г.В. К биологии пойменных водоемов Татарской республики // Тр. общ. естествоиспыт. при Казан. ун-те. 1938. Т. 55. Вып. 3 - 4. С. 3 - 54.
- Артеменко В.И. К биологии *Potamogeton perfoliatus* L. // Флора и растительность бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 137-139.
- Асеев А.А. Древние материковые оледенения Европы. М.: Наука, 1974. 319 с.
- Астратова А.Н., Петрова Р.Б. Характеристика зарастаемости рек Среднего Поволжья // Материалы науч.-техн. конф. молодых уч. и спец. Татарии. Казань, 1971. С. 377-379.
- Ахромов Ф., Муртазаев У.И. Особенности зарастания некоторых водохранилищ Таджикистана в условиях резкого колебания уровня воды // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1985. № 1. С. 75 - 80.
- Аюпов А.С., Папченко В.Г., Ахметзянова Н.Ш., Галимова Д.Н. Питание водоплавающих птиц // Горшков Ю.А., Аюпов А.С. Ресурсы водоплавающих птиц Татарии. Казань, 1989. С. 47 - 76.
- Бабанов Ю.В. Асимметрия рельефа: причины и следствия. Казань, 1979. 96 с.
- Баяловиче Ю.Ю. Синтаксономическая структура растительности Литвы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1990. 39 с.
- Баяловиче Ю. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс: Мокслас, 1991. 220 с.
- Бамбуров И.С., Викулов А.И., Выхристюк М.М., Селезнев В.А. Изменчивость основных гидрологических факторов перформирования берегов // Динамика ландшафтов в зоне влияния Куйбышевского водохранилища. СПб: 1991. С. 6 - 77.
- Баранов В.И. Кулигаш // Тр. Казан. филиала АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук. Казань, 1948. Вып. 1. 73 с.
- Баранов В.И. Болота и торфяники Татарии // Очерки по географии Татарии. Казань: Таткнигоиздат, 1957. С. 255 - 259.
- Баранов В.И., Ослопривалов Н.Я. Геоботанические исследования карстовых воронок и торфяников в районе Зеленодольска // Уч. зап. Казан. гос. зоотех.-вет. ин-та. 1938. Т. 3. Вып. 1. С. 3 - 27.
- Барановская З.М. О генетических типах речных стариц // Землеведение. 1937. Т. 39. Вып. 2. С. 116 - 121.
- Баркман Я. Концепция ассоциации в фитоценологической школе Браун-Бланке // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9 С. 1209-1220.
- Баркман Я.Я., Моравец Н., Рауперт С. Кодекс фитоценологической номенклатуры. 2-е изд. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 112 - 130.
- Барсегян А.М. Водно-болотная флора Армении и ее анализ // Сб. науч. тр. Армян. отд. Всес. бот. об-ва. 1981. № 8. С. 53 - 120.
- Беклемишев В.Н. Биоценозы реки и речной долины в со-

- стае живого покрова земли // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. 1956. Т. 7. С. 77 - 98.
- Белавская А.П. Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после затопления // Бюл. Ин-та биол. водохр. 1958. № 2. С. 7 - 10.
- Белавская А.П. К методике изучения водной растительности // Первая Всес. конф. по выпш. водн. и прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 42 - 44.
- Белавская А.П. К методике изучения водной растительности // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 42 - 44.
- Белавская А.П. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1313 - 1320.
- Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР). СПб, 1994. 64 с.
- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растит. волжских водохр. / Тр. ИБВВ. М., Л., 1966. Вып. 11 (14). С. 162 - 189.
- Белавская А.П., Серафимович Н.Б. Продукция макрофитов некоторых озер Псковской области // Растит. ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 3. С. 355 - 369.
- Белавская А.П., Серафимович Н.Б. Растительная продукция некоторых малых озер Псковской области // Растит. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 1. С. 119 - 127.
- Белокопц Г.С. Основные черты формирования и продукции высшей водной растительности каналов юга Украины // Гидробиология каналов СССР и биол. помехи в их эксплуатации. Киев: Наук. думка, 1976. С. 260 - 278.
- Биоцино А.А. К изучению первичной продукции высших водных растений // Первая Всес. конф. по выпш. водн. и прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 48 - 50.
- Благовещенский И.В. Особенности микроценоотической структуры растительных сообществ сфагновых болот Ульяновской области // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 94 - 101.
- Благовещенский И.В., Благовещенская Н.Я. К характеристике болот Ульяновского Предволжья // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 12. С. 1778 - 1788.
- Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с.
- Бобров А. А. О гибридах во флоре рек Верхнего Поволжья // Тезисы VI Молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге. СПб, 1997 а. С. 3 - 4.
- Бобров А.А. О гибридных рдестах притоков Рыбинского водохранилища // Современ. пробл. естествознания. Биология. Химия: Сб. тез. обл. науч. конф. студ., асп. и молод. ученых. Ярославль, 1997 б. С. 121 - 122.
- Бобров А.А. Флора водотоков Верхнего Поволжья // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 1. С. 93 - 104.
- Бобров А.А. Флора и растительность водотоков Верхнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1999 б. 20 с.
- Бобров А. Е. Сем. *Equisetaceae* L. С. Ricard ex DC. - Хвощевые // Флора европ. части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 62 - 67.
- Богачев В.В., Филин В.Р. Хвощ приречный // Биол. флора Москов. обл. М.: Аргус, 1990. Вып. 8. С. 42 - 63.
- Богачев В.К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции "Борок". 1950. Вып. 1. С. 302 - 316.
- Богданов Г.А., Абрамов Н.В. Водяной орех (*Trapa natans* L. s. l.) в Марьинских озерах // Состояние растит. рес. Восточ. Европы: Тез. Междунар. совещ. Ульяновск, 1992. С. 84 - 85.
- Богдановская-Гиснеф И.Д. Водная растительность СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 12. С. 1728 - 1733.
- Большаков Н.М. Семейство *Salicaceae* - Ивовые // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1992. Т. 5. С. 8 - 59.
- Боровкова Т.Н., Никулина Г.И., Широков В.М. Куйбышевское водохранилище. Куйбышев, 1962. 91 с.
- Борущий Е.В. Материалы по динамике биомассы макрофитов озер // Тр. Всес. гидробиол. об-ва 1950. Т. 2. С. 43 - 68.
- Бурлаков В.П. Озера лесостепной и степной зоны (в пределах Ульяновской области) // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. С. 193 - 219.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 322 с.
- Буторин Н.В., Выхристюк М.М. Гидрологический режим // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 13-46.
- Буторин Н.В., Успенский С.М. Значение мелководий в биологической продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 23 - 41.
- Былинкина А.А., Трифонова Н.А., Кудрявцева Н.А., Калинина Л.А. Некоторые данные по гидрохимии Камских водохранилищ // Гидрол. характеристики водохр. Волжского бассейна / Тр. ИБВВ АН СССР. Л.: Наука, 1982. Вып. 46 (49). С. 122 - 142.
- Варминг Е. Ойкологическая география растений. М. 1901. 542 с.
- Варфоломеева Т.А. Основные растительные формации Ижевского водохранилища и их продуктивность // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 6. С. 896 - 900.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Василевич В.И. К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов // Методы выделения растит. ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 111-124.
- Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28 - 39.
- Васильева, Абрамов Н.В. Материалы к флоре Марийской АССР // Флора Мар. АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола, 1981. С. 22 - 44.
- Вестлейк В.Ф. Методы определения годичной продуктивности болотных растений с мощными корневищами // Методы изуч. продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. Л.: Наука, 1968. С. 15 - 23.
- Вехов В.Н. Продуктивность сообществ zostеры в Белом море // Первая Всес. конф. по выпш. водн. и прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 50 - 52.
- Вехов В.Н. Фитоценозы zostеры морской в Белом море // Биол. проблемы севера. 9-й Симпоз.: Тез. докл. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 17.
- Вехов В.Н. Зостера морская (*Zostera marina* L.) Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1992. 144 с.
- Виноградов А., Устинова А. Мазурковские озера // "Зеленая книга" Приволжья: Охраняемые природные территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. С. 150 - 151.
- Водообеспеченность орошаемого земледелия по колхозам и совхозам Чувашской АССР. Казань, 1973. 98 с. (Рукопись. Архив Казан. отдела гидрологии и водн. рес. СевНИИГиМа. Ед. хр. 713).
- Волкова Е.А. Система зонального распределения растительности на Европейском континенте // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 18 - 34.
- Воробьев Г.А. Ландшафтные типы зарастания озер Вологодского поозерья // Природ. условия и ресурсы Севера Европ. ч. СССР. Вологда, 1977. С. 48 - 60.

- Воробьев П.И. Озера Козьмодемьяновского кантона Марийской Автономной области // Материалы по лимнологии Волжско-Камского Края / Тр. общ. естествоиспыт. при Казан. гос. ун-те. Казань, 1926. Т. 51. Вып. 3. 72 с.
- Вороникова П.И. Растительный мир континентальных водоемов М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 411 с.
- Воронков П.И. Гидрохимия местного стока европейской территории СССР. Л., 1970. 188 с.
- Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 383 с.
- Вульф Е.В. Историческая география растений. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 322 с.
- Выхристюк Л.А. Формирование современных донных отложений // Динамика ландшафтов в зоне влияния Куйбышевского водохранилища. СПб: Наука, 1991. С. 134 - 165.
- Выхристюк М.М., Выхристюк Л.А. Многолетняя изменчивость элементов водного баланса и биотенных веществ Куйбышевского водохранилища // Экол. проблемы бассейнов крупных рек: Тез. Междунар. конф., Тольятти, Россия, 6 - 10 сент. 1994 г. Тольятти, 1993. С. 62.
- Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука, 1966. 327 с.
- Гайжускене И. Видовой состав, распределение и биомасса растительности водохранилищ осушительно-увлажнительных систем Среднелитовой низменности // Тр. III гидробиол. конф. Литовского гидробиол. об-ва. Вильнюс, 1982. С. 89 - 94.
- Галинис В.К. Рдесты - *Potamogeton* (Goult.) L. Литовской ССР. Флора, экология, распространение и теоретическое и практическое значение их изучения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1964. 16 с.
- Галинис В.К. Новые формы рдестов (*Potamogeton* L.) во флоре Литовской ССР // Науч. тр. Высш. учеб. заведений Литовской ССР. Биология. 1969. Т. 9. С. 43 - 60.
- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука, 1989. 64 с.
- Гигевич Г.С., Прякина Н.П., Карташевич З.К. Изменение гидрохимического режима и высшей водной растительности в озерах Белоруссии под влиянием хозяйственной деятельности // История озер в СССР. Таллин, 1983. Т. 1. С. 64-65.
- Гладышев А.И. Фитомасса водной и прибрежно-водной растительности в пойменных водоемах среднего течения р. Амур // Первая Всес. конф. по высш. вод. и прибрежно-вод. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 53-55.
- Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений. Том 3. Водоросли. Лишайники. М.: Просвещение, 1977. С. 388 - 350.
- Голлербах М.М., Красавина Л.К. Определитель пресноводных водорослей. Вып. 14. Харовые водоросли. Л.: Наука, 1983. 190 с.
- Голуб В.Б. Классификация сообществ высших водных макрофитов в направлении Браун-Бланке // Водная растит. внутр. водоемов и качество их вод: Матер. III конф. (Петрозаводск, сент. 1992). Петрозаводск, 1993. С. 34 - 35.
- Голуб В.Б., Лосев Г.А. Водная и водно-болотная растительность Волго-Ахтубинской поймы и дельты Волги в системе классификации Браун-Бланке // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 720 - 727.
- Голуб В.Б., Чорбадзе Н.Б. Сигма-синтаксоны урочищ западных подтепных ильменей дельты Волги // Биол. науки. 1991. № 1. С. 124-133.
- Голубева И.Д. Материалы к изучению и хозяйственному использованию водной растительности замкнутых водоемов Татарии // Итоговая науч. конф. КГУ. Казань, 1964. С. 15 - 16.
- Голубева И.Д. К вопросу о формировании береговых биоценозов Куйбышевского водохранилища // Итог. конф. Казан. гос. ун-та за 1964 год. Секция биол.-почв. наук. Краткое содерж. докл. Казань, 1965. С. 19 - 21.
- Голубева И.Д. Водная растительность Сараловского побережья Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. 1968. Вып. 1. С. 137 - 149.
- Голубева И.Д. О роли водной растительности в формировании прибрежных биоценозов водохранилища // Вопросы формирования прибреж. биоценозов водохр. М.: Наука, 1969. С. 9 - 25.
- Голубева И.Д. Сезонные изменения основных доминантов растительного покрова мелководий водохранилища // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. 1972. Вып. 2. С. 70 - 85.
- Голубева И.Д. Формирование растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1973. 20 с.
- Голубева И.Д. Растительность мелководий Куйбышевского водохранилища // Рыбохоз. значение мелководий Волжских водохр. Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 89. С. 85 - 98.
- Голубева И.Д. Флора и растительность озер // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976а. С. 101 - 123.
- Голубева И.Д. Некоторые закономерности формирования растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1976 б. N 32. С. 15 - 17.
- Голубева И.Д. Фитомасса макрофитов Куйбышевского водохранилища // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань, 1976в. Вып. 4. С. 165 - 175.
- Голубева И.Д. Заращение мелководий Куйбышевского водохранилища в районе Сараловского участка Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. Казань, 1977. Вып. 3. С. 122 - 131.
- Голубева И.Д. Итоги изучения высшей водной растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Этапы и темпы становления прибреж. биоценозов. М., 1978. С. 17 - 29.
- Голубева И.Д. О культивировании влаголюбивых растений на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Продуктив. островных и прибрежно-мелковод. экосистем Куйбыш. водохр. Казань, 1984. С. 41 - 59.
- Голубева И.Д., Папченков В.Г., Шпак Т.Л. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Казань, 1990. Часть 1. - 81 с. Часть 2. - 128 с.
- Голубева И.Д., Шпак Т.Л. Флора и растительность озер Татарской АССР // Первая Всес. конф. по высш. вод. и прибрежно-вод. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 8 - 10.
- Голубева И.Д., Шпак Т.Л. Флора и растительность островных экосистем Куйбышевского водохранилища // Структура островных экосистем Куйбыш. водохр. М.: Наука, 1980. С. 55 - 80.
- Голубева И.Д., Шпак Т.Л. Степень зарастания и продукция высшей водной растительности мелководной зоны Куйбышевского водохранилища / Ин-т биол. Казан. филиала АН СССР. Казань, 1984 а. 16 с. Деп. в ВИТИБ сент. 1984 г., N 6100-84.
- Голубева И.Д., Шпак Т.Л. Продуктивность высшей водной растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Продуктив. островных и прибрежно-мелковод. экосистем Куйбыш. водохр. Казань, 1984 б. С. 5 - 21.
- Голубева И.Д., Шпак Т.Л. Высшая водная растительность зоны затопления Нижнекамской ГЭС // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1986. N 69. С. 18 - 21.
- Голубева И.Д., Шпак Т.Л., Аюпов А.С. Начальные этапы формирования ценоотических комплексов на обводненных мелководьях

