



**ГИДРОФИЛЬНЫЙ КОМПОНЕНТ  
В СРАВНИТЕЛЬНОЙ  
ФЛОРИСТИКЕ**

*Научный редактор А.И. Кузьмичев*

**Рыбинск, 2004**

УДК 581.9.

**ГИДРОФИЛЬНЫЙ КОМПОНЕНТ В СРАВНИТЕЛЬНОЙ  
ФЛОРИСТИКЕ. - Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати»,  
2004. — 256 с.**

*Научный редактор А.И. Кузьмичев*

Сборник содержит работы по структуре гидрофильной флоры и растительности. Предметом рассмотрения является типологический анализ гидрофильного компонента растительного покрова в понятиях и терминах современной сравнительной флористики. Обсуждаются вопросы дифференциации локальных и региональных гидрофильных флор, флороценогенетических связей гидрофитов, создания баз данных.

Сборник рассчитан на специалистов по гидрофильной флоре и растительности.

Издание осуществлено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках инициативного проекта «Новые подходы в изучении структуры и динамики гидрофильного компонента растительного покрова Европейской России в условиях ускоренной антропогенной трансформации водоемов».

Грант РФФИ № 03-04-49215.

**HYDROPHILIC COMPONENT IN COMPARATIVE  
FLORISTICS. - Rybinsk, 2004. — 256 p.**

*Science editor A.I. Kuz'michev*

This book includes papers on structure of hydrophilic flora and vegetation.

The book focuses on a typological analysis of the hydrophilic component of the vegetative cover on the basis of notions and terms of the modern comparative floristics. The consideration is given of the problems of differentiation of local and regional hydrophilic flora, floraceno-genetic relationships of hydrophytes, creation of data bases.

The collection articles are intended for specialists in hydrophilic flora and vegetation.

The publication of the book was supported by the Russian Foundation for Fundamental Investigations in the framework of the Project «New approaches for the study of structure and dynamics of a hydrophilic component of the vegetative cover in the European Russia under conditions of accelerated anthropogenic transformation of waterbodies».

Grant RFFI №03-04 49215.

© Коллектив авторов, 2004

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Методология современной сравнительной флористики разработана на материалах полных территориальных совокупностей видов растений (ПТСВР), преимущественно северных регионов. Использование ее подходов и методов для отдельных эколого-ценотических комплексов растительного покрова, представляющих неполные территориальные совокупности видов растений (НТСВР), связано с рядом трудностей. Эти вопросы применительно к гидрофильному компоненту растительного покрова авторы настоящего сборника и другие исследователи активно разрабатывают на водоемах разных типов бывшего Союза. Результаты исследований отражает тематика данного сборника.

Гидрофильный компонент представляет специфическое образование в общей структуре растительного покрова. Его определяют экологическая природа гидрофитов, систематическая и ценотическая структуры, своеобразие экобиоморф и другие особенности.

Первое с чем сталкивается любой исследователь, имеющий дело с выборкой, взятой по какому-либо признаку (экологическому, ценотическому, биоморфологическому и т.д.) - соотношение части и целого. Вопрос, вообще философский, формально выходящий за рамки узкопрофессиональных тематик, но его преломление к конкретному объекту исследований многое предопределяет. Исследователь, оперируя какой-либо выборкой видов, например лесной, луговой, водной, болотной типологический анализ часто неосознанно проводит по правилам и процедурам, принятыми для ПТСВР. В этом случае дифференцируемые типологические элементы у разных авторов даже для одного водоема оказываются несопоставимыми из-за разного понимания объема выборки. Концепция соотношения части и целого при анализе флористических выборок более полно и объективно высвечивает типологическое разнообразие гидрофильного компонента, его место в общей

структуре флоры изучаемой территории, дает возможность объективной оценки богатства локальных и региональных гидрофильных флор. Разумеется, это более сложная и трудоемкая операция, предполагающая кроме свободного владения понятиями и терминами современной сравнительной флористики, но и знаний по ботанической географии, фитоценологии.

В сборнике рассматривается круг вопросов, связанных с использованием идей сравнительной флористики в изучении гидрофитов. Пожалуй, самый интересный и многообещающий из них, специально разработанный авторами для гидрофильного компонента, - метод парциальных флор, представляющих элементарные флоры микроэкотопов, дифференцированных и интегрированных вследствие высокой динамичности водной среды в пространстве и во времени. Подобный подход дает новую фактологическую основу в понимании ценотического строя гидрофильной растительности, направленности сукцессий, экогенетических связей видов, происхождения экобиоморф. Стоит остановиться на следующем. При выделении типов местообитаний авторы исходили из основных средообразующих факторов, благоприятствующих развитию гидрофитов. На водоемах пойменного залегания таковыми являются аллювиальный режим и русловые процессы. Взаимодействуя, они могут подавлять или уничтожать развитие гидрофильной растительности. На водораздельных водоемах, независимо от их происхождения (тектонического, карстового, водно-ледникового, эолового) основным средообразующим фактором выступает прогрессирующее заболачивание и заторфование путем сплавинообразования и непосредственного зарастания. Высокий уровень отечественного ландшафтоведения, озероведения, обилие региональных очерков по типологии рек и озер вызывает желание дать более дробную классификацию парциальных флор водоемов. Однако сосудистые покрытосемянные на водоемах занимают ограниченную зону жизни в пределах литорали и мелководий, независимо от про-

исхождения озерных котловин. Численность парциальных флор на водоемах не может быть высокой.

Успех использования подходов и методов современной сравнительной флористики для эколого-ценотических выборок предполагает их положение в структуре формирующейся науки о растительном покрове (НОР), четкость и корректность понятийно-терминологического аппарата. Это особенно актуально для исследователей, работающих с гидрофитами. Сборник открывается статьей, в которой формулируются предмет и задачи гидрофитологии, поднимаются вопросы терминологии.

Основная цель выпускаемого сборника - привлечь внимание к перспективности подходов и методов сравнительной флористики, открывающих оперативный простор для новых и нетривиальных обобщений и интерпретаций, создания теории гидрофитологии.

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований грант № 03-04-49215.

УДК 581.526.3.08

*А.И. Кузьмичев, А.В. Славгородский*

**РАЗВИТИЕ ТЕОРИЙ И МЕТОДОВ СРАВНИТЕЛЬНОЙ  
ФЛОРИСТИКИ В ИЗУЧЕНИИ СТРУКТУРЫ  
ГИДРОФИЛЬНОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОГО  
ПОКРОВА**

**1. Гидрофитология – наука о гидрофитах**

Гидрофитология (от латинизированного греческого *hydor* – вода, *phyton* – растение, *logos* – слово, учение) – научная дисциплина, занимающаяся изучением гидрофильных растений. Объектом исследований являются гидрофиты, представленные в аквальных фитоценозах на 95 – 97% цветковыми (покрытосеянными) растениями. Немногочисленную группу (3 – 5 %) составляют гидрофильные папоротники, хвощи и представители некоторых других систематических групп. Предметом изучения гидрофитологии на сегодняшний день является таксономическое, биоморфологическое, ценоотическое разнообразие гидрофитов, экология, географическое распространение, генезисные связи, роль и значение в общей структуре растительного покрова.

Гидрофитология в семействе специальных научных дисциплин изучающих определенные эколого-ценотические типы растительного покрова (болотоведение, луговедение, лесоведение и др.) интенсивно развивается в последние десятилетия в связи с осознанием роли гидрофитов в функционировании водных экосистем. Немаловажную роль сыграло и создание водохранилищ на больших и малых реках, интенсивно зарастающих водной растительностью, что не всегда представляет положительный момент. В наши дни науку о гидрофитах отличает поиск новых современных подходов и методов, внимание к стройности и логичности понятийно-терминологического аппарата, месту этой дисциплины в системе интегральных наук о растительном покрове.

В настоящее время расширяется круг исследователей, занимающихся гидрофильными растениями. Проводятся специализированные конференции и школы. Ежегодно в России и сопредельных государствах, прежде входивших в СССР, защищается до десятка кандидатских и докторских диссертаций по этой экологической группе растений. Библиографический указатель работ по гидрофильным растениям бывшего Союза включает 2950 публикаций (Кузьмичев, 2002).

В целом эта экологическая группа растений привлекает все большее внимание исследователей. Изучение водных и прибрежно-водных растений представляет не только собственный, научный интерес, но и прикладной в связи с проблемой “чистой воды”.

Как известно, наука имеет интернациональный характер. На самом деле, частные ботанические узкоспециализированные дисциплины в содержательном отношении несут национальный оттенок, отражая естественно-исторические условия существования изучаемого типа растительного покрова. Например, болотоведение могло сформироваться только в России, самой “болотной” стране мира с огромным разнообразием болот и торфяников и соответственно разнообразия растительности. Отечественное болотоведение выросло в крупную и авторитетную национальную школу, оказав влияние на болотоведов других стран. Лидерство сохраняется до сих пор.

Гидрофитология по некоторым параметрам – формирующаяся научная дисциплина. Имеются предпосылки создания сильной и авторитетной национальной школы гидрофитологии. Укажем их. 1) Россия – одна из крупных “водных” стран мира. Это озера, крупные реки и созданные на них каскады водохранилищ, побережья северных морей, часто с доминированием в растительном покрове гидрофитов, побережья внутренних морей, пруды и каналы, другие естественные и искусственные водоемы. 2) Разнообразие климатических условий, накладывающих глубокий отпечаток на структуру растительного покрова вод. Это евразийский бореальный вариант гидрофильной флоры и растительности, развивающийся в иных природных условиях, чем в Западной Европе и Северной Америке. Главное отличие определяется продолжительным зимним антициклоном, устанавливающимся над большей частью территории России, длительным ледоставом, бурными весенними половодьями. 3) Наличие кадров ученых, занимающихся гидрофильными растениями, усиливающегося притока молодых кадров. 4) Зарубежные национальные коллективы и отдельные исследователи, специализирующиеся по данной экологической группе растений, опыт и наработки которых целесообразно использовать на евразийских водоемах России и сопредельных государств.

### ***1.1. Истоки гидрофитологии в России–СНГ***

Частные ботанические дисциплины зарождаются и проходят последовательные этапы развития в недрах национальных научных коллективов, что показано историками науки при анализе возникновения болотоведения, лесоведения и других “ведений”. Гидрофитология не представляет исключения. Без обращения к ее истокам невозможно найти пути оптимального решения существующих трудностей и возникающих коллизий. Это “ариаднина нить” для каждого исследователя.