- дях Куйбышевского водохранилища // Этапы и темпы становления прибреж. биогеоценозов. М., 1978. С. 37 - 45.
- Голубева М.М. Некоторые данные о строении и производительности озерной растительности // Сов. ботаника. 1936. № 9. С. 65 - 73.
- Горбик В.П. Динамика фитомассы рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.) в течение вегетационного периода // VII съезд Укр. бот. об-ва. Ялта, апр. 1982 г.: Тез. докл. Киев, 1982. С. 191-192.
- Горбик В.П. Фенология та продуктивність *Typha angustifolia* L. дніпровських водосховищ // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 39 - 42.
- Горбик В.П., Гусак Щ. Флора верхней части Киевского водохранилища // Укр. бот. журн. 1983. Т. 40. № 5. С. 25 - 27.
- Гордягин А.Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири // Тр. об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1900 - 1901. Т. 34. Вып. 3. 332 с.
- Горшков Ю.А., Аюнов А.С. Ресурсы водоплавающих птиц Татарии. Казань, 1989. 119 с.
- Горшков Ю.А., Пудовкин А.В., Папченко В.Г. Экология ондатры в дельтах рек с зарегулированным стоком (На примере Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ). Казань, 1992. 149 с.
- Грабонская А.Е. Род Щавель - *Rumex* L. // Флора Восточной Европы. СПб: Мир и семья, 1996. Т. 9. С. 101 - 118.
- Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.
- Гребенюк Е.С., Панкова Е.Л., Черная Г.А. Водные и наземные формы гидрофитов в искусственных водоемах бассейна Южного Буга // Водная растит. внутрен. водоемов и качество их вод: Матер. III конф. (Петрозаводск, сент. 1992 г.). Петрозаводск, 1992. С. 32 - 33.
- Грибова С.А. Карта растительности в масштабе 1:600000. Карта-врезка на физической карте Марийской АССР в масштабе 1:400000. М.: ГУУК, 1984.
- Григорьев И.Н., Соломеч А.И. Синтаксономия водной растительности Башкирии. II. Класс Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941 // Ред. журн. "Биол. науки". М., 1987. 60 с. - Деп в ВИНИТИ 19. 11. 87, N 3138-B87.
- Гроудова З. *Butomus umbellatus* L. - Сусак зонтичный // Д.В. Дубына, С. Гейны, С.М. Стойко и др. Макрофиты - индикаторы природной среды. Киев: Наук. думка, 1993. С. 110 - 113.
- Губаева С.Н. Зарастание озер Татарской и Чувашской АССР в Ульяновской области // Материалы н.-тех. конф. молодых ученых и специалистов Татарии. Казань, 1971. С. 379 - 380.
- Гусева Н.Н., Выхристюк Л.А. Гидрохимический режим // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 47 - 74.
- Данилов Д.Н. Основные кормовые растения промысловых зверей и птиц // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 8. С. 1205 - 1213.
- Данилов М.Д. Общий очерк растительности республики // Природа Марийской АССР. Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1957. С. 91 - 94.
- Дедков А.П. Некоторые вопросы происхождения и развития рельефа Ульяновского Приволжья // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. 1959. Т. 119. Кн. 4. С. 113 - 182.
- Дедков А.П. К характеристике молодых тектонических движений Приволжской возвышенности по данным геоморфологии // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. 1960. Т. 120. Кн. 2. С. 60 - 66.
- Дедков А.П. Долина Средней Волги // Средняя Волга: Геоморфологический путеводитель. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. С. 10 - 23.
- Дзюбан Н.А. О районировании Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1960. N 8-9. С. 53 - 56.
- Димитриев А.В., Телюва Л.П., Нерогова Р.Т., Папченко В.Г. О некоторых редких и новых растениях Чувашии и прилегающих территорий // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1190 - 1192.
- Доброхотова К.В. Харовые водоросли в ценозах гидрофитов // Тр. гидробиол. об-ва. 1953. Т. 5. С. 258 - 263.
- Доброхотова К.В., Ралдугин И.М., Доброхотова О.В. Водные растения. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 192 с.
- Довбня И.Д. Годовая продукция гидрофильной растительности некоторых волжских водохранилищ // Первая Всес. конф. по высш. вод. и прибрежно-вод. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 56 - 57.
- Довбня И.Д. О сезонном изменении фитомассы сообществ макрофитов // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1978. № 37. С. 29 - 31.
- Довбня И.В. Фитомасса гидрофильной растительности волжских водохранилищ // Тр. ИБВВ АН СССР. 1979 а. Вып. 42 (45). С. 140 - 154.
- Довбня И.В. Зависимость фитомассы сообществ *Scirpus lacustris* и *Equisetum fluviale* от их структуры и состава // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1979 б. № 44. С. 23 - 28.
- Довбня И.В. Современное состояние и динамика растительности озера Неро // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. СПб: Наука, 1994. № 96. С. 9 - 13.
- Доманицкий А.П., Дубровина Р.Г., Исаева А.И. Реки и озера Советского Союза (справочные данные). Л.: Гидрометеоиздат, 1971. 104 с.
- Дроздов К.А. Пруды // Междуречные ландшафты Среднерусской лесостепи. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1990. С. 62 - 71.
- Дубенский М.М. СССР по районам. Среднее Поволжье. Изд. 2-е. М., Л.: Госиздат, 1928.
- Дубинина Л., Шитова К. Акватория водохранилища Сызранской ГЭС // "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые природные территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. С. 132 - 133.
- Дубына Д.В. Кувшинниковые Украины. Киев: Наук. думка, 1982. 230 с.
- Дулепова Б.И. К вопросу о классификации гидрофильной растительности // Изв. Иркут. с.-х. ин-та. 1958. Вып. 9. С. 139-146.
- Дулепова Б.И. Водная растительность южного и юго-западного Прибайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: Иркут. гос. ун-т, 1962. 18 с.
- Егорова Т.В. Сем. *Superaceae* Juss. - Осоковые // Флора европ. части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 83 - 219.
- Ерофеев В. Озеро Иордана и Каменное // "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые природные территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995 а. С. 142 - 143.
- Ерофеев В. Затон Змеиный // "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые природные территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995б. С. 147 - 149.
- Ершов И.Ю. Дифференциация аквальных фитоценозов Валдайской возвышенности и научные вопросы их охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1997. 21 с.
- Жадин В.И. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод // Жизнь пресных вод. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. С. 7 - 112.
- Живогляд А.Ф., Кривоносов Г.А. О видовом составе и продуктивности харовых водорослей низовьев дельты Волги и Северного Каспия // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 672 - 674.
- Жуков К.П., Масленников А.В., Раков Н.С. Водные и прибрежные растения пойменных сообществ экопарка "Черное озеро" // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям (тез. докл.). Борок, 1995. С. 37 - 38.

- Законцов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Орг. в-во донных отложений волжских водохр. / Тр. ИБВВ РАН. Вып. 66 (69). СПб: Гидрометеопиздат, 1993. С. 3 - 16.
- Зарипов Р.З. Основы эколого-географического районирования и типологии охотничьих угодий Татарской АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1965. 23 с.
- "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. 352 с.
- Золотарева Л.Н. Водная растительность озера Кенон и ее динамика (Восточное Забайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 1998. 19 с.
- Зотов А.М. Флора и растительность прудов Михайло-Овсянского рыбопитомника // Морфология и динамика растит. покрова, вып. 6 / Науч. тр. гос. пед. ин-та. 1977. Т. 207. С. 77 - 83.
- Зуева Н.И. Распространение *Elodea canadensis* Michx. в районе Больших котлов озера Байкал // 5 Конф. молод. ученых вузов Иркут. обл. Тез. докл. Иркутск, 1987. Ч. 2. С. 34.
- Иванова И.Ю., Широкая З.О., Паньков И.В. Высшая водная растительность Киевского и Каховского водохранилищ после аварии на ЧАЭС // Гидробиол. журн. 1997. Т. 33. № 1. С. 97-112.
- Иванова Р.Г. Дополнение к флоре Сараловского участка Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. Казань, 1977. Вып. 3. С. 51 - 60.
- Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. Бриологический журнал. М., 1992. Т. 1 (1 - 2). С. 1 - 85.
- Игнатов В.С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380 - 1388.
- Исаченко Т.И., Лукичева А.Н. Березовые и осиново-березовые леса // Растит. покров СССР. Пояснит. текст к "Геобот. карте СССР". М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. С. 319 - 345.
- Кадастр озер Татарской АССР. Том 1. Водораздельные озера. Казань, 1969. 251 с. - Архив Казанского отдела гидрологии и водных ресурсов СевНИИГиМ. Ед. хр. № 437.
- Кадастр озер Ульяновской области. Казань, 1968. 336 с. - Архив Казанского отдела гидрологии и водных ресурсов СевНИИГиМ. Ед. хр. № 403.
- Кадастр озер Чувашии АССР. Казань, 1968. 135 с. - Архив Казанского отдела гидрологии и водных ресурсов СевНИИГиМ. Ед. хр. № 404.
- Каден Н.П. Плоды и семена среднерусских кувшинок и барбарисовых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 5. С. 81-90.
- Катанская В.М. Биомасса высшей водной растительности в озерах Карельского перешейка // Тр. Лаб. озераведения АН СССР. 1954. Т. 3. С. 102 - 117.
- Катанская В.М. Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод СССР. М., Л., 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 160 - 182.
- Катанская В.М. Материалы для изучения продуктивности зарослей водных растений дельты Аму-Дарьи // Тр. Лаб. озераведения АН СССР. 1960 а. Т. 10. С. 193 - 249.
- Катанская В.М. Продуктивность растительного покрова некоторых озер Карельского перешейка // Тр. Лаб. озераведения АН СССР. 1960 б. Т. 11. С. 151 - 177.
- Катанская В.М. Водная растительность дельты реки Аму-Дарьи и материалы по продуктивности ее зарослей: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963. 21 с.
- Катанская В.М. Наблюдения над водной растительностью озера Красного Ленинградской области за ряд лет // Матер. по динамике растит. покрова (Докл. на междунар. конф. в сентябре 1968 г.). Владимир, 1968. С. 207 - 208.
- Катанская В.М. Зарастание пруда Поливного в различные по водности годы // Озера семиаридной зоны СССР. Л.: Наука, 1970. С. 232 - 252.
- Катанская В.М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л.: Наука, 1979. 279 с.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кац Н.Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: Географиз, 1948. 320 с.
- Кац Н.Я. Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 296 с.
- Клишкова Г.Ю. Флора водоемов Нижнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 17 с.
- Клишкова Г.Ю. Заметки о систематике вероник секции *Bescabunga* (Hill) Griseb. (*Veronica*, *Scrophulariaceae*) Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 4. С. 112 - 119.
- Клоков В.М. Характер зарастания высшей водной растительностью малых рек бассейна Припяти и правобережных притоков Киевского водохранилища // Проблемы малых річок України. Киев, 1974. С. 77 - 80.
- Клюкина Е.А. Высшая водная растительность // Сямозеро и перспективы его рыбоводства. Петрозаводск, 1977. С. 43 - 54.
- Коган Ш.И., Кемжаев М.А. Влияние гидрологических факторов на зарастание Хаусканского водохранилища // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18. № 5. С. 40 - 45.
- Козіна С.Я. Про рослинність водоймищ на малих річках Донбасу // Пробл. малих річок України. Київ: Наук. думка, 1974. С. 80 - 81.
- Колобаев А.Н. Волга - прошлое и настоящее // Зеленый крест. 1994. № 2. С. 41 - 45.
- Колобов Н.В. Климат Среднего Поволжья. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1968. 252 с.
- Комаров В.А. Предисловие // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 1 - 12.
- Комаров В.Л. Сем. Кувшинковые - *Nymphaeaceae* DC. // Флора СССР. Л.-М.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 2 - 14.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 245 с.
- Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.А. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. Бриологический журнал. М., 1992. Т. 1 (1 - 2). С. 87 - 127.
- Корбутяк М.В. Вопросы ледового режима рек Среднего Поволжья. Опыт гидролого-геоморфологического анализа аномальных условий ледообразования. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Пермь, 1968. 20 с.
- Корелякова И.П. Высшая водная растительность Верхнего Днепра и водоемов его поймы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1964. 17 с.
- Корелякова И.П. Продукция водной растительности некоторых водохранилищ равнинных рек европейской части СССР // Охрана рыбн. запасов и увеличение продуктивн. водоемов юж. зоны СССР. Кишинев, 1970. С. 167 - 169.
- Корелякова И.П. Продукция высшей водной растительности Киевского водохранилища // Киевское водохр. Киев, 1972. С. 155 - 162.
- Корелякова И.П. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 200 с.
- Корелякова И.В., Горбик В.П. Анализ флоры высших вод-

- ных растений // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1989. С. 5-7.
- Корелякова И.В., Курченко Т.С. Математическая модель динамики биомассы некоторых макрофитов (на примере популяции *Typha angustifolia*) // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15. № 2. С. 35 - 41.
- Коржинский С.И. Флора Востока Европейской России в систематическом и географическом отношении // Изв. Томск. ун-та. 1892. Т. 1. 227 с.
- Коротков К.Ю. Рекомендации по формированию названий синтаксонов. М., 1989. 32 с.
- Корсаков Г.К., Смирнский А.А. Зарастающие водоемы и их использование для ондатроводства. М.: Изд-во технич. литературы по вопросам заготовок, 1956. 136 с.
- Кочев Х., Йорданов Д. Макрофитная растительность придунайских водоемов Болгарии, ее изменения под влиянием человека и охрана // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 8. С. 1294 - 1297.
- Котов М.И. Сем. *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss. nom. altern.) - Крестоцветные // Флора европ. части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 30-148.
- Кравченко А.А., Разгулов Ю.Н., Тухсанова Н.Г., Шахматова Р.А. К изучению гидрохимии и зообентоса некоторых малых притоков Чебоксарского водохранилища // Наземные и водные экосистемы. 1 орый, 1982. № 5, С. 68-73.
- Краснова А.Н. К систематике рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.) на территории СССР // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 43 - 59.
- Красноская С.А. Сезонная динамика продуктивности высшей водной растительности водоемов Хоперского заповедника // Тр. Хопер. гос. заповед. 1956. Вып. 2. С. 5 - 56.
- Красносский Л.И. Гибель тростниковых зарослей на озерах в Барабинской лесостепи и участие ондатры в их истреблении // Материалы по динамике растит. покрова (Докл. на межвуз. конф. в сентябре 1968 г.). Владимир, 1968. С. 208 - 210.
- Крашенинников И.М. Цикл развития растительности долин степных зон Евразии // Изв. географ. ин-та. 1922. № 3. С. 44 - 61.
- Крейер В.А. Флора Марийского заповедника // Флора Мар. АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола, 1981. С. 45 - 111.
- Кречетович В.И. Род Осока - *Carex* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 3. С. 111 - 464.
- Кречетович В.И. Род Шелковник, водяной лютик - *Valerianella* S.F. Gray // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 335 - 350.
- Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю. Стрелолист стрелолистный // Биол. флора Москов. обл. М.: Аргус, 1996. Вып. 12. С. 4 - 21.
- Ксенофонтова Т.Ю. Роль тростниковых зарослей в крутосклонном водоеме (на примере дельты реки Казари, ЭССР) // Растит. покров водно-болот. угодий Приморской Прибалтики. Таллин, 1986. С. 44 - 62.
- Куданова З.М. Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1965. 345 с.
- Кузнецов Н.И. Лист 14-й. Краткая пояснительная записка (Казанский край) // Геоботаническая карта европейской части СССР в международном масштабе - 1:1.050.000. Л.: Издание Гл. Бот. Сада СССР, 1928. 54 с.
- Кузьмичев А.И. Гигрофитная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 215 с.
- Кузьмичев А.И., Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В., Трусов Б.А., Краснова А.Н., Артемченко В.И., Лапиров А.Г., Ляшенко Г.Ф. Флора и растительность озер Ярославской области // Флора и продуктив. пелагич. и литорал. фитоценозов водосмов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 50 - 94.
- Куликова Н.М. Динамика роста, биомассы и продукция в популяциях рупии спиральной и рдеста гребчатого в районе Севастополя // 2-ая Всес. конф. по биол. шельфа: Тез. докл. Севастополь, 1978. Киев, 1978. Ч.1. С. 62 - 63.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
- Кутова Т.Н. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище // Рыбинское водохранилище. М.: Изд-во МОИП, 1953. Ч. 1. С. 51-82.
- Кутова Т.Н. О соотношении развития высших водных растений и фитопланктона в оз. Пестово // Изв. ГосНИИОРХ. 1968. Т. 67. С. 167 - 183.
- Кутова Т.Н. География водных растений в пределах СССР // Первая Всес. конф. по высш. водн. прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 18 - 19.
- Лавренко Е.М. Растительные сообщества и их классификация // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 572 - 580.
- Ламперт К. Жизнь пресных вод. СПб, 1900. 917 с.
- Лапиров А.Г. Онтогенез рдеста гребчатого (*Potamogeton pectinatus* L.) в различных экологических условиях // Регион. проблемы экологии: Тез. докл. Казань, 1985. Ч. 2. С. 75 - 76.
- Лапиров А.Г. Биология рдеста гребчатого (*Potamogeton pectinatus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 17 с.
- Лапиров А.Г. Рдест гребчатый // Биологическая флора Московской области. М.: Издательство МГУ 1995. Вып. 11. С. 37 - 56.
- Лаптева Н.Н. Типы карста и разновидности воронок на территории Марийской АССР // Вопросы географии Среднего Поволжья. Казань, 1967.
- Лаптева Н.Н., Ступишин А.В. Озера лесной зоны (в пределах Марийской АССР) // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. С. 23 - 57.
- Левченко В.Ф., Меншуткин В.В. Имитационное моделирование уменьшения видового разнообразия при экологических катастрофах // Проблемы изуч. и сохранения биол. разнообразия. Фрунзе, 1990. С. 78.
- Лемеза Н.А., Астапович И.Т., Лемеза З.Ф. Видовой состав, обилие и продукция макрофитов левых притоков реки Припять // Вест. Белорус. ун-та. 1985. Сер. 2. № 2. С. 32 - 36.
- Лепилова Т.К. Высшая водная растительность озер Кончезерской группы. 1. Растительность Граб-озера // Тр. Бородинской биол. станции в Карелии. Петрозаводск, 1933. Т. 7. Вып. 1. С. 3 - 26.
- Лепилова Т.К. Инструкция для исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исследованиям вод / Под ред. К.М. Дерюгина. Л.: Изд-во Гос. гидрол. ин-та, 1934. Ч. 1. Раздел А. Вып. 5. 48 с.
- Липин А.И. Пресные воды и их жизнь. Изд. 3-е, переработ. М.: Учпедгиз, 1950. 347 с.
- Ливеровский Ю.А. Почвы СССР. М.: Мысль, 1974. 462 с.
- Лисицына Л.И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктив. пелагич. и литорал. фитоценозов водоемов басс. Волги / Тр. ИБВВ АН СССР. Л.: Наука, 1990. Вып. 59 (62). С. 3 - 49.
- Лисицына Л.И. Гидрофильная флора России // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл. представленных II (X) съезду Рус. бот. об-ва (26-29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб, 1998. Т. 2. С. 214 - 215.
- Лисицына Л.И., Жукова Г.А. О росте камыша озерного (*Scirpus lacustris* L.) на разных типах грунтах // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1971. № 9. С. 18 - 22.

- Лисицына Л.И., Папченко В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. 219 с.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Водный баланс, водообмен и режим урона Чебоксарского водохранилища в первые годы заполнения // Водные ресурсы. 1986. № 3. С. 69 - 76.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологическая характеристика Чебоксарского водохранилища в первые годы заполнения // Формирование экосистем Чебоксар. водохр. и его береговой зоны. Горькой, 1988. С. 10 - 14. - Деп. в ВИНИТИ. 31. 08. 88. N 6788-В88.
- Лопух Н.С. Схема зарастания малых речных водохранилищ Белоруссии // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 2. С. 18 - 24.
- Лосев Г.А., Голуб В.Б. Водная и прибрежно-водная растительность северной части Волго-Ахтубинской поймы // Ред. журн. "Биол. науки". М., 1988. 97 с. - Деп. в ВИНИТИ 10. 11. 88, N 7946-В88.
- Лукина Г.А. Выделение аминокислот макрофитами // Флора и продуктив. пелагич. и литорал. фитоценозов водоемов басс. Волги / Тр. ИВВВ АН СССР. Л.: Наука, 1990. Вып. 59 (62). С. 147 - 152.
- Лукина Г.А. Эколого-физиологические аспекты выделения аминокислот водными растениями // Экол. аспекты регуляции роста и продуктив. растений: Матер. науч. конф. Ярославль, 1991. С. 212-221.
- Лукина Г.А. Влияние условий культивирования на выделение аминокислот свободноплавающими растениями // Биология внутр. вод. Информ. бюл. СПб: Наука, 1992. С. 25 - 28.
- Лукина Е.В., Никитина И.Г. Экологическая классификация высших водных растений // Биол. основы повышения продуктивности и охраны луговых и водн. фитоценозов Горьков. Поволжья. Горький, 1975. Вып. 3. С. 44 - 49.
- Лукина Е.В., Никитина И.Г. Фитоценологические особенности и растительные типы пойменных озер Горьковской области // Наземн. и водн. экосистемы. 1977 а. № 1. С. 57 - 65.
- Лукина Е.В., Никитина И.Г. Растительные типы оловых озер Горьковской области // Первая Всес. конф. по высш. водн. прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1977 б. С. 83 - 85.
- Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 186 с.
- Львов П.А. Анализ водно-болотной и прибрежной флоры Астраханского залива Каспия // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 64 - 65.
- Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1995. 24 с.
- Мавродиев Е.В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 19 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.
- Максимович Г.А. Химическая география суши. М., 1955.
- Малышев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581 - 1589.
- Малышев Л.И. Биологическое разнообразие в пространственной перспективе // Биол. разнообразие: Подходы к изуч. и сохранению: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН 14 - 15 февр. и 14-15 мая 190 г., Ленинград (СПб). СПб, 1992. С. 41 - 53.
- Малышев Л.И. *Carex* L. - Осока // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 3. С. 35 - 170.
- Марков М.В. Растительность Татарии. Казань: Татариздат, 1948. 128 с.
- Марков М.В. Флора и растительность пойм Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Казань, 1955. 391 с.
- Марков М.В. Растительность поймы р. Вятки в нижнем ее течении // Уч. зап. Казан. ун-та. 1956. Т. 116. Кн. 1. С. 186 - 190.
- Марков М.В. Общая геоботаника. М.: Высшая школа, 1962. 450 с.
- Марков М.В., Беляева В.И., Попова Н.К. Растительность водоемов рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Уч. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 197 с.
- Марков М.В., Фирсова М.И. Древесная и кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Уч. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 5 - 95.
- Марков М.В., Папченко В.Г., Ситников А.П. Новые и редкие виды флоры Татарии // Бот. журн. 1988. Т. 73. N 1. С. 114-120.
- Мартыненко В.П. Растительность оз. Полуозерье // Ботаника. 1992. № 31. С. 83 - 88.
- Маслеников А.В. Кальцефилия флора центральной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1994. 17 с.
- Матвеев В.И. Материалы к флоре водоемов долины реки Самары // Уч. зап. Куйбыш. гос. пед. ин-та. 1959. Вып. 23. С. 55 - 72.
- Матвеев В.И. Гидрофиты Куйбышевской области // Уч. зап. Куйбыш. гос. пед. ин-та. 1961. Вып. 35. С. 41 - 45.
- Матвеев В.И. Флора и растительность водоемов Средней Волги и ее притоков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1963. 20 с.
- Матвеев В.И. К вопросу о продуктивности и кормовом значении растительности водоемов Средней Волги // Тр. молодых ученых. Вып. биол. и с/хозяйственный. Саратов: СГУ, 1964 а. С. 3 - 10.
- Матвеев В.И. 1964б. О новых и редких растениях флоры водоемов Куйбышевской области // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1964. N 1-2. С. 103 - 104.
- Матвеев В.И. К познанию харовых водорослей и водных мхов Куйбышевской области // Уч. зап. гос. пед. ин-та. 1965. Вып. 47. С. 81 - 83.
- Матвеев В.И. Об оптимальной глубине произрастания эдификаторов ассоциаций водоемов Средней Волги и ее притоков // Уч. зап. Куйбыш. гос. пед. ин-та. 1968 а. Вып. 54. С. 89 - 97.
- Матвеев В.И. Динамика растительности озер-старич речных террас бассейна Средней Волги // Материалы по динамике растит. покрова (Докл. на межвуз. конф. в сент. 1968 г.). Владимир, 1968 б. С. 205 - 206.
- Матвеев В.И. Флора водоемов Средней Волги и ее притоков // Уч. зап. Куйбыш. гос. пед. ин-та. 1969. Вып. 68. С. 30 - 78.
- Матвеев В.И. О морфологии растительности водоемов бассейна Средней Волги // Уч. зап. Куйбышев. пед. ин-та. 1970 а. Вып. 73. С. 88 - 102.
- Матвеев В.И. К изучению морфологии растительности средневолжских водоемов // Материалы итоговой науч. конф. Куйбышев. пед. ин-та. Биолого-химич. фак. Куйбышев, 1970 б. С. 8 - 10.
- Матвеев В.И. Динамические тенденции растительности водоемов бассейна Средней Волги // Уч. зап. Куйбышев. пед. ин-та. 1970в. Вып. 85. С. 91 - 108.
- Матвеев В.И. О морфологии фитоценозов Средневолжских водоемов // Уч. зап. Куйбышев. пед. ин-та. 1970г. Вып. 85. С. 91 - 108.
- Матвеев В.И. О классификации растительности средневолжских водоемов // Тез. докл. совещ. по классификации растительности. Л.: Наука, 1971. С. 52 - 53.
- Матвеев В.И. Озера и болота. Озеро Серное. Озеро Голубое // Сокровища волжской природы (заповед. и памят. места Куйбышев. обл.). Куйбышев: Кн. изд-во, 1972 а. С. 108 - 112.
- Матвеев В.И. К вопросу о реконструкции растительности мелководий средневолжских пойменных водоемов // Растит. реч-

ных пойм, методы ее изучения и вопросы рац. использ.: Тез. докл. Всес. конф. Уфа, 1972б. С. 74 - 76.

Матвеев В.И. К анализу флоры водоемов Куйбышевской области // Науч. тр. Куйбыш. пед. ин-та. 1973 а. Т. 107. С. 12 - 23.

Матвеев В.И. Растительность естественных водоемов бассейна Средней Волги // Вопросы морфологии и динамики растит. покрова, вып. 3 / Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. 1973 б. Т. 119. С. 3 - 61.

Матвеев В.И. Опыт подразделения растительности озер-старич рекных террас бассейна Средней Волги на простейшие структурные элементы // Вопросы морфологии и динамики растит. покрова, вып. 4 / Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. 1974 а. Т. 132. С. 3 - 16.

Матвеев В.И. Эволюционные ряды и генетические связи структурных элементов растительности старич рекных террас бассейна Средней Волги // Вопросы морфологии и динамики растит. покрова, вып. 4 / Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. 1974 б. Т. 132. С. 17 - 25.

Матвеев В.И. О темпах развития растительности террасовых озер-старич // Вопросы морфологии и динамики растит. покрова, вып. 4 / Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. 1974 в. Т. 132. С. 60 - 72.

Матвеев В.И. О явлении сменодоминантности в фитоценозах макрофитов бассейна Средней Волги // Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. 1975. Т. 163. С. 26 - 31.

Матвеев В.И. О принципах классификации растительности террасовых озер-старич // Тез. докл. Пятого Всес. совещ. по классификации растительности. Новосибирск, 1977 а. С. 54 - 55.

Матвеев В.И. О влиянии антропогенных факторов на растительность озер-старич // Морфология и динамика растит. покрова, вып. 6 / Науч. тр. Куйбыш. пед. ин-та. 1977б. Т. 207. С. 73 - 76.

Матвеев В.И. Редкие и исчезающие растения водоемов Куйбышевской области // Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда. Куйбышев: Куйбыш. ун-т, 1978. С. 48 - 56.

Матвеев В.И. Прибрежно-водные и водные растения малых рек, подлежащие охране // Изучение и охрана природы малых рек. Куйбышев: Куйбыш. пединститут, 1980 а.

Матвеев В.И. Влияние антропогенного фактора на флору водоемов Куйбышевской области // Человек и ландшафты. Информ. материалы УИЦ АН СССР. Свердловск, 1980 б. Вып. 4. С. 8 - 10.

Матвеев В.И. Динамика флоры Белого озера за последние 80 лет // Сложение и динамика растит. покрова. Куйбышев, 1983. С. 62 - 71.

Матвеев В.И. Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. 192 с.

Матвеев В.И., Бирюкова Е.Г., Симакова Н.С., Зотов А.М. О новых для Куйбышевской и Оренбургской областей видах растений // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 7. С. 980 - 981.

Матвеев В.И., Бирюкова Е.Г., Симакова Н.С., Зотов А.М. Некоторые закономерности в формировании флоры прудов, созданных в долинах малых рек // Морфология и динамика растит. покрова, вып. 6 / Науч. тр. Куйбыш. пед. ин-та. 1977. Т. 207. С. 13 - 39.

Матвеев В., Бирюкова Е., Устинова А. Исцеляющий водоем - озеро Молочка // "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые природные территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. С. 156 - 157.

Матвеев В.И., Зотов А.М. Формирование флоры прудов некоторых малых рек Куйбышевского Заволжья // Тез. докл. Первой Всес. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. растениям. Борок, 1977. С. 23 - 25.

Матвеев В.И., Ильина Н.С., Устинова А.А. Флора Куйбышевской области и ее динамика под влиянием природных и антропогенных факторов // Состояние и перспективы исслед. флоры

средней полосы европ. ч. СССР: Материалы совещ. Дек. 1983 г. М., 1984. С. 53 - 54.