Первая, начальная стадия развития наук называется “подготовительной”. Она характеризуется сбором фактов, относящихся исключительно, или по большей части, к объекту исследований. В России на водные растения первым обратил внимание известный флорист и ботанико-географ Б.А. Федченко (1872-1947). В 1897 г. двадцати пяти лет от роду, совместно с А.Ф. Флеровым, им был выпущен первый специализированный “Опреде-

литель” под следующим названием: “Водяные растения средней России. Иллюстрированный определитель водяных растений, дикорастущих в средней России”, отпечатанный в типографии “Общества распространения полезных книг”. Авторы отметили разнообразие и оригинальность форм этой группы растений в связи с необычными условиями жизни. Указанная книга авторов выдержала несколько переизданий и сыграла несомненную роль в привлечении интересов читающей публики к этой группе. В 1925 г. Б.А. Федченко выпустил первое в России пособие “Биология водных растений как предмет изучения в школе” под эгидой Методической библиотеки по естествознанию. Эта работа не утратила значение и по настоящее время, представляя, по-существу, микроэнциклопедию по “водяным” растениям. В дальнейшем Б.А. Федченко по этой группе написал превосходный раздел в соответствующем томе руководства “Жизнь пресных вод” (1949).

Говоря о Б.А. Федченко, невозможно обойти стороной Ф.Н. Золотницкого (1851-1920) - популяризатора естествознания, специалиста по аквариумным растениям. Им написан ряд статей по биологии водных растений из природной и интродуцированной флоры, отраженные в библиографическом указателе А.И. Кузьмичева (2002).

Иногда первым исследователем, обратившим внимание на гидрофильную флору России, приводят немецкого гидробиолога К. Ламперта, труд которого под названием “Жизнь пресных вод. Животные и растения пресных вод” в русском переводе был издан в 1900 г в Петербурге. В “Предисловии редакторов” было отмечено, что сравнительно с немецким изданием, в русское внесены многочисленные и значительные дополнения. Интересующий нас раздел о гидрофитах был подготовлен к печати Л.А. Ивановым (1871 - 1962), который в начале своей научной карьеры интересовался не только гидрофитами, но и водорослями. Во всяком случае, этот раздел руководства существенно отличается от оригинала, что, очевидно, и послужило основанием Л.А. Иванову оставить за собой авторство. Интересно, что в третьем томе словаря “Русские ботаники” С.Ю. Липшица (1950) в списке работ Л.А. Иванова помещена следующая библиографическая запись: “Растения пресных вод. В кн.: Ламперт, К. Жизнь пресных вод. Изд. Девриена, СПб., 1900, стр. 601-659”. Отметим, что список работ дан на основании автобиографических сведений самого Л.А. Иванова, относящихся к 1944 г.

Информацию о движении научного знания в области изучения гидрофитов дают отечественные “Энциклопедии”.

В вышедшем в 1892 г. 10 томе энциклопедического словаря Брокгауз–Ефрона водным цветковым отведено 5 столбцов. Статья написана А.А. Антоновым (1851-1904) ботанико-географом и флористом. Отдельная статья о водяных папоротниках объемом 1,5 столбца написана Г.А. Надсоном (1867-1940) микробиологом, занимавшимся в начале научной карьеры водорослями. Обе статьи отличаются высоким уровнем приводимых све-



дений, стремлением к всестороннему освещению рассматриваемой темы, вниманием к библиографии. В вышедшем 7 сильно переработанном издании энциклопедического словаря братьев А. и И. Гранат в 10 томе статья о водных растениях написана М.М. Нечаевым, личность которого нам неизвестна. Внимание привлекает роскошно выполненная хромолитография с изображением гидрофитов.

В первом издании “Большой Советской энциклопедии” (Т. 12, 1928), соответствующая статья написана морфологом, систематиком и ботанико-географом М.И. Голенкиным (1864-1941), втором издании (1951, Т. 8) – безымянным автором, третьем (1971, Т. 5) – Г.И. Поплавской, геоботаником и экологом растений. Следует отметить, что в двух последних изданиях БСЭ статьи о водных растениях менее информационны в сравнении с предыдущими.

Предпринятый нами историко-научный экскурс зарождения и развития идей гидрофитологии показывает самобытный характер данной научной дисциплины, ее русские корни. Конечно, как и любая дисциплина, она не могла полнокровно развиваться в изоляции от других национальных ботанических коллективов, однако национальное, обусловленное спецификой объекта исследований, российского (“евразийского”) варианта, неизменно “перевершинивало” интернациональное.

### ***1.2. Предмет исследований гидрофитологии***

Под предметом исследований в философии и науковедении подразумевается одна или несколько существенных сторон анализируемого объекта. Фундаментальность гидрофитологии, как и любой научной дисциплины, заключается не в том, чтобы абсолютно все знать о гидрофитах, а знать самое главное, раскрывающее сущность самого объекта. Из этого положения совершенно очевидно, что, например, изучение биохимии и физиологии гидрофитов не входит в основной круг вопросов гидрофитологии. Этим давно и квалифицированно занимаются науки биохимия растений и физиология растений, для которых экологическая природа объекта исследований принципиального значения не имеет. Это же в равной степени относится к систематике, морфологии и анатомии гидрофильных растений, изучаемых соответствующими науками.

При обозначении предмета исследований гидрофитологии необходимо исходить из анализа исторически сложившейся проблематики по этой группе растений. Определенный свет проливают аналогии с другими частными науками – перечисленными выше “ведениями”. Несмотря на различия в объектах исследований, они оказываются удивительно схожими в отношении проблематики – экологическая природа и биоморфы растений, структура и типология флоры и растительности, закономерности географического распространения, динамика. В гидрофитологии аналогичная картина. В этом убеждает тематический анализ публикаций, фактологической основой которого может служить цитированный выше “Указатель”

(Кузьмичев, 2002). Разумеется, с появлением новых идей и представлений, содержание гидрофитологии, ее проблематика будет претерпевать известную эволюцию, когда старая парадигма сменится новой. Это неизбежный и закономерный путь развития научного знания.

Гидрофитология представляет пример дифференциации научного знания – характерной особенности развития современной науки. Вместе с тем, этот процесс невозможно представить без интеграции научных дисциплин. Гидрофитология подпитывается систематикой, флористикой, фито-географией, фитоценологией, экобиоморфологией и др. дисциплинами. Несомненны ее связи с общей гидробиологией, основным предметом которой является изучение продукционных процессов в водоемах.

Особо следует остановиться на соотношении гидрофитологии и гидроботаники. Гидроботаника – это водная ботаника, изучающая все водные растительные организмы независимо от их систематического положения – водоросли, мхи, папоротники, хвощи, покрытосемянные (цветковые).

Понятию “гидроботаника” в 1955 – 1959 гг. профессор Тюбингенского университета в Германии Фритц Гесснер придал статус научной дисциплины, определив предмет исследований как экологию всех водных растений на физиологической основе. Однако, несколькими годами позднее, в русскоязычной литературе объем термина “гидроботаника” был сужен до сосудистых растений. Это противоречит общепринятым нормам приоритетности введенного в научный оборот понятия и вкладываемого в него содержания, что неизбежно приводит к коллизиям и путанице, с которыми сейчас приходится сталкиваться.

### ***1.3. Терминология гидрофитологии***

Продолжим мысль. Как известно, термины – язык науки. Они несут также образовательную функцию. Требования, предъявляемые к ним, высокие. Они должны относиться к строго определенному и четко очерченному понятию. Одним из главных качеств и достоинств любого научного термина является длительно сохраняющаяся устойчивая однозначность. Работа с терминами, кроме знания предмета науки, предполагает следование законам и правилам логики (Кондаков, 1975). Разногласия и дискуссии в науке нередко объясняются из-за разночтения и некорректного введения в оборот новых терминов. Крылатое в научной среде выражение “Дьявол скрывается в терминах” метко схватывает подобную ситуацию.

Сетования по поводу переизбытка терминов, относящихся к гидрофитам, высказываются часто. Известны попытки их переосмысления и упорядоченности. Небезинтересно отметить, что Б.А. Федченко в цитированных работах вообще не прибегал к специальным терминам. Это и понятно. Гидрофитология зародилась в недрах общей флористики, географии и экологии растений на рубеже XXI – XX столетий. Особой потребности в специальных терминах не было. Круг исследователей был узким и все знали о чем идет речь. Необходимость разработки понятийно-

терминологического аппарата появилась позднее с расширением круга исследователей, созданием индустриальных водоемов (водохранилища, каналы и др.). Интерес к терминологии происходил на фоне стремительного развития экологии растений, сопровождаемой появлением веера близких по содержанию направлений, например, экофитобиоморфологии. Поэтому неудивительно, что наибольший массив терминов в гидрофитологии относится к классификациям жизненных форм. Это объясняется необычайным разнообразием адаптаций гидрофитов к водной среде. Здесь возможны разные подходы, поэтому исследователи строят свои собственные системы. Пытаться свести их в одну универсальную с единой системой терминов вряд ли достижимо. Необходима смена парадигм. Существующая исходит из модели “идеального” водоема с постоянным уровнем режимом, четкой поясностью в распределении растительности. Она давно вошла в противоречие с русским “евразийским” бореальным типом водоемов с переменным уровнем режимом, мозаичностью и комплексностью в структуре растительного покрова. Отечественные классификации жизненных форм гидрофитов представляют бесконечные варианты и версии этой модели. Отсюда порой странная терминология – “растения заходят в воду” или “выходят из воды”. Никто никуда не заходит и не выходит. Меняется тип экотопа, растения остаются на своих местах.

В гидрофитологии вращаются термины, некритически заимствованные из других научных дисциплин. Самым распространенным из них является “макрофиты”, взятый из общей экологии. Он имеет узкий ареал хождения и чаще употребляется для дифференциации биологической продуктивности растительных организмов на “макрофитную” и “микрофитную” составляющие. Для языка гидрофитологии он чуждый и только его засоряет. Нет никаких оснований менять его на устоявшийся базовый термин “гидрофиты”, даже в качестве синонима.

В науке о гидрофитах, как и любой другой, проблема терминологии – постоянная, “сквозная”. Состояние понятийно-терминологического аппарата служит индикатором продвинутости и зрелости научных дисциплин. Гидрофитология как раз нуждается в притоке новых терминов и понятий, исходящих из теории организации гидрофитов. Для достижения этого исследовательская интрига должна выходить за рамки наблюдений и описаний, вскрывать причинно-следственные связи.

#### ***1.4. Место заключения.***

##### ***Проблематика гидрофитологии: точки роста***

Содержание любой научной дисциплины определяет собственная проблематика. Наука развивается по свойственным ей внутренним законам, которые важно уловить. Ученые лишь какое-то время сопровождают развивающееся знание, оставляя тот или иной след. Здесь мы вынуждены прибегнуть к повтору. Частные ботанические дисциплины не могут заниматься всем. Эта не их функция. Для нормального развития каждой из них

необходима объединяющая идея. В отношении гидрофитологии она лежит на поверхности. Достаточно обратиться к тематическому анализу указанных выше “ведений”. Проблематику изучаемых эколого-ценотических разностей растительного покрова пронизывает идея экологической природы изучаемого объекта. Для гидрофитологии – это экология гидрофильных растений, их происхождение и эволюция, классификация экобиоморф, организация ценотического строя, определяемая разнообразием среды обитания и структуры экобиоморф, региональные особенности.

Т.е. проблематика строится на экологии гидрофитов в самом широком смысле. Это круг вопросов, составляющих основу гидрофитологии, ее фундамент. При таком сценарии в своем развитии она неизбежно будет подпитываться практическими запросами общества. Что касается фитоценологии, систематики, общей экологии, общей биоморфологии, формирующейся интегральной науки о растительности (НОР), то гидрофитология должна быть максимально интегрирована в указанную систему наук. “Ахиллесова пята” сегодняшней гидрофитологии – замкнутость, автономность, стремление решать возникающие проблемы собственными методиками и подходами без ассимиляции апробированных подходов и методик других научных дисциплин. В качестве примера можно привести зашедший в логический тупик, давно дискутируемый вопрос об объеме гидрофильной флоры. Но он вполне решаемый, если подходить к нему исходя из понятий и представлений современной сравнительной флористики, чему собственно и посвящены следующие разделы этой работы.

## **2. Гидрофильная флора**

Для проведения конкретного исследования в переувлажненных экосистемах является актуальным выделение группы видов, объединенных водной средой как средообразующим фактором. Применяемый термин “гидрофильная флора” для обозначения группы видов, вовлекаемых в изучение является относительным, т. к. все растения земного шара в той или иной степени гидрофильны. Невозможно представить себе гидрофильную флору в отрыве от не гидрофильной. Этот термин безотносителен к биологическим характеристикам видов изучаемой флоры, поскольку гидрофильной (в переводе на русский – водолубивой) флорой можно назвать эфемерную флору аридных пустынь, развивающуюся после сезона дождей, флору мангровых лесов, флору дождевых тропических лесов, флору пресных вод, флору болот и т. д. По отношению к более “сухим” флорам все перечисленные – гидрофильны.

Б.А. Юрцев и Р.В. Камелин в работе “Основные понятия и термины флористики” (1991) выделяют два взаимодополняющие понятия: полная территориальная совокупность видов растений (ПТСВР) и неполная территориальная совокупность видов растений (НТСВР). ПТСВР – это множество видов растений в топографическом контуре. НТСВР – это выборка видов растений топографического контура по каким либо критериям. Мето-

дика изучения и анализа этих двух типов флор различна. При изучении ПТСВР районированию территории не придается значения, поэтому для европейской России лучше всего пользоваться сеткой “Атласа флоры Европы”, на что указывали А.В. Щербаков и В.Н. Тихомиров (1994а). При изучении НТСВР основным является выбор исследователем тех местообитаний, в которых встречается изучаемый объект. При таком подходе становится важным ландшафтное деление территории исследований и выбор тех элементов ландшафта, в которых обитают растения, отобранные по экологическим критериям. Соответственно анализ полученных флор различен. Статистические показатели первой объективны, в этом случае возможен последующий развернутый анализ и сравнение флор (при одинаковом или сходном понимании объема вида). Показатели второй субъективны, т. к. число видов флоры зависит от целей и задач исследования, поэтому прямой статистический анализ невозможен, на что обращали внимание многие авторы (Щербаков, 1991; Щербаков, Тихомиров, 1994б; Флора Липецкой..., 1996).

К ПТСВР можно отнести флору водоемов, прибрежно-водную флору, водную флору, поскольку выделение видов растений здесь ведется по топографическому принципу. К этому же типу относятся, например, флора административного региона, флора физико-географической области, флора речного бассейна, флора ручьев, флора пойм, флора водотоков и т. д.

К НТСВР относится гидрофильная флора, поскольку выделение видов, включаемых в рассмотрение, ведется по особенностям экологии. К этому же типу относятся, например, гемерофильная флора, нитрофильная флора, кальцефильная флора и т. д. Эти термины для обозначения экологических групп видов только тогда являются правомочными, если для выделения нитро-, гидро-, кальцефильных и т. д. растений применяются объективные критерии, проводятся соответствующие исследования направленные на выяснение степени (к примеру, гидрофильности) чему посвящены специальные работы, например, Н.Н. Измайловой (1986), С.Н. Шереметьева и Л. Жаргалсайхана (1990). В большинстве же исследований экологические группы выделяются опосредованно, по их местообитаниям, на что указывалось ранее (Борисова, 1991). В последнем случае, более точным будет характеристика видов растений через их микростообитания (микросайты).

Растения сходных по особенностям экологии видов произрастают на определенном типе микросайтов. ПТСВР этих микросайтов в топографическом контуре является парциальной флорой (ПФ) (Юрцев, Камелин, 1991). Топографический контур может быть различной величины. Можно выделить ПФ климатической зоны, ПФ физико-географической области, ПФ ландшафта, ПФ местности, ПФ фации, ПФ урочища, ПФ микросайтов. Например, соответственно: гидрофильная (нитрофильная, гемерофильная, кальцефильная и т. д.) флора умеренной зоны Евразии, гидрофильная флора Вятско-Камского междуречья, гидрофильная флора Цнинского ланд-

шафтного района сосново-широколиственных лесов, гидрофильная флора поймы р. Битюг, гидрофильная флора уремы поймы р. Ворона, гидрофильная флора осинового куста, флора осоковых кочек. Выделенные подразделения соподчинены иерархически и в конечном итоге ПФ климатической зоны складывается из множества ПФ микросайтов, что соответствует иерархическому принципу построения биосистем (Allen, Star, 1982). Б.А. Юрцев и Р.В. Камелин (1991) не считают правомочным применять термины “флора”, “гидрофильная флора” к очень маленьким территориальным выделам, соизмеримым с размерами растения. Список видов растений отдельно взятого микросайта не является ПФ. Если же взять полную совокупность видов растений одного типа микросайтов какой-либо территории, то тогда они составляют ПФ микросайтов этого типа. Например, флора осоковых кочек заповедника “Воронинский” является ПФ.

Таким образом, гидрофильная флора (например, Окско-Донской равнины) является ПФ физико-географической области, ее слагают ПФ микросайтов на которых произрастают растения сходные между собой по экологии взаимоотношений с водной средой. Размеры микросайтов различны в зависимости от линейных размеров обитающих на них растений. Например, в большинстве случаев микросайты растений рода *Lemna* меньше, чем рода *Nuphar*, но можно наблюдать и обратное, когда ряска покрывает всю водную поверхность водоема, а кубышка растет лишь на небольшом его участке.

На первый взгляд бросается в глаза сходство вышеизложенной схемы с подходами детально разработанной и широко используемой во всем мире эколого-флористической классификацией растительности, авторы “Флоры Липецкой области” (1996) говорят даже о “синтезе” на базе сравнительной флористики. В основе эколого-флористической классификации растительности, как подчеркивают авторы-основатели этой системы, лежит хорошо изученная флора территории (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, van der Maarel, 1978). Изучение флоры является первым необходимым этапом для исследования и классификации растительности. Выявление ПФ микросайтов и их последующее объединение в ПФ более высоких иерархических рангов может иметь как прикладное (для последующей классификации растительности), так и самостоятельное значение.

Для синтаксономиста изначальным является флористический список какого-либо участка и только затем, на основании сравнения списков произрастающих на участках видов растений, можно охарактеризовать микросайт. Необходимо отметить, что роль списка растений в процессе выделения синтаксонов может быть большей или меньшей в зависимости от экологического типа сообщества. При этом ценофлоры синтаксонов безотносительны к ландшафтным подразделениям. Например, в пределах физико-географической области можно выделить ценофлоры классов *Lemnetaea* R. Tx. 1955 и *Potametea* Klika in Klika et Novak 1941, однако это выделение приходится делать опосредованно, через сообщества. Ценофлоры невоз-

можно привязать к ландшафтным подразделениям, не опираясь на сообщества. Сообщества же синтаксонов очень хорошо распределяются среди ландшафтных подразделений.

Ботанико-географический подход к флоре был указан основателем направления сравнительного изучения флор А.И. Толмачевым (1974). ПФ разного иерархического ранга, основаны на результатах ландшафтного деления поверхности земли. Выделение группы видов включаемых в ПФ (гидрофильную, гемерофильную, нитрофитльную и т. д.) топографического контура возможно только после детального ландшафтного изучения территории. Такой подход предполагает первоначальное разделение поверхности изучаемой территории на основе нескольких или одного из климатических, гидрологических, геоморфологических, геологических, неотектонических, ландшафтных и других не флористических показателей, а затем выявление НТСВР в пределах выделенных контуров.

В заключение, отметим наиболее важные положения:

1. Гидрофильная флора физико-географической области (например, Окско-Донской равнины) является НТСВР.

2. Гидрофильная флора – явление относительное. ПТСВР можно разделить на гидрофильную и не гидрофильную флоры, число видов в которых будет колебаться в зависимости от целей и задач исследования.

3. Критерий для отбора видов растений – экологический. В гидрофильную флору включаются виды сходные между собой по экологии взаимоотношений с водной средой.

4. Сходные по экологии взаимоотношений с водной средой виды растут на сходных микросайтах. Гидрофильные флоры топографических контуров различного масштаба являются парциальными флорами (ПФ) соответствующих иерархических ступеней.

### **3. Понятие “верность” и дифференциация гидрофильной флоры**

Этот раздел написан в связи с возросшим в самое последнее время вниманием к терминологической стороне изучения гидрофитов. В науке, понятие “закон”, основанное на мировоззрении классического детерминизма, уже не удовлетворяет исследователей. В дополнение появилось понятие “модель”, основанием которого является философия стохастического детерминизма. Дело в том, что используемые термины, при одном и том же написании, по-разному понимаются разными исследователями. Теории, которая бы сводила все разнообразие понятий в строгую систему, нет. Каждый исследователь выстраивает в своих работах собственную систему. Вероятно, относительно небольшой разброс экологических параметров водоемов России (по сравнению с остальным миром) приводит исследователей к мысли о возможности создания общеупотребимой системы терминов. Необходима концепция, в рамки которой укладывались бы и существующие ныне, и вновь “изобретаемые” термины и понятия. В буду-

щем, по мере накопления материала и его обработке, такую концепцию сменит новая.