Матвеев В.И., Плаксина Т.И. О новых видах растений для Куйбышевской области // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 9. С. 1308 - 1309.

Матвеев В.И., Плаксина Т.И. Флора водоемов Жигулевского заповедника им. И.И. Стрыгина // Проблемы рац. использ. и охраны природ. комплекса Самар. Луки. Куйбышев, 1983. С. 56 - 58.

Матвеев В.И., Соловьева В.В. Закономерности формирования растительности малых водохранилищ Самарской области // Водная растит. и качество вод: Материалы III конф. Петропавловск, 1993. С. 49 - 50.

Матвеев В., Титавин А. Яицкие озера // "Зеленая книга" Поволжья. Охраняемые природные территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. С. 161 - 163.

Матвеев В.И., Шилов М.П. Водяной орех. Самара: Изд-во СамГПУ, 1996. 185 с.

Матвеев Н.М., Алексеев С.А., Михайлова М.Е., Золотов Р.Н. Растительность // Природа Чувашии и ее охрана. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1979. С. 76 - 86.

Материалы по длинам малых рек Среднего Поволжья // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1959. Вып. 2. 417 с.

Махотин Ю.М. Нижнекамское водохранилище как среда обитания ихтиофауны // Формирование корм. базы и ихтиофауны во вновь созданных водохр. Волж.-Кам. каскада / Сб. науч. тр. ГосНИИОРХ. Л., 1985. Вып. 240. С. 100 - 107.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август-сентябрь 1993. СПб: БИН РАН, Мир и семья - 95, 1996. 191 с.

Мельникова Г.Л. Исследование режима мелководий равнинных водохранилищ лесной зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 21 с.

Мельниченко З.А. К вопросу о составе макро- и микрофлоры непероточных водоемов окрестностей г. Куйбышева // Уч. зап. Куйбышев. гос. пед. ин-та. Куйбышев, 1938. Вып. 1. С. 57 - 61.

Милановский Е.В. Очерк геологии Среднего и Нижнего Поволжья. М., Л., 1940. 276 с.

Милюков Ф.Н. Среднее Поволжье. Физико-географическое описание. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 263 с.

Милюков Ф.Н. Физико-географический район и его содержание (на примере Русской равнины). М.: Географгиз, 1956. 221 с.

Миркин Б.М. Об экологической классификации пойменных лугов // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 3. С. 324 - 334.

Миркин Б.М. Особенности классификации лугов, степей и низинных травяных болот // Уч. зап. Башкир. ун-та. 1968 а. Вып. 32. Сер. биол. наук. № 4. С. 83 - 99.

Миркин Б.М. Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов // Бот. журн. 1968б. Т. 53. № 6. С. 767 - 778.

Миркин Б.М. Введение в количественные методы анализа растительности. Уфа, 1970. 87 с.

Миркин Б.М. О территориальных подразделениях растительного покрова речных пойм Башкирии и их картографирование // Геоботаническое картографирование 1970. Л., 1971. С. 51 - 61.

Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с.

Миркин Б.М. Что такое синтаксономическая коррекция в методе Браун-Бланке? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 84 - 92.

- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Миркин Б.М., Соломещ А.И., Алимбекова Л.М. Классификация растите. пдсти: современное состояние и взгляд в прошлое // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 3. С. 5 - 13.
- Миркин Б.М., Соломещ А.И., Ипбирдин А.Р., Алимбекова Л.М. Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР. М., 1989. 46 с.
- Мишин Г.М., Грибовская И.Ф. Продуктивность гидрофитов озер Среднего Урала и возможность их использования для нужд птицеводства // Биология озер: Тр. Всес. симпоз. по основным проблемам пресновод. озер. Вильнюс, 1970. Т. 3. С. 104 - 115.
- Мотжери В.И. Река Волга и ее бассейн // Средняя Волга: Геоморфологический путеводитель. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991 а. С. 3-10.
- Мотжери В.И. Куйбышевское водохранилище // Средняя Волга: Геоморфологический путеводитель. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991б. С. 23 - 27.
- Моляка А.Н., Полудницкий П. М., Трясова М.С. Динамика нарастания подземной массы дальневосточного риса в Кременчугском водохранилище // Матер. по динамике растит. покрова. Владимир, 1968. С. 212 - 213.
- Мосякин С.И. Рід *Bidens* L. (*Asteraceae*) у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 63 - 64.
- Мудланева Г.М. О динамике фитомассы тростниковой ассоциации поймы р. Урал // Науч. тр. Куйбыш. гос. пед. ин-та 1975. Вып. 163. С. 84 - 89.
- Мясметс А.А. Изменения высшей водной растительности // Антропоген. воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 77 - 86.
- Мясметс А.А. Рдест - *Potamogeton* L. // Флора европ. части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 176 - 192.
- Назаров М.И. Род Ива - *Salix* L. // Флора СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5. С. 24 - 216.
- Напалков Н.В. Леса Чувашской, Татарской АССР и Ульяновской области // Леса СССР. М.: Наука, 1966. С. 367 - 423.
- Наумова Л.Г. Флористическая классификация пойменных лугов зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 75 - 83.
- Наумова Л.Г., Гоголева П.А., Миркин Б.М. О симфитосоциологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 6. С. 60-72.
- Недолужко В.А. Сем. Ивовые - *Salicaceae* Mirb. // Сосуд. растения совет. Дальнего Востока. СПб: Наука, 1995. Т. 7. С. 145 - 212.
- Николаев В.Н. Проблемы восстановления и улучшения водного режима малых рек Чувашии // Экол. вестник Чувашии (Информ.-справ. бюл.). Чебоксары, 1993. Вып. 2. С. 44 - 50.
- Никаноров А.М., Жулидов А.В., Емец В.М. Тяжелые металлы в организмах ветландов России. СПб: Гидрометеиздат, 1993. 294 с.
- Новоженин Ю. Моховое болото // "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. С. 133 - 136.
- Новоженин Ю., Плаксина Г. Узиловое болото // "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. С. 136 - 137.
- Поволожковский И.В. Материалы для познания растительности Южного Предуралья. М., Л., 1931. 139 с.
- Порин Б.Н. Использование коэффициентов сходства для классификации микрогруппировок лесотундры // Методы выделения растит. ассоциаций. Л. Наука, 1971. С. 206 - 225.
- Овчинников Ю.Б. Опыт выращивания *Typha angustifolia* L. и *Scirpus lacustris* L. при затоплении промышленными сточными водами // Растит. ресурсы. 1988. Вып. 4. С. 554 - 561.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Ожегов С.И. Словарь русского языка. Изд. 10-е, стереотип. М.: Сов. энциклопедия, 1973. 848 с.
- Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. 236 с.
- Оксинюк О.П., Полищук В.С., Журавлева Л.А., Жданова Г.А., Мороз Т.Г., Тимченко В.М., Карлова Г.А., Давыдов О.А., Кузько О.А., Александрова Н.Г., Головки Т.В. Гидробиологические особенности и оценка трофности пойменных водоемов устьевой области Днепра // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27. № 6. С. 3 - 10.
- Олигер Т.А. Санитарно-химическая характеристика качества воды Чебоксарского водохранилища как источника центрального хозяйственно-питьевого водоснабжения // Актуальные экол. проблемы Чувашской ССР: Тез. докл. научно-практич. конф. Чебоксары, 1991. С. 124 - 125.
- Определитель растений Мещеры. Часть 1 / Под ред. В.Н. Тихомирова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. 240 с.
- Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. 371 с.
- Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с.
- Особо охраняемые природные территории Ульяновской области / Под ред. В.В. Благовещенского. Ульяновск, 1997. 184 с.
- Охалкин А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.
- Охалкин А.Г., Литвинов А.С. Физико-географическая и лимнологическая характеристика водохранилища // А.Г. Охалкин. Фитопланктон Чебоксар. водохранилища Тольятти, 1994. С.6 - 20.
- Павлов С. Озера Большое Шелехметское и Ключевое болото // "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. С. 140 - 142.
- Папченко В.Г. Опыт оценки ресурсов водной растительности средних и малых рек // Пути и методы рац. эксплуатации и повышения продуктивн. охот. угодий: Тез. докл. науч. конф. М., 1978. С. 115 - 117.
- Папченко В.Г. К методике изучения продуктивности водной растительности в средних и малых реках // Растит. ресурсы. 1979. Т. 15. Вып. 3. С. 454 - 459.
- Папченко В.Г. Влияние хозяйственной деятельности на запасы водных растений // Хоз. деят. и охот. фауна: Материалы к науч. конф. Киров, 1980. Т. 1. С. 178 - 179.
- Папченко В.Г. Характеристика высшей водной растительности рек Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 20 с.
- Папченко В.Г. Водная растительность рек лесного Заволжья, ее охрана и рациональное использование // Проблемы охраны природы в Нечерноземной зоне в связи с интенсификацией с.-х. производства: Тез. докл. науч. конф. 24-26 ноября 1983 г. Брянск, 1983. Вып. 3. С. 145 - 147.
- Папченко В.Г. Растительные корма утиных, их продуктивность и динамика запасов на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Современ. состояние ресурсов водоплав. птиц: Тез. Всес. семинара, 20 - 23 окт. 1984 г. М., 1984 а. С. 319 - 321.
- Папченко В.Г. Флора рек Среднего Поволжья // Состояние и перспективы исслед. флоры сред. полосы Европ. части СССР: Материалы совещ. Дек. 1983 г. М., 1984 б. С. 44 - 45.

- Папченко В.Г. Зарастание рек Среднего Поволжья и связь его с условиями среды // Экология. 1985 а. № 3. С. 20 - 27.
- Папченко В.Г. Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1985 б. Т. 70. N 12. С. 1696 - 1697.
- Папченко В.Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. 1985в. № 6. С. 8 - 13.
- Папченко В.Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов // Бот. журн. 1985 г. Т. 70. № 2. С. 208 - 214.
- Папченко В.Г. Методика и результаты изучения динамики накопления растительной массы некоторых гелофитов // Экол. изуч. искусст. и естест. экосистем. Казань, 1985 д. Ч. 2. С. 77 - 94.
- Папченко В.Г. Динамика состояния утиных угодий на мелководных участках Куйбышевского водохранилища // Изучение птиц СССР, их охрана и рац. использование: Тез. докл. I-го съезда Всес. орнитол. об-ва и IX Всес. орнитол. конф., 16 - 20 дек. 1986 г. Л., 1986. Часть 2. С. 135 - 136.
- Папченко В.Г. О динамике зарастания мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища // Вторая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988 а. С. 105 - 107.
- Папченко В.Г. Реки Среднего Поволжья как станции обитания ондатры // Промысловая оценка и освоение биол. ресурсов. Киров. 1988 б. С. 66 - 75.
- Папченко В.Г. Об охотхозяйственной роли зарегулирования мелководий водохранилищ с переменным уровнем наполнения // Интенсификация воспроизводства ресурсов охот. животных. Киров. 1990 а. С. 70 - 81.
- Папченко В.Г. Характер разноточных изменений условий обитания утиных на мелководьях водохранилища с переменным уровнем наполнения // Современная орнитология 1990. М.: Наука, 1990 б. С. 55 - 65.
- Папченко В.Г. О флористических находках в Марийской АССР // Бот. журн. 1990 в. Т. 75. № 12. С. 1773 - 1778.
- Папченко В.Г. О питании ондатры в Волжско-Камском крае / ВНИИОЗ, Центросоюз СССР. Казань, 1990 г. 19 с. - Деп. в ЦБТЭИ Центросоюза 10.04.90, № 219.
- Папченко В.Г. Гидрорежим зоны подлота Куйбышевского водохранилища и его влияние на флору и фауну // Актуальные экол. проблемы Чувашской ССР: Тез. докл. научно-практич. конф. Чебоксары, 1991 а. С. 49.
- Папченко В.Г. Природное районирование Чувашии // Актуальные экол. проблемы Чувашской ССР: Тез. докл. научно-практич. конф. Чебоксары, 1991 б. С. 24 - 24.
- Папченко В.Г. Речная флора Среднего Поволжья // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара: Изд-во "Самарский ун-тет", 1993а. С. 16 - 35.
- Папченко В.Г. Рдесты (*Potamogeton*, *Potamogetonaceae*) Среднего Поволжья // Самарская Лука. Бюл. N 4-93. Самара, 1993 б. С. 225 - 238.
- Папченко В.Г. О новых и редких видах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993в. Т. 78. № 9. С. 73 - 79.
- Папченко В.Г. О сезонной динамике фитомассы воздушно-водных растений // Водн. растит. внутрен. водоемов и качество их вод: Матер. III конф. Петрозаводск, сент. 1992 г. Петрозаводск, 1993г. С. 54 - 55.
- Папченко В.Г. Род *Potamogeton* L. на Средней Волге // Флора Центральной России (Материалы Росс. конф. 1 - 3 февр. 1995 г.). М., 1995 а. С. 130 - 132.
- Папченко В.Г. О ветландах и их классификации // Четвертая Всерос. конф. по водн. растениям (тез. докл.). Борок, 1995 б. С. 60 - 62.
- Папченко В.Г. О гибридизации в типовой секции рода *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*) // IX Московское совещание по филогении растений: Тез. докл. Москва. 23-25 дек. 1996. М., 1996. С. 107 - 109.
- Папченко В.Г. Заметки о *Potamogeton gramineus* s. l. (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн. 1997 а. Т. 82. № 12. С. 65 - 76.
- Папченко В.Г. Ветланды - пограничная зона между водой и сушей // Проблемы изуч. краевых структур биоценозов: Тез. докл. Всерос. семинара. Саратов, 16-17 сент., 1997 г. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1997 б. С. 6 - 7.
- Папченко В.Г. О границах ветландов и их индикации // Проблемы изуч. краевых структур биоценозов: Тез. докл. Всерос. семинара. Саратов, 16-17 сент., 1997 г. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1997 в. С. 20 - 21.
- Папченко В.Г. Закономерности зарастания водотоков и водосмов Среднего Поволжья. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 1999. 48 с.
- Папченко В.Г., Бобров А.А., Чемерис Е.В. Флора водотоков бассейна Рыбинского водохранилища в пределах Ярославской области // Флора Центральной России (Материалы Российской конференции 1-3 февр. 1995г.). М., 1995. С. 41 - 43.
- Папченко В.Г., Бобров А.А., Богачев В.В., Чемерис Е.В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. с.109 - 118.
- Папченко В.Г., Бобров А.А., Чемерис Е.В., Борисова М.А., Гарин Э.В. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 153 - 157.
- Папченко В.Г., Голубева И.Д., Шпак Т.Л. Флора мелководий Куйбышевского водохранилища // Вторая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988. С. 33 - 34.
- Папченко В.Г., Дмитриев А.В. О некоторых редких и новых растениях во флоре Чувашии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 526 - 528.
- Папченко В.Г., Дмитриев А.В. О природном районировании Чувашской республики // Экол. вестник Чувашии (Информ.-справ. бюл.). Чебоксары, 1993. Вып. 2. С. 75 - 82.
- Папченко В.Г., Довбня И.В. О продуктивности сусака зонтичного в разных биотопах // Четвертая Всерос. конф. по водн. растениям (тез. докл.). Борок, 1995. С. 63 - 64.
- Папченко В.Г., Довбня И.В. Сусак зонтичный в разных биотопах Рыбинского водохранилища // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тез. докл. V науч. конф. памяти проф. А. А. Уранова. 16-19 окт. 1996 г. Кострома, 1996. Часть 2. С. 151 - 152.
- Папченко В.Г., Клочкова С.А. Динамика биомассы и качества некоторых гелофитов // Обогащение фауны и разведение охот. животных: Матер. к Всес. н.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения П. А. Мантейфеля. 19-21 мая 1982 г. Киров, 1982. С. 154.
- Папченко В.Г., Соловьева В.В. Флора прудов Среднего Поволжья // Самарская Лука. Бюл. № 4. 1993. С. 172 - 190.
- Папченко В.Г., Соловьева В.В. Анализ флоры прудов Среднего Поволжья // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 59 - 67.
- Папченко В.Г., Соловьева В.В. Флора прудов Чувашии // Экол. вестник Чувашии. Чебоксары, 1996. Вып. 15. С. 64 - 65.
- Папченко В.Г., Шпак Т.Л. Флора островов и мелководий Куйбышевского водохранилища / Волжско-Камская зон. лаб.