### **3.1. Понятие “верность” и его развитие**

Понятие верности сформировалось в фитосоциологии. Оно трактуется как степень предпочтения видом определенной ассоциации, а в более широком плане - предпочтение таксоном определенного синтаксона (Braun-Blanquet, Furrer, 1913; Koch, 1925; Szafer, Pawlowski, 1927; Schwickerath, 1940, 1942; Becking, 1957, 1961; Бракман, 1991). Классическое понятие “верность” основывается на статистических критериях, что позволяет достаточно объективно оценить его степень. Однако, в этом понятии есть значительная доля субъективизма.

В фитосоциологии синтаксоны – это понятия, основанные на степени верности и статистической обработке материала. В рамках этой науки разделение растений на “сухопутные” и “водные” происходит как бесконечное приближение к экологическим оптимумам видов и внутривидовых таксонов. Развивая представления о верности, Я. Баркман (1991) относит это понятие к комбинации “таксон – форма роста – микроусловия”, так называемой элементарной ценологической единице (elementary coenological unit: ECU), что совсем близко к проблеме соответствия местообитаний и растений.

Параллельно разработке понятия верности развивалось направление, изучавшее соответствие “местообитание – растение” (Синская, 1948; Goodall, 1952; Уильямс, 1968; Грант, 1980, 1984; Moore, 1981 и мн. др.). Рядом ученых были предложены диапазонные экологические шкалы (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977 и др.). Созданы методы ординации (Василевич, 1969; Миркин, 1985; Orloci, 1975; Gauch, 1977; Миркин, Розенберг, 1979; Уиттекер, 1980 и мн. др.) в том числе и с применением специализированных программ, разрабатываемых в различных научных центрах, например, Centre International de Statistique et d'Informatique Appliquees (Saint Mande, France).

Как было показано, существует зависимость между степенью участия растения в сообществе и экологическим оптимумом вида (Раменский и др., 1956). Растения могут доминировать только в оптимальных (благоприятных) для них условиях. При этом диапазон местообитаний, на которых растения в сообществах встречаются как доминанты уже, чем одиночных экземпляров растений. Этот теоретический вывод нельзя принимать как догму. Здесь слабо учитывается такое фундаментальное свойство растений как ценофильность-ценофобность (Разумовский, 1999а, б). В целом ряде сообществ, где ведущую средообразующую роль играют растения или другие организмы (не экотоп), для диагноза синтаксона приходится брать не доминирующие виды или внутривидовые таксоны видов-доминантов.



Таким образом, проблема разделения “сухопутных” и “водных” растений решается на ценотическом уровне довольно успешно. Можно ли решить эту проблему на видовом уровне? Выделение в отдельную группу видов, связанных с водной средой, обосновано еще и тем, что, как показал В.Н. Сукачев (1928), генетически детерминированная способность растений выдерживать суровые условия среды отличается от способности выдерживать конкуренцию.

Согласно Б.А. Юрцеву и Р.В. Камелину (1991), любая выборка из ПТСВР является парциальной флорой. Водная, гидрофильная, прибрежно-водная флоры являются парциальными флорами, где отбор видов включаемых в них ведется по каким-либо не топографическим (более широко – не географическим) критериям. При этом стоит помнить, что водная (гидрофильная, прибрежно-водная) флора, взятая по топографическому принципу является ПТСВР. Все остальное – неполная территориальная совокупность видов растений (НТСВР) (выборка из ПТСВР) по экологическим, биологическим, генетическим и другим критериям. Например:

1. Флора р. Воронеж (флора водоема, водного объекта), если исследователь включает в ее состав все виды, представители которых произрастают в русле и около него, от прируслового вала правого берега до прируслового вала левого берега на всем протяжении реки (или по любой другой топографической границе около русла) – это ПТСВР.

2. Флора р. Воронеж – экофлора р. Воронеж – (водная, гидрофильная, гидрофитная флора), если исследователь включает в ее состав все виды, представители которых встречаются в условиях водной среды или водопокрытого грунта, это НТСВР (парциальная флора по отношению к ПТСВР).

В первом случае критерий отбора видов топографический, во втором – экологический. В последнем случае критерий может быть любой не топографический.

3. Флора р. Воронеж – ценофлора р. Воронеж – (водная, гидрофильная, гидрофитная ценофлора). Если исследователь утверждает, что он включает в ее состав все растения, встречающиеся в условиях водной среды или водопокрытого грунта, то в этом случае он имеет дело с ценофлорой и работает на ценотическом уровне. В фитосоциологии вопрос о разделении ценофлор решен (критерий отбора статистический), достаточно внимательно изучить методику эколого-флористического метода и работать в его рамках.

На практике, ученые, особенно начинающие, смешивают все три вышеуказанных подхода и получается хорошо проанализированный “винегрет”. Этому способствует разнотечность в понимании термина “флора” (Юрцев, Камелин, 1991; Флора Липецкой..., 1996), а также “вкладывание” одного и того же смысла в термины “вид” и “растение”. Последнее часто случается с исследователями, использующими термин “вид” как жаргонное слово, для обозначения гербарного образца при работе в хранилищах; так

же следуя давней традиции, когда такое разделение в явном виде не проводилось (например, Бекетов, 1896).

### 3.2. Дифференциация гидрофильной флоры (на примере Окско-Донской равнины)

На основании шкалы степеней верности W. Szafer и B. Pawlowski (1927; Braun-Blanquet, 1964; Баркман, 1991) разделим спектр гидрофильных видов на пять групп (см. табл.1). При сохранении формы шкалы (5 баллов, идентичные названия), в критерии отнесения таксонов к тем или иным категориям вложим иное содержание.

ТАБЛИЦА 1



В основу выделения критериев верности положены представления о соответствии видов и местообитаний, в том числе шкала увлажнения Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956); разработки А.В. Щербакова и В.Н. Тихомирова (1994а, б; Щербаков, 1991), в частности, о необходимости выделения “водного ядра”; положение почек возобновления в неблагоприятный период (Raunkiaer, 1934), например, в замерзающем грунте или нет.

Предложенная дифференциация гидрофильной флоры Окско-Донской равнины не носит универсальный характер. Более того, в разных регионах должны быть предложены оригинальные значения критериев выделения групп, в зависимости от природной обстановки и множества разнонаправлено действующих факторов. При дифференциации гидрофильной флоры необходимо придерживаться двух принципов:

1. Уникальность природно-исторической обстановки.

## 2. Верность вида определенному типу местообитаний.

Пять групп - не догма; возможна такая ситуация, когда удобнее будет использовать шкалу из трех групп видов: I – неверные, II – индифферентные, III – верные. Вероятно, в каких-то регионах потребуются увеличить число групп, например (Славгородский, 2001), на Окско-Донской равнине одна группа неверности, одна – индифферентная и три - верности. Нумерация групп в вышеуказанном порядке имеет эволюционный смысл, поскольку все рассматриваемые сосудистые растения - вторичноводные, исходно сухопутные растения.

Гидрофильная флора любого физико-географического района (каковым является Окско-Донская равнина) представляет собой выборку видов растений приуроченных к водным местообитаниям, под которыми понимаем все местообитания временно и постоянно покрытых водой грунтов которые не замерзают в зимний период.

Концепция иерархической организации природных комплексов разного пространственного и временного масштаба (Allen, Star, 1982) позволяет выделить несколько уровней структурного разнообразия водных местообитаний.

На зональном - система пресноводных водоемов.

На ландшафтном - водоемы болот, реки, озера, водохранилища, пруды, эфемерные водоемы (в осиновых кустах, степных западинах, кюветы автодорог и др.), родники (выходы грунтовых вод).

На ценоотическом – следующие 4 типа местообитаний:

1. Водные - местообитания представляющие собой различные типы грунта насыщенного водой и покрытого слоем текущей или стоячей воды более 1 м.

2. Литоральные - различные типы грунта насыщенного водой и покрытого слоем текущей или стоячей воды менее 1 м.

3. Прибрежные - различные типы насыщенного водой грунта с выступающей на поверхность водой.

4. Береговые - различные типы насыщенного водой грунта без выступающей на поверхность воды.

На внутривидовом - множество переувлажненных микроместобитаний организмов растений.

В соответствии с концепцией мозаично-циклической организации экосистем (The mosaic-cycle..., 1991) поддержание структурного разнообразия возможно, если самопроизвольно, сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания разного масштаба соответствующие экологическим и биологическим потребностям организмов растений.

Анализ литературы и наши наблюдения показывают, что в поймах рек и на водоразделах происходит непрерывный процесс возникновения и разрушения местообитаний по своим экологическим параметрам пригодных для существования гидрофильных растений.

В условиях сезонного климата Окско-Донской равнины, в холодный период года происходит промерзание грунта на некоторую глубину. Однако под ледовым покровом и насыщенный водой грунт не замерзает, что создает принципиально отличные от первых условия перезимовывания для растений. В зависимости от колебаний зимних температур, количества выпавшего снега и некоторых других факторов, от года к году происходит изменение границы промерзания водонасыщенного грунта, однако граница замёрзший/незамёрзший грунт всегда четко видна и хорошо определяется.

Таким образом, в выделяемую группу не попадают древесно-кустарниковые виды (фанерофиты и хамефиты), так как их почки возобновления перезимовывают в среде с отрицательными температурами.

Все виды сосудистых растений переменнно и постоянно покрытых водой грунтов, почки возобновления которых перезимовывают в средах с положительными температурами, включены в объект исследований. В таких условиях, в различные промежутки времени на Окско-Донской равнине встречается 337 вида растений, что составляет около 20% от полной территориальной совокупности видов растений, насчитывающей около 1500 видов.

Дифференцируем флору водоемов Окско-Донской равнины на 5 групп видов по степени их “верности” водным местообитаниям: I - виды, встречающиеся в водных местообитаниях редко и случайно; II - виды, индифферентные к водным местообитаниям; III - виды, одинаково часто встречающиеся в водных и других местообитаниях, но имеющие оптимальное развитие в первых; IV - виды, предпочитающие водные местообитания, но иногда встречающиеся и в других; V - виды, встреченные только в водных местообитаниях.

Совершенно очевидно, что определенная группа растений (виды групп I и II) в разные годы перезимовывает как в условиях замёрзшего так и незамёрзшего грунтов. Иногда, растения групп III и IV могут на некоторое, непродолжительное время оказаться в условиях замёрзшего грунта. Растения V группы зимуют при положительных температурах среды.

I - виды, встречающиеся в водных местообитаниях редко и случайно (почки возобновления зимуют в среде с отрицательными температурами, но редко и случайно могут перезимовывать в среде с положительными температурами). Это самая большая группа, включающая 178 видов. Сюда входят виды рода *Salix*, являющиеся пионерами формирования лесных сообществ в приустьевой полосе водоемов. Эти растения занимают нарушенные в результате действия руслового процесса местообитания. Южная часть Окско-Донской равнины находится в зоне недостаточного увлажнения, где под воздействием выпаса скота формируются субаридные поймы с видами семейств *Chenopodiaceae* и *Juncaceae*. Практически все ниже перечисленные растения (исключая род *Salix*) попадают в поймы и на побережья водоемов благодаря пастбищному скотоводству.

В І групу входять: *Agrostis gigantea* Roth., *A. canina* L., *A. tenuis* Sibth., *Atriplex littoralis* L. s. l., *A. patula* L., *A. prostrata* Boucher ex DC., *A. sagittata* Borkh., *A. tatarica* L., *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Angelica archangelica* L., *A. palustris* (Bess.) Hoffm., *A. sylvestris* L., *Asperugo procumbens* L., *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, *Bidens frondosa* L., *Bistorta major* S.F. Gray, *Blismus compressus* (L.) Panz. ex Link, *Berula erecta* (Huds.) Coville, *Carex appropinquata* Schum., *C. buxbaumii* Wahlenb., *C. diluta* Bieb., *C. distans* L., *C. elongata* L., *C. flava* L., *C. hirta* L., *C. leporina* L., *C. melanos-tachya* Bieb. ex Willd., *C. otrubae* Podp., *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Cardamine amara* L., *C. dentata* Schultes, *C. impatiens* L., *C. parviflora* L., *Chenopodium album* L. s. l., *Ch. polyspermum* L., *Ch. rubrum* L., *Ch. glaucum* L., *Ch. hybridum* L., *Circaea lutetiana* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop. s. l., *C. oleraceum* (L.) Scop., *C. palustre* (L.) Scop., *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad., *C. schoenoides* (L.) Lam., *Cucubalus baccifer* L., *Cyperus fuscus* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. hirsutum* L., *E. palustre* L., *E. parviflorum* Schreb., *E. pseudorubescens* A. Skvortsov, *E. roseum* Schreb., *E. tetragonum* L., *E. montanum* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. ex Gray, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Equisetum arvense* L., *Eragrostis minor* Host, *E. pilosa* (L.) Beauv., *Euphorbia palustris* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Galium aparine* L., *G. palustre* L., *G. rivale* L., *G. uliginosum* L., *Geranium palustre* L., *Geum rivale* (Sibth. et Smith) Griseb., *Gnapharium uliginosum* L., *Gratiola officinalis* L., *Gypsophila muralis* L., *Humulus lupulus* L., *Inula britannica* L., *I. helenium* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Juncus alpinoarticulatus* Chaix, *J. ambiguus* Guss., *J. articulatus* L., *J. atratus* Krock., *J. bufonius* L., *J. compressus* Jacq., *J. conglomeratus* L., *J. effusus* L., *J. filiformis* L., *J. gerardii* Loisel., *J. inflexus* L., *J. nastanthus* V. Krecz. et Gontsch., *J. tenageia* Ehrh. ex L. fil., *J. tenuis* Willd., *Lathyrus pratensis* L., *L. palustris* L., *Lycopus europaeus* L., *L. exaltatus* L. fil., *Lythrum hyssopifolia* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Myosotis caespitosa* K. F. Schultz, *M. palustris* (L.) L., *Ophioglossum vulgatum* L., *Persicaria lapathifolia* (L.) S.F. Gray, *P. maculata* (Rafin.) et D. Love, *P. minor* (Huds.) Opiz, *Pastinaca sativa* L., *Petasites spurius* (Retz.) Reichenb., *Plantago major* L. s. l., *Poa annua* L., *P. palustris* L., *P. pratensis* L., *P. remota* Forselles, *P. trivialis* L., *Polycnemum arvense* L., *Potentilla anserina* L., *P. norvegica* L., *P. supina* L., *Ptarmica cartilaginea* (Ledeb. ex. Reichenb.) Ledeb., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Pycnus flavescent* (L.) Reichenb., *Ranunculus flammula* L., *R. sceleratus* L., *Rorippa sylvestris* (L.) Bess., *R. prolifera* (Heuff.) Neilr., *Rumex confertus* Willd., *R. crispus* L., *R. maritimus* L., *R. marschallianus* Reichenb., *R. obtusifolius* L., *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb., *R. ucranicus* Fisch. ex Spreng., *Salix acutifolia* Willd., *S. alba* L., *S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. dasyclados* Wimmer, *S. fragilis* L., *S. lapponum* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. myrtilloides* L., *S. pentandra* L., *S. purpurea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S.*

*starkeana* Willd., *S. triandra* L., *S. viminalis* L., *S. vinogradovii* A. Skvortsov, *Sagina procumbens* L., *S. nodosa* (L.) Fenzl, *Scheuchzeria palustris* L., *Scrophularia nodosa* L., *S. umbrosa* Dumort., *Scutellaria galericulata* L., *S. dubia* Taliev et Sirj., *S. hastifolia* L., *Senecio tataricus* Less., *Solanum dulcamara* L., *Sonchus palustris* L., *Stachys palustris* L., *Stellaria palustris* Retz., *S. crassifolia* Ehrh., *Symphytum officinale* L., *Teucrium scordium* L., *Thalictrum lucidum* K. B., *T. flavum* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Thyselium palustre* (L.) Raf., *Triglochin maritimum* L., *T. palustre* L., *Veronica scutellata* L., *V. longifolia* L., *Viola epipsila* Ledeb., *V. palustris* L., *V. uliginosa* Besser, *Xanthium albinum* (Widder) H. Scholz, *X. strumarium* L.

II - виды, индифферентные к водным местообитаниям - 41 (почки возобновления зимуют в средах с отрицательными температурами, но иногда перезимовывают в средах с положительными).

Эта группа включает: *Alopecurus geniculatus* L., *A. aequalis* Sobol., *Bidens cernua* L., *B. radiata* Thuill., *B. tripartita* L., *Carex atherodes* Spreng., *C. buekii* Wimm., *C. canescens* L., *C. cespitosa* L., *C. dioica* L., *C. disticha* Huds., *C. echinata* Murray, *C. elata* All., *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. limosa* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. vulpina* L., *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Equisetum palustre* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Lythrum salicaria* L., *L. virgatum* L., *L. vulgaris* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Lysimachia nummularia* L., *Mentha arvensis* L., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Myosurus minimus* L., *Persicaria hydropiper* (L.) Spach, *Peplis portula* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Ranunculus repens* L., *Rorippa austriaca* (Crantz) Bess., *R. brachycarpa* (C.A. Mey.) Hayek, *R. palustris* (L.) Bess., *Rumex aquaticus* L., *R. hydrolapathum* Huds., *Tillaea vaillantii* Willd., *Senecio fluviatilis* Wallr., *Urtica dioica* L., *U. kioviensis* Rogow.

III - виды, одинаково часто встречающиеся в водных и других местообитаниях, но имеющие оптимальное развитие в водных местообитаниях - 34 (почки возобновления зимуют в среде как с отрицательными так и положительными температурами).

Эта группа включает: *Agrostis stolonifera* L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *B. planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor., *Carex acuta* L., *C. acutiformis* Ehrh., *C. diandra* Schrank, *C. pseudocyperus* L., *C. rhynchophysa* C.A. Mey., *C. riparia* Curt., *C. rostrata* Stokes, *C. vesicaria* L., *Calla palustris* L., *Cicuta virosa* L., *Comarum palustre* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *E. mamillata* Lindb. fil., *E. ovata* (Roth) Roem. et Schult., *E. palustris* (L.) Roem. et Schult., *E. uniglumis* (Link) Schult., *Iris pseudacorus* L., *Limosella aquatica* L., *Mentha aquatica* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray, *Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Scirpus radicans* Schkuhr, *S. sisaroides* DC., *S. tabernaemontani* C.C. Gmel., *Scolochloa festuacea* (Willd.) Link, *Sium latifolium* L., *Veronica beccabunga* L., *V. anagallis-aquatica* L.

IV - виды, предпочитающие водные местообитания, но иногда встречающиеся и в других - 29 (почки возобновления зимуют в среде с положительными температурами, но редко и случайно могут перезимовывать в средах с отрицательными).

Эта группа включает: *Acorus calamus* L., *Alisma gramineum* Lej., *A. plantago-aquatica* L., *A. bjoerkqvistii* Tzvel. (*A. bjoerkqvistii* Tzvel. = *A. plantago-aquatica* × *A. gramineum*), *A. lanceolatum* With., *Butomus umbellatus* L., *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl., *Caltha palustris* L., *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *G. maxima* (C. Hartm.) Holmb., *G. notata* Chevall. (*G. plicata* (Fries) Fries), *G. arundinacea* Kunth, *Hippuris vulgaris* L., *Hottonia palustris* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile, *Ph. australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Ranunculus lingua* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus sylvaticus* L., *S. lacustris* L., *Sparganium minimum* Wallr., *S. emersum* Rehm., *S. erectum* L., *Typha latifolia* L., *T. laxmannii* Lepech., *T. angustifolia* L., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.

V - виды, встреченные только в водных местообитаниях - 55 (почки возобновления зимуют в средах с положительными температурами).

Это прежде всего виды семейства Potamogetonaceae: *Potamogeton berchtoldii* Fieb., *P. compressus* L., *P. crispus* L., *P. friesii* Rupr., *P. gramineus* L., *P. lucens* L., *P. natans* L., *P. nodosus* Poir., *P. obtusifolius* Mert. et Koch, *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulf., *P. pusillus* L., *P. rutilus* Wolfg., *P. sarmaticus* Maemets, *P. trichoides* Cham. et Schlecht., *P. acutifolius* Link, *P. alpinus* Balb., а также: *Aldrovanda vesiculosa* L., *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, *B. eradicatum* (Laest.) Fries, *B. rionii* (Lagger) Nym., *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch, *Callitriche cophocarpa* Sendtner, *C. hermahroditica* L., *C. palustris* L., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *Ceratophyllum pentacanthum* Haynald, *Ceratophyllum submersum* L., *C. tanaiticum* Sapeg., *C. demersum* L., *Elatine alsinistrum* L., *E. hydropiper* L., *Elodea canadensis* Mich., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *L. gibba* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *M. spicatum* L., *Najas major* All., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea candida* J. Presl, *N. alba* L., *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze, *Salvinia natans* (L.) All., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Stratiotes aloides* L., *Trapa natans* L. s. l., *Utricularia minor* L., *U. vulgaris* L., *U. intermedia* Hayne, *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm., *Valisneria spiralis* L., *Zannichellia palustris* L.