ВНИИОЗ, Казанский ин-т биологии КНЦ АН СССР. Казань, 1990. 57 с. Деп. 12.09.90, N 4990-690.

Папченко В.Г., Шпак Т.Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84 - 94.

Парфенов П.В. Геоботанические особенности заповедных озер Белоруссии // Тр. 3 молодеж. конф. ботан. г. Ленинграда, Ленинград, апр. 1990. Ч. 3. С. 180-191. - Деп. в ВИНИТИ 14.11.90, № 5702-В90.

Пашкевич В.Ю. Сезонные изменения в питании ондатры в пойменных водоемах р. Оби // Проблемы ондатроводства. М., 1965. С. 59 - 62.

Пепеляева Н.О., Антонова И.С. Особенности строения и развития побегов телореза // Вопросы биологии и охраны растений. Саранск, 1985. С. 69 - 76.

Петров Г.Н. Меженный сток и его изучение // Тр. Казан. филиала АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1956. Вып. 1. 144 с.

Петров Г.Н. Коэффициент шероховатости малых рек и его особенности в период межени в связи с зарастанием русел и техникой измерения расходов воды // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1961. Вып. 2. С. 67 - 77.

Петров Г.Н. Карты минимального и среднего межженного стока рек Среднего Поволжья // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1963. Вып. 4. С. 17 - 31.

Петров Г.Н., Петрова Р.С., Четанова Н.А. Генезис озерных котловин // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. С. 64 - 75.

Петров Г.Н., Романова Л.И. Продольные уклоны малых рек Среднего Поволжья // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1961. Вып. 3.

Петров Г.Н., Сафиуллин Р.А. О паспортизации прудов и других сооружений на малых реках Среднего Поволжья // Малые водоемы равнинных областей СССР и их использ. М., Л.: АН СССР, 1961. С. 11 - 14.

Петрова И.А. Высшая водная растительность озер Южного Урала с различной степенью минерализации // Гидробиол. журн. 1978. Вып. 14. № 5. С. 12 - 18.

Петрова Р.С. Коэффициент извилистости малых рек Среднего Поволжья // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1961. Вып. 3.

Петрова Р.С. К вопросу о зависимости весеннего стока от густоты гидрографической сети // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. Казань, 1963. Вып. 4. С. 61 - 73.

Петрова Р.С., Камалов И.Х., Гаранин Ю.А., Ионов А.И. Водные ресурсы // Природа Чувашии и ее охрана. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1976. С. 32 - 55.

Петрова Р.С., Романова В.В. Химические особенности озерных вод // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. С. 91-100.

Петрова Р.С., Четанова Н.А. Морфометрия озер // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976а. С. 75 - 86.

Петрова Р.С., Четанова Н.А. Гидрологические особенности озерных вод // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976 б. С. 87 - 90.

Петрова Р.С., Четанова И.И. Заиление озер // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976в. С. 129 - 140.

Печешок Е.В. Динамика зарастания пойменных озер в Холерском государственном заповеднике // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 637 - 642.

Плаксина Т.И. Новые виды растений для флоры Куйбышевской области // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 422 - 424.

Плаксина Т.И. Флора Волго-Уральского региона. Автореф.

дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 36 с.

Плаксина Т.И., Матвеев В.И., Саксонов С.В., Ильина Н.С., Головин В.Н., Демина О.Е., Вигдергауз М.М., Сергеева В.В., Федорова Е.А. Критические заметки к флоре сосудистых растений правобережья Средней Волги // Флор. исслед. в Поволжье и на Урале. Самара: Изд-во Самар. ун-та, 1993. С. 79 - 119.

Площади бассейнов и густота речной сети малых рек Среднего Поволжья // Тр. Казан. филиала АН СССР. Сер. энергетики и водн. хоз-ва. 1960. Вып. 5. 276 с.

Полынская Г.И. Экология растений. М. Сов. наука, 1948. 295 с.

Попов М.Г. 10 лет работы в Средней Азии // Изв. Ин-та почвоведения и геоботаники Среднеазиат. ун-та. 1925. Вып. 1. С. 27 - 37.

Потапов А.А. Распределение водной растительности в заливах Ивановского и Истринского водохранилищ в зависимости от различий химического состава воды и характера донных отложений // Строительство водохранилищ и проблема малярии. М.: Медгиз, 1954. С. 40 - 64.

Потапов А.А. Зарастание водохранилищ при различном режиме уровней // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 9. С. 1271 - 1278.

Почвы Чувашии и их рациональное использование. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1987. 144 с.

Природа Чувашии и ее охрана. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1979. 166 с.

Пушина Л.М., Мягкова Г.Н. Экологическая характеристика прудов Ивлевского рыбхоза // Наземн. и водн. экосистемы. Межвуз. сб. Горький, 1980. Вып. 3. С. 75 - 79.

Пчелкин Ю.А., Раков Н.С. К гидрофлоре Ульяновской области // Высшие вод. и прибрежно-вод. растения: Тез. докл. I Всес. конф. Киев: Наук. думка, 1977. С. 22 - 23.

Работнов Т.А. Флюктуационная изменчивость фитоценозов // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, 1968.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.

Раков Н.С., Пчелкин Ю.А. Флористические находки в Ульяновской области // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 711 - 713.

Раменский Л.Г. Водная и береговая растительность // Программа для ботанико-географических исследований. СПб, 1909. Вып. 1. С. 1 - 34.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 333 с.

Распопов И.М. Волная и прибрежная растительность прудов верхней половины бассейна р. Бузулук // Тр. Лаб. озероведения. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1960а. Т. 9. С. 94 - 128.

Распопов И.М. Характер зарастания пруда Поливного в зависимости от изменения водности // Тр. Лаб. озероведения. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1960б. Т. 9. С. 300 - 309.

Распопов И.М. Биомасса группировок макрофитов Ладожского озера и химический состав растений // Тр. Карельск. отд. ГосНИИОРХ. 1968. Т. 5. Вып. 1. С. 115 - 119.

Распопов И.М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первич. продукция Онежского озера. Л.: Наука, 1973. С. 123 - 143.

Распопов И.М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия) // Первая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борк, 1977 а. С. 91 - 94.

Распопов И.М. Высшая водная растительность оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Л.: Наука. 1977б. Ч. 2. С. 68 - 88.

Распопов И.М. О некоторых понятиях гидробиологии //

Гидробиол. журн. 1978 а. Вып. 14. № 3. С. 20 - 26.

Распопов И.М. Ресурсы макрофитов больших мелководных озер Вологодской и Архангельской областей // Растит. ресурсы. 1978б. Т. 11. Вып. 4. С. 532 - 539.

Распопов И.М. Высшая водная растительность озер Воже и Лача // Гидробиол. озер Воже и Лача. В связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг. Л., 1978 в. С. 12 - 27.

Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.

Распопов И.М. Особенности зарастания больших озер при усилении антропогенного пресса // Вод. ресурсы. 1992. № 2. С. 100 - 105.

Распопов И.М. Литоральная зона как система прибрежно-водных экотопов // Проблемы изуч. краевых структур биоценозов: Тез. докл. Всерос. семинара. Саратов, 16-17 сент., 1997 г. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1997. С. 22.

Растительность европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 429 с.

Растительный покров СССР. Пояснительный текст к "Геоботанической карте СССР" м. 1.4000000 / Под ред. Е.М. Лавренко и В.Б. Сочавы. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1 и 2. 471 с.

Резников А.А. Методы анализа природных вод / 2-е изд., доп. и переработ. М.: Гостехиздат, 1963. 404 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Описание рек. Куйбышев. 1971. Г. 12. Вып. 1. 411 с.

Романенко В.И. Биопродукционные возможности водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 41 - 89.

Россолимо Л.Л. Основы типизации озер и лимнологического районирования // Накопление вещества в озерах. М.: Наука, 1964. С. 3 - 12.

Рузский М.П. Лимнологические исследования в Среднем Поволжье (озера северо-западной части Казанской губернии) // Изв. Томск. ун-та. 1916. Кн. 65. С. 1 - 88.

Рычин Ю.В. Флора гидрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.

Саксонов С.В. Флористические находки на Самарской Луке. Сообщение III // Самарская Лука. Бюл. N 3-92. Самара, 1992. С. 186 - 189.

Сафиуллин Р.А. Гидрологическая роль лесов Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Казань, 1966. 20 с.

Свириденко Б.Ф. Структура водной флоры Северного Казахстана // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 11. С. 46-57.

Свириденко Б.Ф. Растительность водоемов Северного Казахстана // Уч. зап. биол. фак. ОмГПУ. 1997б. Вып. 2. Ч. 1. С. 13 - 47.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Экология гидромacroфитов Северного Казахстана // Уч. зап. биол. фак-та ОмГПУ. 1997б. Вып. 2. Ч. 1. С. 82 - 110.

Северцов А.С. Современные концепции вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 3 - 15.

Селивановский Б.В. О "пугах" в Кировской области // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. 1961. Т. 121. Кн. 6. С. 45 - 53.

Селивановский Б.В., Каптанов С.Г. Карст Среднего Поволжья // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. 1961. Т. 121. Кн. 6. С. 3 - 22.

Семенова И.И. Озера лесостепной зоны (в пределах Чувашской АССР) // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. С. 158-192.

Сергеева Л.В., Шерман Э.Э. Гидрохимическая характеристика // Эколого-продукционные особенности озер различ. ландшафтов Юж. Урала. М.: Наука, 1978. С. 5 - 49.

Сидельник Н.А. Некоторые вопросы экологических отношений между макрофитами в фитоценозах водоемов // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 3. С. 370 - 372.

Сидорук И.Р. Растительность поемных лугов по р. Кинель // Изв. Куйбышев. с.-х. ин-та. 1941. Вып. 2. С. 72 - 101.

Симаков В.С. Некоторые наблюдения за тростниковыми зарослями на оз. Тандово // Сб. НТИ ВНИИОЗ. Киров, 1971. Вып. 34. С. 40 - 44.

Синяввиченко З.В. Характеристика растительности средних и малых рек Литвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1992. 28 с.

Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.

Скворцов А.К. Сем. *Salicaceae* Mibbel - Ивовые // Флора европ. части СССР. Л.: Наука, 1981. Т. 5. С. 10 - 36.

Смагин В.А. Смены растительности при зарастании мелких озер под влиянием антропогенных факторов // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 827 - 833.

Смирнский А.А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. М.: Заготиздат, 1950. Вып. 1. 136 с.

Смирнский А.А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. М.: Заготиздат, 1952. Вып. 2. 184 с.

Смирнов И.Н. Величина годового потребления беспозвоночными трех полупогруженных токсикосных растений // Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961. С. 397 - 401.

Смирнова А.Д. О некоторых видах редких и новых для флоры Горьковской области и Марийской АССР // Уч. зап. Горьк. ун-та. 1949. Вып. 9. С. 141 - 148.

Смирнова Н.Н. Влияние экзогенных аминокислот на продуктивность некоторых высших водных растений // Гидробиол. журн. 1975. Т. 11. № 4. С. 47 - 53.

Смирнова Н.Н. Эколого-физиологические особенности корневой системы прибрежно-водных растений // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 3. С. 60 - 72.

Соляцев Н.А. История физико-географического районирования европейской части СССР // Физико-географич. районир. СССР. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1960. С. 6 - 54.

Соловьева В.В. Флора и растительность прудов города Куйбышева // II Всес. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1988. С. 45 - 50.

Соловьева В.В. Влияние антропогенного фактора на флору искусственных водоемов Самарской области // Экология и охрана окруж. среды. 3 Всерос. науч.-практ. конф., 17 - 18 сент. 1993 г.: Тез. докл. Рязань, 1993. С. 58 - 59.

Соловьева В.В. Влияние геоморфологических условий и неостектонаки на зарастание искусственных водоемов Самарской области // Экология и охрана окруж. среды: Тез. докл. I Междуна-род. и IV Всерос. науч.-практ. конф. Самара, 1994 а. С. 55 - 56.

Соловьева В.В. Антропоустойчивость водных и прибрежно-водных растений прудов Самарской области // Региональные экол. проблемы и пути их реализации. Самара, 1994 б. С. 17 - 19.

Соловьева В.В. Закономерности формирования растительного покрова малых искусственных водоемов Самарской области под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 1995. 20 с.

Соловьева В.В., Матвеев В.И. Влияние антропогенного фактора на формирование флоры и растительности прудов города Куйбышева // Интродукция, акклиматизация, охрана и использ. растений. Куйбышев: Куйбыш. гос. ун-т, 1990. С. 114 - 133.

Соловьева В.В., Матвеев В.И. Флора и растительность Ветлянского водохранилища // Интродукция, акклиматизация, охрана и использ. растений. Куйбышев: Куйбыш. гос. ун-т, 1991. С. 32 - 46.

Соловьева В.В., Матвеев В.И. Зарастание водохранилищ, созданных на малых реках // Проблемы регион. природовед.: Тез.

докл. науч.-практ. конф. Самара, 1994. С. 55 - 56.

Соломенц А.И., Гаврилов В.А. Синтаксономия водной и прибрежно-водной растительности Черемшанского залива Куйбышевского водохранилища // Ред. ж. Биол. науки. М., 1989. 15 с. - Деп. в ВИНТИ 12.10.89, № 6232-B89.

Сочава В.Б. Вопросы картографирования в геоботанике // Принципы и методы геоботанического картографирования. М., Л., 1962. С. 5 - 27.

Сочава В.Б., Семенова-Тян-Шанская А.М. Широколиственные леса // Растит. покров СССР. Пояснит. текст к "Геобот. карте СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. С. 364 - 440.

Старобогатов Я.И. Проблемы видообразования // Итоги науки и техники. Общ. геол. М.: ВИНТИ, 1985. Т. 20. С. 1 - 94.

Старобогатов Я.И. Пути формирования биоразнообразия на таксономическом уровне // Биол. разнообразие: Подходы к изуч. и сохр.: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН 14-15 февр. и 14-15 мая 1990 г., Ленинград (СПб). СПб, 1992. С. 94 - 101.

Степанов В.А., Шевелев Б.Н. Диспетчерское управление режимами Волжско-Камского каскада ГЭС // Комплексное использ. водн. ресурсов и режимы Волжско-Камского каскада гидроэлектростанций. М.: Энергия, 1967. С. 3 - 11.

Степанова И.К. Формирование миграции железа и кремния в Чебоксарском водохранилище и его притоках // Формирование экосистем Чебоксар водохр. и его береговой зоны. Горький, 1988. С. 21 - 24. - Деп. в ВИНТИ 31.08.88. N 6788-B88.

Страдайте Ю.Ю., Стяпанавичене В.В. Хорологические группы видов водной растительности Литовской ССР // Тр. Акад. наук Литов. ССР. Сер. В. 1978. Т. 4 (84). С. 3 - 9.

Страдайте Ю.Ю., Тамоскнайте В.В., Трайнаускайте И.И. Распределение хорологических групп видов в озерах разной степени зарастания // Первая Всес. конф. по вып. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 29 - 31.

Ступинин А.В. Сетка физико-географических районов Среднего Поволжья в масштабе 1:1500000 // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. 1960 г. Т. 120. Кн. 2. С. 5 - 30.

Ступинин А.В. О взаимосвязи рельефа и почвенного покрова в пределах Татарской АССР // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. 1960. Т. 120. Кн. 2. С. 67 - 83.

Ступинин А.В. Некоторые выводы по изучению карста Среднего Поволжья // Вопросы геоморфологии Среднего Поволжья / Уч. зап. Казан. гос. ун-та. 1961. Т. 121. Кн. 6. С. 23 - 33.

Ступинин А.В. Равнинный карст и закономерности его развития на примере Среднего Поволжья. Казань, 1967.

Ступинин А.В. Физико-географическая характеристика Татарской АССР и ее озерность // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. С. 58 - 60.

Ступинин А.В., Лаптева Н.Н. Физико-географическая характеристика Среднего Поволжья и его озерность // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. С. 5 - 22.

Стяжкина Е.Г. Гидрохимический режим Кутулукского водохранилища // Тр. проблемных и тематич. совещ. зоол. ин-та. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 41 - 47.

Стяпанавичене В.В. Хорологические особенности растительности озер Восточной Литвы // Тр. АН Литов. ССР. 1979. Серия В. Т. 4 (88). С. 9 - 18.

Стяпанавичене В.В. Структура флоры озер моренно-холмистого рельефа Литовской ССР // Материалы 19 экспедиции-конференции ботаников Прибалтики, Игналина, 4 - 9 июля, 1988. Вильнюс, 1988. С. 100 - 102.

Стяпанавичене В.В. Флористико-фитогеографические осо-

бенности озер возвышенностей Литвы: Автореф. дис. канд. биол. наук. Вильнюс, 1991. 25 с.

Сукачев В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства. 3-е изд. Л., 1926. 163 с.

Сукачев В.Н. Растительные сообщества (введение в фитоценологию). 4-е изд. М., Л., 1928. 232 с.

Сукачев В.Н. Типы леса Бузулукского бора // Тр. по лесному ошлг. делу и лесному хоз-ву. 1931. Вып. 13. С. 109 - 243.

Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. Вып. 1-3. С. 5 - 17.

Сукачев В.Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. М., Л., 1954. Вып. 1. С. 291 - 309.

Сусликов В.А., Семенов В.Д. Биогеохимическое районирование Чувашской АССР // Биогеохим. районирование и геохим. экология. М.: Наука, 1981. С. 65-85.

Таджигдинов М.Т., Бутов К.Н. Смена растительных сообществ в зарастающих водоемах дельты Аму-Дарьи // Экология. 1972. N 2. С. 65 - 68.

Тарасова Т.Н., Охупкин А.Г., Тухсанова Н.Г. Особенности формирования бактерио-, фитопланктона и гидрохимического режима Чебоксарского водохранилища в первые годы наполнения // Формирование кормовой базы и ихтиофауны во вновь созданных водохр. Волжско-Камского каскада. Л., 1985. С. 14 - 22.

Таубаев Т.Г. Флора и растительность водоемов Средней Азии и их использование в народном хозяйстве: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент. Изд-во АН УзССР, 1966. 61 с.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с.

Тахтаджян А.Л. Растения в системе организмов // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1974. Т. 1. С. 49 - 57.

Тахтаджян А.Л. Система магнолифитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Тимофеев В.Е. Вопросы развития растительности речных долин бассейна Средней Волги // Уч. зап. Куйбышев. пед. ин-та. 1970. Вып. 73. С. 49 - 87.

Тимофеев В.Е. К вопросу изменчивости территориальных единиц растительности речных долин бассейна Средней Волги // Уч. зап. Куйбышев. пед. ин-та. 1971 г. Вып. 85. С. 3 - 30.

Тимофеев В.Е. Эколого-географические типы пойм и структура растительности речных долин бассейна Средней Волги // Уч. зап. Куйбышев. пед. ин-та. 1971 г. Вып. 85. С. 31 - 49.

Тихвинский В.И. К питанию водоплавающих // Работы Волжско-Камской промыслово-биологической станции. Казань, 1931. С. 169 - 202.

Тихомирова В.Н., Щербаков А.В. О некоторых подходах к анализу информации по региональным флорам водоемов // Водн. растит. внутр. водоемов и качество их вод. Матер. III конф. Петрозаводск, сент. 1992 г. Петрозаводск, 1993. С. 66 - 67.

Толмачев А.И. О количественной характеристике флор и флористических областей. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 37 с.

Толмачев А.И. Основы учения об ареалах (Введение в хорологию растений). Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1962. 100 с.

Толмачев А.И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вест. ЛГУ, сер. биол. 1970 г. № 9. Вып. 2. С. 71 - 83.

Толмачев А.И. О некоторых количественных закономерностях во флорах земного шара // Вест. ЛГУ, сер. биол. 1970 г. № 15. Вып. 3. С. 62 - 74.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Томиллина Т.Б. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе биостанции "Борок": Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 17 с.

- Трайнаукайте И., Василюскене М., Шаркинене И., Моцкуте А. Распространение, флора и биомасса макрофитов // Гидробиол. исслед. озер Дюся, Галетас, Шлавантас, Обялия. Вильнюс: Мокилас, 1977. С. 43 - 70.
- Туганав В.В. Краткий обзор пойменных лугов Удмуртии // Сб кратких сообщений Казан. ун-та. Ботаника, почвоведение. 1968. Вып. 1. С. 8 - 12.
- Тухсанова Н.Г., Яценко Т.В. Абиотические особенности мелководий Чебоксарского водохранилища в первые три года его существования // Наземн. и вод. экосистемы. Горький, 1985. Вып. 8. С. 96 - 101.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Мир, 1980. 328 с.
- Усгинова А.А., Матвеев В.И. Флора и растительность минерализованных водоемов Куйбышевской области // Вторая конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. растениям (тез. докл.). Борок, 1988. С. 55 - 56.
- Фаткуллин А.П. Почвы пойм малых рек Татарии. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. 203 с.
- Федченко Б.А. Биология водных растений. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1925. 132 с.
- Федченко Б.А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. С. 311 - 338.
- Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / Под ред. А.В. Ступишина. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. 197 с.
- Фортуналов М.А. Физико-географический очерк // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 6 - 12.
- Фрейндлинг А.В. Динамика роста и фитомассы макрофитов малых озер южной Карелии. Ред. журн. "Биол. науки". М., 1984. 17 с. - /Деп. в ВИНТИ 25 апреля 1984 г. № 2648-84 Деп.
- Фрейндлинг А.В., Ключкина Е.А. Продукция и деструкция макрофитов и их роль в балансе органических и минеральных веществ в водоемах Карелии // Орг. вещество и биоген. элементы в водах Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 177 - 191.
- Хабидуллин Э.Г. Энергетическая ценность макрофитов и содержание в них фосфора и азота // Первая Всес. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 148 - 150.
- Хиров А., Моисеев А. Бузулукский бор // "Зеленая книга" Поволжья: Охраняемые природные территории Самар. обл. Самара: Самар. кн. изд-во, 1995. С. 329 - 334.
- Хомякова И.М. Растительность Голубого озера // Уч. зап. Казан. ун-та. 1942. Т. 101. Кн. 3. Вып. 1. С. 5 - 6.
- Цаплина Е.Н. Динамика биомассы рдеста пронзеннолистного и урути колосистой в канале Днепр-Донбасс // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 6. С. 71 - 75.
- Цаплина Е.Н. Высшая водная растительность и ее влияние на газовый режим и содержание органического вещества в каналах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1993. 20 с.
- Цвелев Н.Н. О двух новых для европейской части СССР видах из родов *Melandrium* (*Caryophyllaceae*) и *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 9. С. 1255 - 1260.
- Цвелев Н.Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // Биол. разнообразие: подходы к изуч. и сохранению. СПб, 1992. С. 193 - 201.
- Чашухин В.А. О кормовых растениях ондатры в Евразии и Северной Америке // Сб. НТИ ВНИИОЗ. Киров, 1975. Вып. 49 - 59. С. 108 - 110.
- Чеботарев А.И. Гидрологический словарь. Л.: Гидрометеопечат, 1978. 308 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Четанова Н.А. Характеристика некоторых крупных озер // Озера Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. С. 148 - 157.
- Чистяков А.Р. Лесные ресурсы Марийской АССР. Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1957. С. 95 - 103.
- Чорна Г.А. Систематический и экологический анализ высшей водной флоры бассейна р. Северский Донец // Укр. бот. журн. 1982. Т. 39. № 5. С. 12 - 16.
- Шаркинене И.В. Анализ флоры и растительности макрофитов озер восточной и южной частей Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1964. 16 с.
- Шаркинене И.В. Растительность и типы зарастания озер Литовской ССР // Первая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 101 - 103.
- Шаркинене И.В. Типы зарастания озер макрофитами в Литовской ССР // Прибалт. флора и ее историография. Вильнюс, 1984. С. 139 - 140.
- Шаркинене И.В., Трайнаускайте И.Ю. Изменения растительности озера Жувинтас за 20 лет // Растит. покров водно-болот. угодий Приморской Прибалтики. Таллин, 1986. С. 141 - 145.
- Шахматова Р.А., Тухсанова Н.Г., Сухова Е.Н., Щурганова Г.В., Разгулов Ю.И., Кравченко А.А. Результаты обследований устьевых участков реки Суры // Назем. и вод. экосистемы. Горький, 1980. Вып. 3. С. 57-65.
- Шахматова Р.А., Тухсанова Н.Г., Сухова Е.Н., Щурганова Г.В., Разгулов Ю.И., Кравченко А.А., Зимин А.Б. Гидробиологическая характеристика реки Ветлуги // Назем. и вод. экосистемы. Горький, 1981. Вып. 4. С. 3-11.
- Шенников А.П. Волжские луга Средневолжской области. Л.: Изд-во Ульяновск. окрземунавл. и окрпана, 1930. 386 с.
- Шенников А.П. Луговоеведение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 511 с.
- Шенников А.П. Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 374 с.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.
- Шехов А.Г. Фитоценологическая классификация Кубанских лиманов // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1971. № 9. С. 13 - 18.
- Широков В.М. Гидрологический режим Куйбышевского водохранилища // Берега Куйбыш. водохр. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 135 - 153.
- Широков В.М., Кривель И.И. Пруды Белоруссии. Минск: Урожай, 1987. 120 с.
- Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1980. 176 с.
- Щербаков А.В. Флора водоемов Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 25 с.
- Щербаков А.В. Классификации жизненных форм и анализ информации по региональным флорам водоемов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 2. С. 70 - 75.
- Щербаков А.В. К вопросу об оценке типов ареалов видов в связи с задачами сравнительной флористики // Матер. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. 24-26 мая 1993 г. Пенза, 1998. С. 59 - 61.
- Щербаков А.В., Тихомиров В.Н. Трудности анализа региональных флор водоемов и пути их преодоления // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 83-87.
- Щербаков А.П. Продуктивность прибрежных зарослей макрофитов Глубокого озера // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. 1950. Т. 2. С. 69 - 78.