Рассмотрим особенности распределения 177 видов растений разных групп (см. рисунок, табл. 2) вдоль градиента обводнения-увлажнения (Раменский и др, 1956), представители которых входят в сообщества абиотической S-модели и R-модели. В выборку рассматриваемых видов вошли те, представители которых произрастают в поймах рек Окско-Донской равнины. Этот список не полон, в него не вошли виды, для которых нет данных по увлажнению в работе Л.Г. Раменского с соавторами (1956). Несмотря на это, представленная выборка видов довольно полно отражает спектр местообитаний в приустьевой полосе водоемов Окско-Донской равнины и

вполне годится как пример. Для интерпретации этих данных воспользуемся сведениями о динамике водной среды, играющей, наряду с увлажнением-обводнением, ведущую роль (Hejny, 1960, 1971; Макрофиты-индикаторы..., 1993; Славгородский, 2002).

Основные характеристики абиотической S-модели и R-модели рассмотрены Б.М. Миркиным (Mirkin, 1994; Миркин, Наумова, 1998). Исходя из представлений о полимодельной организации растительных сообществ (Mirkin, 1994), гидрофильные сообщества приближаются по своим характеристикам к двум из них.

1. Абиотическая S-модель представляет сообщества пациентов экстремальных условий. В таких сообществах конкуренция между растениями отсутствует и каждый “борется” только с условиями среды. Каждый из видов подчиняется лишь собственным популяционным закономерностям (Noy-Meir, 1980). Этой модели соответствуют сообщества классов Lemnetea R. Tx. 1955 и Potametea Klika in Klika et Novak 1941, которые размещены на перекатах рек, участках с быстрым течением, на дне глубоководных озер, на затененных пологом леса водоемах, в солоноватых водоемах и в других “крайних” экотопах.

2. R-модель. Это сообщества обязательным условием существования, которых, являются повторяющиеся нарушения – колебания уровня воды, половодье, “гормошение” грунта животными или любое другое. Нарушения являются нормальным, постоянным фактором их существования. Этой модели соответствуют сообщества класса Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941. Сообщества этого класса часто располагаются вдоль уреза воды и испытывают “разрушающее” воздействие колебаний уровня воды разной периодичности.

Эти модели показывают лишь “крайние точки” в поймах водоемов, в реальных условиях Окско-Донской равнины они, в “чистом виде”, как правило, не встречаются.

РИСУНОК





ТАБЛИЦА 2

Диапазоны увлажнения местообитаний избранных видов в порядке возрастания минимальных значений по: Л.Г.Раменскому с соавторами (1956)

№	Виды	min	max
1	<i>Eragrostis minor</i> Host	6	65
2	<i>Atriplex tatarica</i> L.	7	80
3	<i>Gypsophila muralis</i> L.	12	84
4	<i>Chenopodium album</i> L. s. l.	15	89
5	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	26	96
6	<i>Inula britannica</i> L.	26	98
7	<i>Potentilla anserina</i> L.	27	99
8	<i>Rorippa brachycarpa</i> (C.A. Mey.) Hayek	27	100
9	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. s. l.	28	84
10	<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.	30	96
11	<i>Juncus gerardii</i> Loisel.	35	99
12	<i>Plantago major</i> L.	40	96
13	<i>Pastinaca sativa</i> L.	45	62
14	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	46	102
15	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	47	87
16	<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	47	102
17	<i>Potentilla norvegica</i> L.	49	77
18	<i>Equisetum arvense</i> L.	49	93
19	<i>Rumex crispus</i> L.	49	96
20	<i>Poa pratensis</i> L.	50	99
21	<i>Carex melanostachya</i> Bieb. ex Willd.	51	94
22	<i>Lythrum virgatum</i> L.	51	99
23	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	51	102
24	<i>Rumex confertus</i> Willd.	52	90
25	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	52	106
26	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	54	106
27	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	55	98
28	<i>Equisetum palustre</i> L.	55	102
29	<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichenb.	56	84
30	<i>Angelica sylvestris</i> L.	56	94
31	<i>Angelica archangelica</i> L.	56	98
32	<i>Galium uliginosum</i> L.	56	100
33	<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.	56	105
34	<i>Geum rivale</i> L.	57	97
35	<i>Geranium palustre</i> L.	57	98
36	<i>Urtica dioica</i> L.	57	100
37	<i>Gnapharium uliginosum</i> L.	58	89
38	<i>Juncus bufonius</i> L.	58	96
39	<i>Poa trivialis</i> L.	58	96
40	<i>Mentha arvensis</i> L.	58	99
41	<i>Rorippa austriaca</i> (Crantz) Bess.	59	98
42	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	59	98
43	<i>Triglochin maritimum</i> L.	59	99
44	<i>Thalictrum flavum</i> L.	60	96
45	<i>Ranunculus repens</i> L.	61	99
46	<i>Poa annua</i> L.	61	99

№	Виды	min	max
1	<i>Eragrostis minor</i> Host	6	65
47	<i>Humulus lupulus</i> L.	61	101
48	<i>Juncus filiformis</i> L.	61	102
49	<i>Stachys palustris</i> L.	61	103
50	<i>Eleocharis uniglumis</i> (Link) Schult.	61	103
51	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	61	106
52	<i>Juncus articulatus</i> L.	62	98
53	<i>Agrostis canina</i> L.	62	104
54	<i>Lythrum salicaria</i> L.	62	107
55	<i>Carex leporina</i> L.	63	91
56	<i>Carex hirta</i> L.	63	93
57	<i>Juncus atratus</i> Krock.	63	98
58	<i>Juncus compressus</i> Jacq.	64	97
59	<i>Carex diluta</i> Bieb.	64	99
60	<i>Carex echinata</i> Murray	64	102
61	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	64	105
62	<i>Viola epipsila</i> Ledeb.	65	100
63	<i>Veronica longifolia</i> L.	65	100
64	<i>Alopecurus geniculatus</i> L.	65	100
65	<i>Lathyrus palustris</i> L.	65	103
66	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	65	105
67	<i>Galium palustre</i> L.	65	107
68	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steund.	65	111
69	<i>Salix aurita</i> L.	66	98
70	<i>Carex diandra</i> Schrank	66	99
71	<i>Carex dioica</i> L.	66	100
72	<i>Juncus effusus</i> L.	66	102
73	<i>Poa palustris</i> L.	66	102
74	<i>Carex vesicaria</i> L.	66	104
75	<i>Salix cinerea</i> L.	66	106
76	<i>Gratiola officinalis</i> L.	66	106
77	<i>Ranunculus flammula</i> L.	67	98
78	<i>Bistorta major</i> S.F. Gray	67	98
79	<i>Thyselium palustre</i> (L.) Raf.	67	105
80	<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix	68	92
81	<i>Atriplex littoralis</i> L. s. l.	68	94
82	<i>Carex flava</i> L.	68	96
83	<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	68	97
84	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	68	97
85	<i>Stellaria palustris</i> Retz.	68	98
86	<i>Ptarmica cartilaginea</i> (Ledeb. ex. Reichenb.) Ledeb.	68	98
87	<i>Viola palustris</i> L.	68	100
88	<i>Impatiens noli- tangere</i> L.	68	100
89	<i>Carex acuta</i> L.	68	102
90	<i>Carex cespitosa</i> L.	68	102
91	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Bess.	68	104
92	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	68	106
93	<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	68	108
94	<i>Blismus compressus</i> (L.) Panz. ex Link	69	103

№	Виды	min	max
1	<i>Eragrostis minor</i> Host	6	65
95	<i>Carex vulpina</i> L.	69	105
96	<i>Calla palustris</i> L.	69	108
97	<i>Carex canescens</i> L.	70	102
98	<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	70	105
99	<i>Salix rosmarinifolia</i> L.	70	106
100	<i>Euphorbia palustris</i> L.	70	109
101	<i>Sium sisaroides</i> DC.	71	98
102	<i>Solanum dulcamara</i> L.	71	105
103	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	71	106
104	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	71	106
105	<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Bess.	72	94
106	<i>Myosotis caespitosa</i> K. F. Schultz.	72	96
107	<i>Salix starkeana</i> Willd.	72	97
108	<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	72	98
109	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	72	98
110	<i>Salix lapponum</i> L.	72	103
111	<i>Salix pentandra</i> L.	72	103
112	<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	72	105
113	<i>Bidens tripartita</i> L.	72	107
114	<i>Symphytum officinale</i> L.	73	104
115	<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	73	105
116	<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach	74	98
117	<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	74	108
118	<i>Carex buekii</i> Wimm.	74	109
119	<i>Carex riparia</i> Curt.	75	106
120	<i>Carex pseudocyperus</i> L.	75	107
121	<i>Carex elata</i> All.	76	106
122	<i>Iris pseudacorus</i> L.	76	107
123	<i>Cicuta virosa</i> L.	76	108
124	<i>Carex buxbaumii</i> Wahlenb.	76	109
125	<i>Potamogeton gramineus</i> L.	76	110
126	<i>Carex elongata</i> L.	77	104
127	<i>Cardamine dentata</i> Schultes	77	105
128	<i>Sium latifolium</i> L.	78	106
129	<i>Glyceria maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	78	109
130	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	79	92
131	<i>Glyceria notata</i> Chevall.	80	100
132	<i>Caltha palustris</i> L.	80	106
133	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	81	106
134	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	82	106
135	<i>Comarum palustre</i> L.	82	108
136	<i>Triglochin palustre</i> L.	83	98
137	<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	83	102
138	<i>Carex disticha</i> Huds.	83	103
139	<i>Aldrovanda vesiculosa</i> L.	83	106
140	<i>Carex appropinquata</i> Schum.	83	106
141	<i>Scirpus radicans</i> Schkuhr	83	106
142	<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	83	107

№	Виды	min	max
1	<i>Eragrostis minor</i> Host	6	65
143	<i>Acorus calamus</i> L.	83	107
144	<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	83	108
145	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	84	107
146	<i>Alisma plantago - aquatica</i> L.	84	111
147	<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	86	106
148	<i>Mentha aquatica</i> L.	87	106
149	<i>Alisma gramineum</i> Lej.	87	106
150	<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	87	108
151	<i>Salix myrtilloides</i> L.	88	98
152	<i>Veronica beccabunga</i> L.	88	99
153	<i>Bidens cernua</i> L.	88	103
154	<i>Carex limosa</i> L.	88	104
155	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	88	110
156	<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	89	105
157	<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	89	106
158	<i>Butomus umbellatus</i> L.	89	110
159	<i>Hydrocharis morsus - ranae</i> L.	89	110
160	<i>Scirpus lacustris</i> L.	89	110
161	<i>Hippuris vulgaris</i> L.	90	107
162	<i>Sparganium erectum</i> L.	90	109
163	<i>Veronica scutellata</i> L.	92	100
164	<i>Cardamine amara</i> L.	92	106
165	<i>Sparganium minimum</i> Wallr.	94	109
166	<i>Callitriche palustris</i> L.	95	104
167	<i>Stratiotes aloides</i> L.	95	108
168	<i>Lemna minor</i> L.	96	108
169	<i>Lemna trisulca</i> L.	96	113
170	<i>Typha angustifolia</i> L.	97	110
171	<i>Typha latifolia</i> L.	98	105
172	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	98	108
173	<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	98	109
174	<i>Potamogeton natans</i> L.	99	110
175	<i>Utricularia vulgaris</i> L.	100	109
176	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	100	110
177	<i>Potamogeton pusillus</i> L.	103	105

Как видно из таблицы 2 и рисунка, при расположении видов в порядке возрастания минимальных значений увлажнения по шкале увлажнения Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956) диапазон занимаемых растениями местообитаний уменьшается. Интересно, что в поймах рек Европейской России (на материале с этой территории построена шкала увлажнения), встречаются местообитания от пустынного увлажнения (*Eragrostis minor* Host, *Atriplex tatarica* L.) до обводнения (*Potamogeton pusillus* L.). Четкую границу в представленном диапазоне провести невозможно. Здесь на помощь приходит понятие верности. Очевидно, что вид находится в экологическом оптимуме не во всех местообитаниях, занимаемых его

представителями, а только на тех, которым он верен. Интересный пример приводит Я. Баркман: в Нидерландах вид *Caltha palustris* L. широко распространен на эвтрофных, постоянно мокрых, часто удобряемых сенокосах на торфяниках вдоль ручьев, но оптимально он развит в высоких тростниковых сообществах в эвтрофных, глинистых дельтах крупных рек в зоне приливов. При высоких приливах соцветия *Caltha palustris* оказываются погруженными на 2 – 3 метра под воду. Они вдвое больше обычных. Сами же особи растений могут быть до 1 м. высотой. Я. Баркман высказал мнение, что местообитания в дельтах крупных рек и есть настоящий экологический оптимум этого вида (Баркман, 1991). На Окско-Донской равнине вид *Caltha palustris* широко распространен в обводненных черноозёрных поймах рек, а также во временных водоемах в осиновых кустах на водоразделах. В обоих случаях он встречается на илистых, торфянистых грунтах с присутствием неразложившихся растительных остатков. Диапазон увлажнения этого вида в Европейской России: 80 – 106 (шкала увлажнения Л.Г. Раменского) (Раменский и др., 1956), а в дельтах рек Нидерландов он может быть шире, и смещен в сторону обводнения. Очевидно, что исследователи, работающие на части ареала вида и рассматривающие только определенный набор географических популяций, в каждом случае будут определять оптимальные местообитания только для своего региона. Уже только поэтому число видов флор, выделяемых в разных регионах, будет различное при наличии в ПТСВР всех видов этих регионов. Например, двумя учеными проводились исследования в бассейнах двух рек (А и В). Гидрофильная флора А (г. флора А) – 95 видов, г. флора В – 104 вида. Число общих видов г. флор АВ – 89. Первый ученый не включил в г. флору А 9 видов, включенных вторым в г. флору В. Второй ученый не включил в г. флору В 6 видов, включенных первым в г. флору А. При прочих равных условиях, популяции этих 15 видов имеют различные экологические оптимумы в изученных бассейнах.

В поймах рек Европейской России, встречаются местообитания, переменность увлажнения которых позволяет существовать растениям, хорошо переносящим засуху после обводнения и обратно: виды 1 – 13 (см. рисунок). Определяющим в процессе изменения увлажнения является фактор времени, скорость смены экологических состояний местообитаний (экофаз) (Hejny, 1971; Макрофиты-индикаторы..., 1993; Славгородский, 2001, 2002). Вполне вероятно существование экологических рас видов приуроченных к перенесению обводнения, перенесению обсыхания, перенесению быстрой смены этих состояний, перенесению медленной смены этих состояний, перенесению смены этих состояний по определенной программе.

Большая часть спектра видов укладывается в диапазон 60 – 108 баллов, что говорит о смене экологических состояний местообитаний растений в этих пределах по взятому фактору. Как видно из таблицы 2, в эту часть спектра попадают очень разнородные растения. Логично предполо-

жить, что на такое распределение влияет множество не совсем определенных, не совсем ясных факторов. Факторы переменности осушения-обводнения и водной среды здесь не всегда являются ведущими.

Виды, колебания увлажнения местообитаний которых находятся в пределах 95 – 113 баллов, большую часть времени вегетации проводят под влиянием водной среды. Можно видеть, что это влияние распространяется на большинство рассматриваемых видов, при условии попадания растения в местообитания с поверхностной водой. Для видов, имеющих минимум увлажнения более 95 баллов, фактор водной среды является ведущим, независимо от переменности уровня воды. Это позволило А.В. Щербакову (1991) выделить “водное ядро”. Но и в этом случае, разница в экологических предпочтениях географических рас видов будет “колебать” общее число видов “водного ядра” в его нижней границе, хотя в довольно узком диапазоне.

В рассматриваемом спектре видов есть не только травянистые растения, но и кустарники (см. табл. 2): 69 *Salix aurita* L., 75 *S. cinerea* L., 99 *S. rosmarinifolia* L., 107 *S. starkeana* Willd., 110 *S. lapponum* L., 111 *S. pentandra* L., 151 *S. myrtilloides* L. Представленная выборка ив охватывает широкий диапазон увлажнения от 66 до 106. Применяя принцип верности к определению экологического оптимума вышеуказанных видов, отметим, что он находится в Европейской России в переувлажненных местообитаниях. Верхняя граница увлажнения местообитаний у всех превышает 95 и растения этих видов, часть вегетационного сезона находятся под влиянием водной среды. Однако, например, на Окско-Донской равнине перечисленные виды встречаются в условиях переменного осушения-увлажнения-обводнения, чаще всего на свободных от поверхностной воды участках. Их почки возобновления перезимовывают в среде с отрицательными температурами, диапазон увлажнения сдвинут в мезогигрофильном направлении, поэтому “верными” водной среде не являются. Если же взять пойму р. Ворона южнее г. Кирсанов (Тамбовская обл.), то вдоль пойменных озер можно видеть “пояса” из ив большую часть вегетационного сезона проводящие в местообитаниях с поверхностным затоплением. Для этой территории ивы являются “верными” водной среде. Очевидно, что не только растения рода *Salix*, но и другие представители деревьев и кустарников в разных регионах произрастают в условиях переменного уровня поверхностных вод. Например, *Chosenia arbutifolia* (Palla) A. Skvorts., *Cornus alba* L. – Колымское нагорье, Сибирь; *Nerium oleander* L. – Турция; *Halimodendron halodendron* (Palla) Voss – р. Или, Средняя Азия; *Aeschynomene elaphroxylon* Taub. – Верхний Нил, Африка; *Tamarix chinensis* Lour. – Колорадо, США (Graf, 1978; Мазуренко, 2001).

Все вышесказанное справедливо для растительного покрова, организованного по абиотической S-модели и R-модели. К болотам с явно выраженным моховым покровом, вышеизложенное применить нельзя или только со значительной поправкой на ведущую средообразующую роль

мхов, потому что такие ландшафты организованы по биотической S-модели (Mirkin, 1994; Миркин, Наумова, 1998).

#### **4. Теоретические и методические подходы анализа гидрофильного компонента флоры**

Методология современной сравнительной флористики (СФ) основывается на изучении и анализе полных территориальных совокупностей видов растений (ПТСВР). Неполные территориальные совокупности, представляющие выборки видов по какому-либо признаку, также входят в круг ее понятий и терминов, но в качестве лишь рабочей операции при анализе ПТСВР, например дифференциации последней на определенные элементы флоры. В совершенно ином положении оказывается исследователь, когда он изначально, в соответствии с поставленными задачами и целями, имеет дело не с ПТСВР, а с их выборками. Последними оперируют, например, болотоведы, лесоведы, степеведы, гидрофитологи (специалисты, занимающиеся гидрофильными флорами), урбанофлористы. Указанных специалистов, несмотря на различия в объектах исследований, методологически объединяет одна особенность – все они работают с выборками, т.е. с неполными территориальными совокупностями видов растений (НТСВР). При этом часто, произвольно расширяя объем выборки, они психологически не могут настроиться на то, что работают не с целым, а с ее частью.

Применение подходов и методов современной сравнительной флористики при исследовании и анализе НТСВР высвечивают новые грани и детали их структуры и генезисных связей. Однако прямое использование понятий и терминов СФ в таких случаях сопряжено с выполнением определенных операций.

В настоящее время существует несколько направлений в изучении флор (табл. 3). Они настолько различны, что полученные флоры сравнивать невозможно, да и не имеет смысла. Мы рассматриваем изучение флор в рамках сравнительной (экологической) флористики.