- Эдельштейн К.К. Водные массы долинных водохранилищ. М. Изд-во МГУ, 1991. 176 с.
- Экзерцев В.А. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища // Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1958. № 10. С. 19 - 21.
- Экзерцев В.А. Некоторые закономерности в распределении зарослей гидрофитов на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та биол. водохр. 1959. № 4. С. 14 - 16.
- Экзерцев В.А. Растительность зоны временного затопления южной части Куйбышевского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохр. 1960 а. Вып. 3 (6). С. 92 - 102.
- Экзерцев В.А. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960 б. № 6. С. 10 - 13.
- Экзерцев В.А. Первые стадии зарастания мелководий волжских водохранилищ // Бюл. ИБВ. 1961. № 10. С. 11 - 13.
- Экзерцев В.А. Формирование растительности зоны временного затопления Куйбышевского водохранилища // Тез. докл. на первом науч.-тех. совещ. по вопросам изуч. Куйбыш. водохр. Ставрополь на Волге, 1962. С. 65 - 68.
- Экзерцев В.А. Формирование растительности зоны временного затопления Куйбышевского водохранилища // Матер. I науч.-тех. совещ. по изуч. Куйбыш. водохр. Куйбышев, 1963. Вып. 3. С. 133 - 135.
- Экзерцев В.А. Флора Иваньковского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М., Л.: Наука, 1966 а. С. 104 - 142.
- Экзерцев В.А. Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году его существования // Растительность волжских водохранилищ. М., Л.: Наука, 1966 б. С. 143 - 161.
- Экзерцев В.А. Зарастание водохранилищ Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 16 с.
- Экзерцев В.А. О зарастании озер различных типов // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1970. № 6. С. 8 - 11.
- Экзерцев В.А. О растительности Куйбышевского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1973. № 19. С. 18 - 21.
- Экзерцев В.А. Гидрофильная растительность // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 111-119.
- Экзерцев В.А., Белавская А.П., Кутова Т.Н. Некоторые данные о растительности волжских водохранилищ // Матер. Первой конф. по изуч. водоемов бассейна Волги "Волга-1". Куйбышев, 1971. С. 116 - 120.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Продукция растительности Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1974 а. № 24. С. 15 - 19.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Вторая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги "Волга-2". 1974 б. С. 24 - 28.
- Экзерцев В.А., Лисицына Л.И. Конспект флоры Горьковского водохранилища // Тр. Ин-та внутр. вод. АН СССР. 1974. № 28 (31). С. 100 - 116.
- Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Тр. ИБВВ. 1974. № 28 (31). С. 76 - 99.
- Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. Прибрежно-водная растительность Угличского водохранилища // Биол. аспекты изуч. водохранилищ / Тр. ИБВВ АН СССР. 1963 а. Вып. 6 (9). С. 30 - 50.
- Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. К изучению флоры Иваньковского водохранилища // Матер. по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М.: Изд-во АН СССР, 1963 б. С. 6 - 10.
- Экзерцева В.В. Продукция прибрежно-водной растительности Угличского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1961. № 11. С. 7 - 9.
- Экзерцева В.В. Большой манник (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.) на волжских водохранилищах (биологические, экологические и фитоценологические исследования): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1972. 24 с.
- Экзерцева В.В. Манник большой // Биол. флора Московской обл. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1976. Вып. 3. С. 90 - 104.
- Эфендиева Ш.М. Изучение продуктивности водных и водно-болотных растений Апшеронского полуострова // Изучение макро-микрораст. различ. раст. Бол. Кавказа. Баку, 1988. С. 62 - 65.
- Юзефчук С.В. Сем. Рдестовые - *Potamogetonaceae* Engelm. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 229 - 265.
- Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. 1966. № 19.
- Юрцев Б. А. Флора Сунгар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Восточной Сибири. Л., 1968. 236 с.
- Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3 - 22.
- Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биол. разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Матер. конференций БИН РАН и ЗИН РАН 14-15 февр. и 14-15 мая 1990 г., Ленинград (СПб). СПб, 1992. С. 7 - 21.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретич. и методич. проблемы сравнит. флористики: Матер. II рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. С. 219 - 241.
- Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706 - 1718.
- Ярошевич А.Я., Карпова Г.А. Влияние проточности на формирование высшей водной растительности пойменных водоемов Нижнего Дняпра // Актуал. вопросы водной экологии: Матер. конф. молодых ученых. Киев, 22-24 ноября 1989 г. Киев, 1990. С. 166 - 168.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 474 с.
- Anderson M.R., Kalff J. Submersed aquatic macrophyte biomass in relation to sediment characteristics in ten temperate lakes // Freshwater Biol. 1988. Vol. 19. N 1. P. 115 - 121.
- Barker W.T., Fulton G.W. Classification of wetland vegetation in North Dakota // Proc. N.D. Acad. Sci. 1982. Vol. 36. P. 64.
- Bayly I.L., O'Neill T.A. A Study of introgression in *Typha* at Point Pelee Marsh, Ontario // Can. Field Nat. 1971. Vol. 85. N 4. P. 309 - 314.
- Beal O.E. Taxonomic revision of the genus *Nuphar* of North America and Europe // J. Elisha Mitchell Sci. Soc., Chapel Hill, 1956. Vol. 72. P. 314 - 346.
- Bernantowicz S., Pieczyńska E., Radziej J. The biomass of macrophytes in lake Śniardwy // Bul. de L' Acad. Polonaise des Sciences Cl. II. 1968. Vol. 16. N 10. P. 625 - 629.
- Bernard J.M., Solander D., Květ J. Production and dynamics in *Carex* wetlands // Aquat. Bot. 1988. Vol. 30. N 1-2. P. 125 - 147.
- Best E.P.H., Dassen J.H.A. Biomass stand area, primary production characteristics and oxygen regime of the *Ceratophyllum demersum* population in Lake Vechten. The Netherlands // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1987. Vol. 76. N 4. P. 347 - 367.
- Best E.P.H., de Vries D., Riens A. The macrophytes in the Loosdrecht Lakes: A story of their decline in the course of eutrophication

- tion // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. Stuttgart, 1984. Vol. 22. Pt 2. P. 868 - 875.
- Blindow I. Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms // Freshwater Biol. 1992 a. Vol. 28. N 1. P. 9-14.
- Blindow I. Long- and short- term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes // Freshwater Biol. 1992 b. Vol. 28. N 1. P. 15 - 27.
- Boutin C., Keddy P.A. A functional classification of wetland plants // J. Veget. Sci. 1993. Vol. 4. N. 5. P. 591 - 600.
- Canfield D.E.Jr., Duarte C.M. Pattern in biomass and cover of aquatic macrophytes in lakes: a test with Florida lakes // Can. J. Fresh. and Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. N 11. P. 1976 - 1982.
- Canfield D.E., Hoyer M.V., Duarte C.M. An empirical method for characterizing standing crops of aquatic vegetation // J. Aquat. Plant Manag. 1990. Vol. 28. July. P. 64 - 69.
- Cayouette J., Callling P.M. Hybridization in the genus *Carex* with special reference to North America // Bot. Rev. 1992. Vol. 58. N 4. P. 351 - 440.
- Chistensen K.I. En bestemmelsesnoegle til Pil (*Salix*) i Danmark // Meddel. Atl. Fl. Dan. 1997. Vol. 3. P. 1 - 30.
- Collis S.L., Glenn S.M. A hierarchical analysis of species abundance patterns in grassland vegetation // Amer. Natur. 1990. N 5. P. 633 - 648.
- Cook Ch.D.K. Aquatic plants endemic to Europe and the Mediterranean // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1983. Vol. 103. N 4. P. 539 - 582.
- Cowardin L.M., Carter V., Golet F.C., Laroe E.T. Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States. FWS30BS-79/31. Washington DC. 1979. 131 p.
- Crowe T.M. Species as units of evolution, classification and conservation // 8th Pan-Afr. Ornitol. Congr. Birds and Afr. Environ, Burundi. 1992/Ann. Sci. Zool. 1993. Vol. 268. P. 17 - 19.
- Dandy J.E., Taylor G. Studies of British Potamogetons. 1. The typification of Potamogeton pusillus // J. Bot. (London). 1938. Vol. 16. P. 89 - 92.
- Diamond J.M. Horrible plant species // Nature (Gr. Brit.). 1992. Vol. 360. N 6405. P. 627-628.
- Diaz Gonzalez T.E., Llamas F. Aportaciones al conocimiento del genero *Salix* L. (*Salicaceae*) en la provincia de Leon (NW Espana) // Acta bot. malac. 1987. Vol. 12. P. 111 - 150.
- Dostál J. Seznam cévnatých rostlin květeny československé. Praha-Troja, 1982. 408 s.
- Dykyjová D., Ondok J., Priban K. Seasonal changes in productivity and vertical structure of reed-stands (*Phragmites communis* Trin.) // J. Photosynthetica, Praha. 1970. Vol. 4. P. 280 - 287.
- Dykyjová D., Véber K., Pribán K. Productivity and root/shoot ratio of reedswamp species growing in outdoor hydroponics cultures // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 1971. Vol. 6. N 2. P. 233 - 254.
- Eriksson F. The macrophytes and their production in Lake Vitlampä // Scr. Limnol. Upsal. 1974. Vol. 9. 57 p.
- Fassett N.C., Caltoun B.M. Introgression between *Typha latifolia* and *T. angustifolia* // Evolution. 1952. Vol. 6. P. 367 - 379.
- Fiala K., Květ J. Kobylské jezero - předobraz údolní nádrže Nové Mlýny ? / J. Heteša, P. Marvan. Biologie nové napuštěné nádrže // Studie ČSAV, Praha, 1984. N 8. S. 99 - 107.
- Fischer G. Die bayerischen Potamogeton und Zannichellien // Ber. Bayer. Bot. Ges. 1907. N 11. S. 20 - 162.
- Flora of the Great Plains. 2nd ed. / R.L. McGregor, T.M. Barkley, R.E. Brooks and al. Univer. Press of Kansas, 1991. 1402 p.
- Fraser D. Aquatic feeding by a wood-chuck // Can. Field-Natur. 1979. Vol. 93. N 3. P. 309 - 310.
- Fryer A., Bennett A. Potamogetons (pond weeds) of the British Isles with descriptions of all the species, varieties and hybrids. London, 1915. 94 p., 60 pl.
- Garcke A. Illustrierte Flora Deutschland und angrenzende Gebiete. Berlin, Hamburg, 1972. 1608 s.
- Garver E.G., Duple D.R., Pratt D.C. Seasonal patterns in accumulation and partitioning of biomass and macronutrients in *Typha* ssp. // Aquat. Bot. 1988. Vol. 32. N 1-2. P. 115 - 127.
- Garver E.G., Pratt D.C., Duple D.R. implications of seasonal biomass and macronutrient cycling on biomass harvesting options for *Typha* ssp. // Biomass Energy ind.: Proc. Int. Conf. Orleans, 11-15 may, 1987. London, New York, 1987. P. 116-122.
- Gehu J.-M. Le concept de sigmassotiation et son application à l'étude du paysage végétal des falaises atlantique français // Plant Species and Plant Communities. Hague - Boston - London, 1978. P. 127-135.
- Gleason H.A., Cronquist A. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. 2nd ed. New York Botanical Garden, 1991. 910 + lxxv p.
- Goldyn H. Biomass of macrophytes in the channel running through agricultural areas // Ecol. pol. 1984. Vol. 32. P. 167-176.
- Golub V.B., Saveljeva L.F. Vegetation of the Lower Volga Limans (Basins Without Outflow) // Folia Geobot. Phytotax. Praha. 1991. Vol. 26. P. 403 - 430.
- Goulder R. Day-time variations in the rates of production by two natural communities of submersed freshwater macrophytes // J. Ecol. 1970. Vol. 58. July. P. 521 - 528.
- Graebner P. Potamogeton (Tourn.) L. / A. Engler. Das Pflanzenreich. 1907. Bd. 31 (IV, 11). S. 39 - 142.
- Hagström J.O. Critical researches on the Potamogetons // Kungl. Svenska Vetenskapakadd. Handl. Nov. ser. 1916. Vol. 55. N 5. P. 1 - 281.
- Haynes R.R. A revision of North American Potamogeton subsection Pusilli (Potamogetonaceae) // Rhodora. 1974. Vol. 76 (808). P. 564 - 649.
- Heitto L. Macrophytes in Finnish forest lakes and possible effects of airborne acidification // Acidification in Finland. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1990. P. 963 - 972.
- Hejný S. Dynamic changes in the macrophyte vegetation of South Bohemian Fishponds after 35 years // Folia Geobot. Phytotax. Praha. 1990. Vol. 25. N 3. P. 245 - 255.
- Hejný S., Květ J., Dykyjová D. Survey of biomass and net production of higher plant communities in fishponds // Folia Geobot. Phytotaxon. 1981. Vol. 16. P. 73 - 94.
- Hejný S., Soukupová L., Tomšovic P., Ostrý I. Geobotanická studie stuliku malého, *Nuphar pumila* (Timm) DC. v jižních Čechách // Sb. Jihočesk. muz. Česk. Budějov. Přír. vědy, 1982. Vol. 22. N 1. P. 3-20.
- Herr W., Wiegand G. Die Potamogetonaceae Niedersächsischer Pliessgewässer, teil 2 // Gött. Florist. Rundb. 19. Jahrg. Mai 1985. H. 1. S. 2 - 14.
- Heslop-Harrison Y. *Nuphar intermedia* Ledeb., a presumed relict hybrid, in Britain // Watsonia. 1953. Vol. 3. P. 7 - 25.
- Hrovdová Z. Ekologická studie druhů *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla a *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.: Kand. diss. práce BÚČSAN. Průhonice, 1980. 256 s.
- Hrovdová Z. Growth of *Butomus umbellatus* at a stable water level // Folia Geobot. Phytotaxon. Praha, 1989. Vol. 24. N 4. P. 371-3.
- Husák Š. Zhodnocení stavu vegetačního krytu zaježděného území před napuštěním nádrže / J. Heteša, P. Marvan (ed.). Biologie nové napuštěné nádrže // Studie ČSAV. Praha, 198. N 3. S. 85 - 93.

- Husák Š., Gorbik V.P. Makrophyte biomass in the Kiev reservoir (Ukraine) // Folia Geobot. Phytotaxon. Praha, 1990. Vol. 25. N 3. P. 265 - 273.
- Jäger F. Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale // Feddes Rep. 1968. Bd. 79. N 3-5. S. 3 - 98.
- Jäger F. J. Charakteristische Typen mediterran-mitteleuropäischen Pflanzenareale // Feddes Rep. 1970. Bd. 81. S. 1 - 5.
- Jakobsen D., Sand-Jensen K. Invertebrate herbivory on the submerged macrophyte *Potamogeton perfoliatus* in a Danish Stream // Freshwater Biol. 1994. Vol. 31. N 1. P. 43 - 52.
- Jones M.B. Wetlands // Photosynth. Contrast. Environ. Amsterdam e. a. 1986. P. 103 - 138.
- Jonsell B. Taxonomy and distribution of *Rorippa* (Cruciferae) in the southern USSR // Svensk. Bot. Tidskr. 1973. Bd. 67. q 3. S. 281 - 302.
- Kjell D. Reduction of aquatic vegetation following the colonization of a northern Swedish lake by the muskrat, *Ondatra zibethica* // Oecologia. 1979. Vol. 38. N 1. P. 101 - 106.
- Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaja E.A. The USSR vegetation synlaxa Prodromus. Moscow: Published by G.E. Vilchek. 1991. 346 p.
- Koumli-Sovantzi L., Vallianatou I. Floristic notes from aquatic stands of Central Greece (Sterea Ellas) // Candollea. 1994. Vol. 49. N 1. P. 195 - 207.
- Krahulec F. *Typha x glauca*, přelizerý (?) kříženec orobince šířolistého a úzkolistého // Zpr. Čz. Bot. Společ. Praha. 1989. R. 24. S. 91-97.
- Kronfeld M. Monographie der Gattung *Typha* Tourn // Verh. Zool.-Bot. Ges., Wien., 1889. Vol. 39. P. 89-192.
- Kukkonen I., Toivonen H. Taxonomy of wetland carices // Aquat. Bot. 1988. Vol. 30. N 1-2. P. 5 - 22.
- Kusler J. Wetlands delineation: an issue of science or politics? // Environment. March 1992. Vol. 34. No. 2. P. 7-11. 29 - 37.
- Kusler J.A., Mitsch W.J., Larson J.S. Wetlands // Sci. Amer. 1994. Vol. 270. N. 1. P. 50 - 56.
- Květ J. Growth analysis of fishpond littoral communities // Ecol. Stud. 1978. Vol. 28. P. 198 - 206.
- Květ J., Husák Š. Primary data on biomass and production estimates in typical stands of fishpond littoral plant communities // D. Dyková, J. Květ (ed.). Ecol. Stud. 1978. Vol. 28. P. 211 - 216.
- Lautenschlager-Fleury D., Lautenschlager-Fleury E. Zur Unterscheidung von *Salix fragilis* von ihrem Bastard *Salix rubens* // Bauhinia. 1993. Bd. 11. N 1. S. 35 - 36.
- Lindeboom H.J., De Klerk H.A.J., Driessche V.D., Sandee A.J.J. Production and decomposition of eelgrass (*Zostera marina* L.) in saline Lake Grevelingen // Hydrobiol. Bull. 1982. Vol. 16. N 1. P. 93 - 102.
- Lipkin Y., Beer S., Best E.P.H., Kairesalo T., Salonen K. Primary production of macrophytes: terminology, approaches and methods // Aquatic Botany. 1986. Vol. 26. N 2. P. 129 - 142.
- Lodge D. Herbivory on freshwater macrophytes // Aquat. Bot. 1991. Vol. 41. N 1-3. P. 125 - 224.
- Lugo A.E., Brown S., Brinson M.M. Concepts in Wetland ecology // Forest. Wetlands. Amsterdam etc. 1990. P. 53 - 85.
- Luther H. *Typha angustifolia* x *latifolia* L. (*T. x glauca* Godr.) i Ostfennoskandien // Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 1947. Vol. 23. 1946-1947. P. 66 - 75.
- Madsen J.D., Adams M.S. The seasonal biomass and productivity of the submersed macrophytes in a polluted Wisconsin stream // Freshwater Biol. 1988. Vol. 20. N 1. P. 41 - 50.
- Magnus L. Species - where's the problem? // Taxon. 1992. Vol. 41. P. 315 - 317.
- Marcot B.G. Limnology, vegetation, and classification of coast range slum-formed ponds // Northwest. Sci. 1990. Vol. 64. N 1. P. 55 - 63.
- Marion L., Marion P., Clergeau Ph. Causes and consequences of accelerated eutrophic evolution of the lake of Grand-Lieu, France // Conserv. et dev. gestion intégrée zones humides: 3<sup>ème</sup> Conf. int. zones humides, Rennes, 19-23 sept., 1988. Paris, 1989. P. 219 - 220.
- Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski // Warszawa, 1984. 298 s.
- Menéndez M., Comín F.A. Seasonal patterns of biomass variation of *Ruppia cirrosa* (Petation) Grande and *Potamogeton pectinatus* L. in a coastal lagoon: [Pap.] Topics Mar. Biol.: Proc. 22nd Eur. Mar. Biol. Symp., Barcelona, Aug., 1987 // Sci. mar. 1989. Vol. 53. N 2-3. P. 633 - 638.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Text und Kartenband. Jena, 1965. 584 s.; 418 s.
- Moristo L. Die Seetypen Finlands auf floristischer und vegetations-physiognomischer Grundlage // Ann. Bot. Soc. Vanamo, 1941. Vol. 15. P. 1 - 312.
- Nilsson Ch., Grelsson G., Johansson M., Sperens U. Patterns of plant species richness along riverbanks // Ecology. 1989. Vol. 70. N 1. P. 77 - 84.
- Ondok J. P. Estimation of seasonal growth of underground biomass // Pond Littoral Ecosyst. Struct. and Funct. Meth. and Results Quant. Ecosyst. Res. Czech. IBP Wetland Proj. Berlin e a., 1978. P. 193. 285 - 291.
- Ondok J., Květ J. Selection of sampling areas in assessment of production // Ecol. Stud. 1978. Vol. 28. P. 163 - 174.
- Otaheľová H. Macrophytic communities of open water surfaces in the Danubian Plain (Czechoslovakia) // Folia Geobot. Phytotaxon. Praha. 1990. Vol. 25. N 3. P. 239 - 243.
- Passarge H. Lemnetales-Gesellschaften Mitteleuropas // Doc. phytosociol. 1992 a. Bd. 14. S. 367 - 385.
- Passarge H. Zur Syntaxonomie mitteleuropäischer Nymphaeiden-Gesellschaften // Tuexenia. 1992 b. N 12. S. 257 - 273.
- Pavlov D.S., Vilenkin B.Ja. Present State of the Environment Biota, and Fisheries of the Volga River // Proceedings of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 106. P. 504 - 514.
- Plasencia F.J.M. Biomasa de las partes subterráneas en *Typha domingensis* (Pers) Kunth. // Acad. cienc. Cuba. Inf. cient.-téc. 1981. N 180. 12 p.
- Preston C.D. The *Potamogeton* L. taxa described by Alfred Fryer // Watsonia (Gr. Brit.). 1988. Vol. 17. N 1. P. 23-35.
- Preston C.D. Pondweeds of Great Britain and Ireland. London. 1995. 352 p.
- Pridmore J., Dartnall H.J.D. The biology of an Antarctic aquatic moss community // Freshwater Biol. 1978. Vol. 8. N 5. P. 469 - 480.
- Raspopov I.M., Ekzerceev V.A., Koreljakova I.L. Production by freshwater vascular plant (macrophyte) communities of lakes and reservoirs in the European part of the U.S.S.R. // Folia Geobot. Phytotaxon. 1977. Vol. 2. N 2. P. 113 - 120.
- Rintanen T. Botanic lake types in Finnish Lapland // Ann. bot. fenn. 1982. Vol. 19. N 4. P. 247 - 274.
- Rogers K.H., Breen C.M. Growth and reproduction of *Potamogeton crispus* in a South African lake // J. Ecol. 1980. Vol. 68. N 2. P. 561 - 571.
- Roman C.T., Albe K.W. Production ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Cape Cod marsh-estuarine system, Massachusetts // Aquat. Bot. 1988. Vol. 32. N 4. P. 353 - 363.
- Runge F. Schwankungen der Vegetation nordwestdeutscher

- Heideweiher. II. // Ath. Naturwiss. Ver. Bremen. 1988. Bd. 41. N 1. S. 1 - 16.
- Sanda V., Popescu A., Peicea J. Cenotaxy of vegetae groups in the class Lemnetae W. Kock et Tx. 1954 in Romania // Feddes rept. 1987. Vol. 98. N 7-8. P. 441 - 446.
- Sand-Jensen K., Madsen T.V. Invertebrates graze submerged rooted macrophytes in lowland streams // Oikos. 1989. Vol. 55. N 3. P. 420 - 423.
- Schloesser D.W., Edsall Th.A., Manny B. Growth of submerged macrophyte communities in the St. Clair - Detroit river system between Lake Huron and Lake Erie // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. N 6. P. 1061 - 1065.
- Schmidt C. Die Wassermosvegetation im Bergland Westfalens // Abh. Westfal. Mus. Naturk. 1993. Bd. 55. N 4. S. 1 - 51.
- Schmidt H. Das Schilf (*Phragmites communis*) Material zu einer Faktorenanalyse // Prax. Naturwiss. Biol. 1983. Bd. 32. N 7. S. 202 - 214.
- Scott M.L., Hauskins J. Effects of grazing by chrysomelid beetles on two wetland herbaceous species // Bekll. Torrey Bot. Club. 1987. Vol. 114. N 1. P. 13 - 17.
- Sharma K.P., Pradhan V.N. Study on growth and biomass of underground organs of *Typha angustata* Bory & Chaub. // Hydrobiol. 1988. Vol. 98. N 2. P. 147 - 151.
- Skuhřavý V. Invertebrates: destroyers of common reed // Pond Littoral Ecosist. Struct. and Funct. Meth. and Results Quant. Ecosyst. Res. Czech. IBP Wetland Proj. Berlin e. a., 1978. P. 376 - 388.
- Smith C.S., Adams M.S., Gustafson T.D. The importance of belowground mineral element stores in cattails (*Typha latifolia* L.) // Aquat. Bot. 1988. Vol. 30. N 4. P. 343 - 352.
- Smith S.G. Natural hybridization among three species of cattail (*Typha*) in California // Amer. J. Bot. 1962. Vol. 62. P. 678.
- Smith S.G. Experimental and natural hybrids in North American *Typha* (*Typhaceae*) // Am. Midl. Nat. 1967. Vol. 78. P. 257 - 287.
- Smith S.G. *Typha*: Its taxonomy and the ecological significance of hybrids // Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol., Stuttgart. 1987. Vol. 27. P. 129 - 138.
- Standley I.A. Systematic of the Acutae Group of *Carex* (*Cyperaceae*) in the Pacific Northwest // Syst. Bot. Monogr. 1985. Vol. 7. P. 1 - 106.
- Stott K.G. Nomenclature of the Promising Biomass Coppice Willows, *Salix x verrucans* Tausch ex Kern., *Salix dasyclados* Wimm., and *Salix "Aquatica Gigantea"* // Bot. J. Scotl. 1991. Vol. 46. P. 137 - 144.
- Tazic P.P., Anderson R.V., Day D.M. The development of an aquatic vegetation community in Pool 19, Upper Mississippi River // J. Freshwater Ecol. 1993. Vol. 8. N 1. P. 19 - 26.
- Tiner R.W. The concept of a hydrophyte for wetland identification // Bioscience. 1991. Vol. 41. N 4. P. 236 - 247.
- Tiner R.W. Using plants as indicators of wetland // Proc. Acad. Natur. Sci. Phila. 1993. Vol. 144. N 7. P. 240 - 253.
- Toivonen H., Bäck S. Changes in aquatic vegetation of a small eutrophicated and lowered lake (southern Finland) // Ann. bot. fenn. 1989. Vol. 26. N 1. P. 27 - 28.
- Tsuchiya Takayoshi, Shinozuka Atsushi, Ikusima Isao. Population dynamics, productivity and biomass allocation of *Zizania latifolia* in an aquatic - terrestrial ecotone // Ecol. Res. 1993. Vol. 8. N 2. P. 193 - 198.
- Tuxen R. Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten // Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae. 1973. Vol. 19. N 1-4. P. 379 - 384.
- Twilley R.R., Blanton L.R., Brinson M.M., Davis G.J. Biomass production and nutrient cycling in aquatic macrophyte communities of the Chowan River, North Carolina // Aquat. Bot. 1985. Vol. 22. N 3-4. P. 231 - 252.
- Ulrich K.E., Burton T.M. An experimental comparison of the dry matter and nutrient distribution patterns of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L., *Sparganium eurycarpum* Engelm. and *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steudel // Aquatic. Bot. 1988. Vol. 32. N 1-2. P. 129 - 139.
- Verhoeven J.T.A., Schmitz M.B., Pons T.L. Comparative demographic study of *Carex rostrata* Stokes, *C. diandra* Schrant and *C. acutiformis* Ehrh. in fens of different nutrient status // Aquat. Bot. 1988. Vol. 30. N 1-2. P. 95 - 108.
- Wade P.M. The colonization of disturbed freshwater habitats by Characeae // Folia Geobot. Phytotax. Praha. 1990. Vol. 25. N 3. P. 275 - 278.
- Wagenitz G. Bidens L. // Hegi G. Illustr. Flora von Mitteleuropa. 2 Aufl. Berlin; Hamburg, 1979. Bd. 6. T. 3. q 8. S. 219 - 237.
- Wallace J.B., O'Hop J. Life on a fast pad: waterlily leaf beetle impact on water lilies // Ecology. 1985. Vol. 66. N 5. P. 1534 - 1544.
- Walter C.M. Aquatic plants of United States. Ithaca, 1944. 374 p.
- Westlake D.F. Macrophytes // River Ecology. Oxford et al., 1975. P. 106 - 128.
- Westlake D.F. The primary productivity of water plants // J.J. Synoens, S.S. Hooper and P. Compère (Ed.). Studies on Aquatic Vaskular Plant. / R. Bot. Soc. Belgium, Brussels, 1982. P. 165 - 180.
- Wiegand G. Struktur, Verbreitung und Bewertung von Makrophytengesellschaften niedersächsischer Fließgewässer // Limnologia (Berlin). 1981. Bd. 13. H. 2. S. 427 - 448.
- Wiegand G. Notes on pondweed outlines for a monographical treatment of the genus *Potamogeton* L. // Feddes rept. 1988. Vol. 99. N 7-8. P. 249 - 266.
- Wiegand G., Kadono Y. Growth and development of *Potamogeton malainus* in SW Japan // Nord J. Bot. 1989. Vol. 9. N 2. P. 167 - 178.
- Wienhuis P.H., Ierland van E.T. Consumption of eelgrass, *Zostera marina*, by birds and invertebrates during the growing season in Lake Grevelingen (SW Netherlands) // Neth J. Sea Res. 1978. Vol. 12. N 2. P. 180 - 194.
- Wiggers N.L., Nielsen K., Sand-Jensen K. High rates of production and mortality of submerged *Sparganium emersum* Rehman during its short growth season in eutrophic Danish stream // Aquat. Bot. 1985. Vol. 22. N 3-4. P. 325 - 334.
- Wilén B.O. The U.S. Fish and Wildlife Service's National Wetlands Inventory // Biol. Rept. / US Dep. Inter. Fish and Wildlife Serv. 1990. N 18. P. 9 - 26.

## Оглавление

Введение .....	3
Часть 1. Методы и территория исследований .....	4
Глава 1. Методы исследований .....	4
1.1. Полевые методы .....	5
1.2. Лабораторные методы .....	5
1.3. Камеральные методы .....	5
Глава 2. Физико-географическое описание Среднего Поволжья .....	7
2.1. Геоморфология, геология и тектоника .....	8
2.2. Климат .....	11
2.3. Гидрология и гидрохимия .....	11
2.3.1. Реки .....	11
2.3.2. Озера .....	16
2.3.3. Водохранилища .....	21
2.3.4. Пруды .....	25
2.3.5. Болота .....	26
2.4. Почвы .....	27
2.5. Растительность .....	27
2.6. Природное районирование Среднего Поволжья .....	33
Часть 2. Гидробиотическая характеристика водотоков и водоемов Среднего Поволжья .....	40
Глава 3. Флора .....	40
3.1. Описание флоры .....	42
3.2. Анализ флоры .....	71
3.2.1. Систематический состав флоры .....	71
3.2.2. Экологический состав флоры .....	81
3.2.3. Географический состав флоры .....	82
3.2.4. Встречаемость и активность видов флоры .....	86
3.3. Особенности флоры разных типов водных экосистем .....	90
3.3.1. Флора водотоков .....	90
3.3.2. Флора водораздельных озер .....	95
3.3.3. Флора стариц .....	98
3.3.4. Флора водохранилищ .....	102
3.3.5. Флора прудов .....	107
Глава 4. Растительность .....	111
4.1. Синтаксономический состав .....	111
4.2. Характеристика синтаксонов .....	115
Глава 5. Фитопродукция .....	141
5.1. Продукционные характеристики макрофитов и их сообществ .....	141
5.1.1. Биомасса .....	142
5.1.2. Продукция .....	153
5.2. Запасы макрофитов в водотоках и водоемах Среднего Поволжья, степень и интенсивность их зарастания .....	156
5.2.1. Реки .....	156
5.2.2. Водораздельные озера .....	163
5.2.3. Старицы .....	165
5.2.4. Водохранилища .....	169
5.2.5. Пруды .....	177
Глава 6. Закономерности зарастания водотоков и водоемов .....	180
6.1. Реки .....	182
6.2. Водораздельные озера .....	185
6.3. Старицы .....	187
6.4. Водохранилища .....	189
6.5. Пруды .....	192
Заключение .....	194
Список литературы .....	195

**В.Г. Папченко**

**Растительный покров водоемов и водотоков  
Среднего Поволжья**

Издательство:

Международный университет бизнеса и новых технологий. МУБиНТ.

Лицензия: ЛР № 071542 Комитета РФ по печати 24.11.97 г.

Отпечатано в Центре малой полиграфии МУБиНТ.

г. Ярославль, ул. Советская, 80.

Формат А4

Печ. л. - 13,4

Тираж 250 экз.