ТАБЛИЦА 3

Направления в изучении флор

	территориальные флоры	экологические флоры	ценотические флоры	географические флоры	флоры ключевых видов
Научное направление	Территориальная флористика	Сравнительная (экологическая) флористика	Геоботаника (фитосоциология, фитоценология)	Географическая флористика	Популяционная флористика
Предмет	Полная территориальная совокупность видов растений - ПТСВР	Неполная территориальная совокупность видов растений - НТСВР	ПТСВР сообществ синтаксона	ПТСВР физико-географического выдела	ПТСВР ареала ключевого вида (видов) /key species/
Основной метод	Маршрутный, сеточный. В Европе с использованием сетки Atlas Florae Europaeae	Конкретных (элементарных) флор	Эколого-флористический (Браун-Бланке)	Маршрутный	Методы изучения демографии популяций видов
Требования к включению вида во флору	Нахождение на территории хотя бы одного экземпляра растения, относимого к какому-либо виду	Нахождение в пределах действия выбранного экологического фактора (комплекса факторов) хотя бы одного экземпляра растения, относимого к какому-либо виду	Нахождение на геоботанической площадке хотя бы одного экземпляра растения, относимого к какому-либо виду	Нахождение на территории физико-географического выдела хотя бы одного экземпляра растения, относимого к какому-либо виду	Нахождение в пределах средопреобразующего воздействия ключевого вида (видов) хотя бы одной микропопуляции, относимой к какому-либо виду
Принцип выделения	ПТСВР ячеек сети, произвольно выбранной территории	НТСВР по произвольно выбранному экологическому признаку (группе, комплексу признаков) региона	ПТСВР всех сообществ (геоботанических площадок) включаемых в исследование	ПТСВР физико-географического выдела	ПТСВР ареала вида или его части (географической, локальной или популяции)



Продолжение таблицы 3

Проведение границ	Граница площади флоры, границы ячеек сети.	Границ нет. Центр площади флоры, центры конкретных (локальных) и парциальных флор /safe sites/	Граница площади флоры, границы сообществ (геоботанических площадок)	Граница физико-географического выделения	Граница ареала вида, границы ареалов внутривидовых единиц
Число видов	Конечно	Варирует	Варирует	Конечно	Конечно
Статистический анализ	Объективен	Субъективен	Субъективен	Объективен	Объективен
Примеры названий	Флора северо-запада России, флора Липецкой области, флора Панинского р-на Воронежской обл., флора г. Смоленск	Водная флора Восточной Европы, флора долин Восточной Европы, водная флора Липецкой области, галофильная флора Астраханской области, флора прудов бассейна р. Цна, водная флора оз. Глубокого	Флора Lemnanea R. Тх. 1955 Восточной Европы, флора Lemnanea R. Тх. 1955 Липецкой области, флора Lemnanea R. Тх. 1955 прудов бассейна р. Цна, флора Lemnanea R. Тх. 1955 оз. Глубокого	Флора Европы, флора Среднерусской возвышенности, флора бассейна р. Воронеж, флора оз. Глубокого	Флора Quercus robur L., флора Sphagnum sp. болота Маклок (Воронежская обл.), флора Picea abies (L.) H. Karst. Валдайской возвышенности

Далее излагаются результаты использования подходов и методов современной сравнительной флористики, полученных при изучении и анализе гидрофильного компонента растительного покрова в разных регионах России (Краснова, 1999; Ершов, 2002; Славгородский, 2001; Крылова, 2001; Дурников, 2002; Кузьмичев, Краснова, 2001;). Эти работы выполнены в едином методологическом русле и поэтому сопоставимы.

Гидрофильный компонент в общей структуре флоры и растительности представлен практически в любом ботанико-географическом регионе. Таксономически и ценотически он менее разнообразен в сравнении с другими эколого-ценотическими комплексами. Тем не менее, интерес к гидрофильным растениям растет, о чем свидетельствует нарастающий поток публикаций (Кузьмичев, 2002), специализированные конференции и школы по этой экологической группе растений. Однако, результаты исследований, особенно когда не приводятся соответствующие “Конспекты” и “Продромусы”, оказываются не сопоставимыми по причине разного понимания авторами объема выборки. В одних случаях водная флора и растительность понимается в узком смысле с включением в нее только видов полностью погруженных в воду и с плавающими на поверхности воды листьями, в других - более широко, с включением деревьев и кустарников, растущих по заливаемым побережьям. В зависимости от принятого объема выборки ведущими семействами в первом случае оказываются Potamogetonaceae, Сурегасеae, Роасеae; во втором – Salicaceae, Роасеae, Сурегасеae, вытесняя на последние места Potamogetonaceae, Nymphaeaceae и другие гидрофильные семейства, собственно и определяющие своеобразие данного экологического компонента флоры и растительности. Предпринимаемые попытки упорядочения и унификации единых подходов при выделении объема гидрофильной флоры, основанные на субъективных посылках, успеха не имели.

С точки зрения СФ при изучении и анализе гидрофильного компонента следует различать два понятия: “флора водоема” и “водная флора”. Первое относится к территориальному выделу и предполагает водоем с четко очерченной топографической границей. Последняя фиксируется линией максимального разлива вод. Все растительное население, включая не только собственно водную, но и флору островов, высоких или низменных, побережий представляет ПТСВР. Попутно отметим, что и любая урбано-флора в установленных административных границах города, также представляет ПТСВР. Понятно, что в составе последней могут оказаться виды и сообщества растений естественной флоры, в их числе и раритетные.

Понятие “водная флора” – это неполная территориальная совокупность видов растений (НТСВР), поскольку представляет выборку видов по отношению к градиенту обводнения. Что касается понимания объема гидрофильной флоры и его обозначения, то цитируемыми выше авторами предложен заимствованный из ботанического лексикона термин – гидро-

фитон (Hydrophyton), включающий исключительно погруженные растения, а также с плавающими на поверхности воды листьями. Сюда из состава флоры бывшего Союза относятся все Potamogetonaceae, Nymphaeaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae, род *Batrachium*, гидрофильные представители других семейств.

Типологически любая гидрофильная флора в любом понимании ее объема не является однородной и под этим углом зрения представляет сочетание немногих, часто 2-3 полностью представленных эколого-ценотических комплексов и нескольких гигрогидрофильных вариантов других, связанных с первыми переходами. Это, например, могут быть заливаемые на более или менее длительное время прибрежья водоемов.

Так, для гидрофильного компонента Северо-Двинской водной системы А.Н. Красновой (1999) выделены гидрофитон (32 вида), гигрофитон (26), паллодофитон (33), псаммомезогигрофитон (19), пратомезогигрофитон (22), дримофитон (31). Первые два типологических комплекса, представляющие “ядро” гидрофильной флоры региона, включают полные наборы видов, остальные – гигро-гидрофильные фракции соответствующих типологических комплексов. Каждый такой комплекс предполагает проведение самостоятельного анализа. Аналогичная структура комплексов отмечена на озерах Валдайской возвышенности (Ершов, 2002), пойменных водоемах Верхней Волги (Крылова, 2001), Барабинской лесостепи (Дурнинкин, 2002), Окско-Донской равнины (Славгородский, 2001).

Типологический подход к гидрофильной флоре имеет ряд преимуществ. Прежде всего, он снимает дискуссионность с того, что считать гидрофильной флорой. Согласия по этому вопросу никогда не будет достигнуто. Каждый исследователь исходит из особенностей конкретного водоема, такта и интуиции. Т.е. объем выборки не может быть регламентирован, но сама выборка должна быть дифференцирована на типологические комплексы. Такой подход дает объективное и однозначное представление об объекте исследований, возможность сравнивать с флорами водоемов других регионов.

Таким образом, дифференциация гидрофильной флоры на типологические комплексы дает более полную и объективную информацию о структуре гидрофильной флоры, независимо от того, как понимают ее объем другие авторы.

Особенностью гидрофильного компонента растительного покрова является широкая экологическая амплитуда составляющих его видов. Растения заселяют разный по степени обводнения спектр экотопов, на что еще указывал Б.А. Федченко (1925), заложивший, по-существу, основы специальной дисциплины данной экологической группы растений – гидрофитологии. Он же обратил внимание на закономерности топографического распределения гидрофитов в водоемах Европейской России. В этой связи представляет интерес использование метода парциальных флор (ПФ). Он

широко применяется в современной сравнительной флористике. Под ПФ понимаются флоры однородных экотопов (Юрцев, Камелин, 1991).

Для пресных водоемов России нами разработана следующая базовая система экотопов:

1. Защищенные от ветра и волнения побережья водоемов со стабильным или незначительно изменяющимся уровнем с глубинами 250 - 90 см. В подобных экотопах создаются наиболее оптимальные условия для вегетации погруженных и плавающих форм.

2. Те же самые побережья со стабильным уровнем и глубинами 90 – 0 (10) см, заселяемые воздушно-водными растениями. Следует отметить, что в литературе, особенно учебно-методической, водная флора и растительность обычно связывается с указанными двумя типами экотопов. Этот и предшествующий типы экотопов представляют собой специфическую зону жизни гидрофитов.

3. Периодически заливаемые побережья с песчаными грунтами.

4. Периодически заливаемые побережья с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами.

Типы экотопов 3 и 4 характерны для природных и техногенно трансформированных водоемов с переменным изменяющимся в течение вегетационного сезона уровнем.

5. Осушаемые после спада воды побережья с песчаными грунтами.

6. Осушаемые после спада воды побережья с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами.

Типы экотопов 3, 4, 5 и 6 характерны для искусственных водоемов, уровень которых в течение вегетационного сезона опускается на несколько метров (Рыбинское и Куйбышевское водохранилища). На обнажающихся грунтах развивается своеобразный экологический комплекс эфемерных низкотравных растений, таксономический состав и происхождение которого были рассмотрены специально (Кузьмичев, Краснова, 2001).

7. Урезы. Экотопы обрывистых и крутых берегов на границе вода-суша.

8. Прибойная литораль. Это открытые, подверженные волнобою участки литорали.

9. Заболоченные воды. Представляют защищенные от ветра и волнения участки водоемов с надвигающимися сплавидами и интенсивным развитием погруженных и плавающих на поверхности воды растений.

10. Заболоченные побережья. Часто представлены приозерными болотами и торфяниками, периодически заливаемыми.

11. Сформировавшиеся сплавины.

12. Молодые сплавины.

13. Заболачивающиеся побережья.

Экотопы 1-6 соответствуют типичным местообитаниям гидрофильных растений, специфическим вариантом которых являются урезы (ПФ 7)

и прибойная литораль (ПФ 8). Экотопы 9-13 связаны с заболоченными и заболачивающимися водами и побережьями.

Выделенные типы экотопов отражают экологическую разнокачественность водной и прибрежно-водной среды по отношению к развивающейся растительности. Практически любой водоем можно рассматривать как интегрированную в пространстве и во времени систему экотопов. Тем не менее степень дифференциации последних выражена достаточно четко и они сравнительно легко выделяются в природе и поддаются типизации.

Анализ экотопологической структуры показывает, что индустриальные, или техногенные, водоемы (водохранилища, каналы и др.) вносят разнообразие в экотопологическую структуру растительного покрова. Крупные водохранилища (например, Рыбинское и Куйбышевское) с переменным уровнем воды по сезонам года можно рассматривать в качестве аналогов низовий рек с длительно поемным режимом. Однако их побережья и мелководья представляют принципиально иной тип экотопов.

Выявленная экотопологическая структура имеет экогенетическое содержание. Разнообразие жизненных форм гидрофитов, их “размытость” объясняются наложением экотопов, перекрыванием. Часто они образуют континуум во времени, когда с падением уровня освобождаются участки литорали, заселяемые другой растительностью с фрагментами прежней. Нередко в специальной литературе при характеристике наблюдаемого явления используются некорректные обиходные термины – растения “заходят” в воду или “выходят” из воды. Растения – не животные организмы и заходить или выходить из воды не могут. Меняется тип экотопа. Первым из литературы на это обстоятельство обратил внимание S. Hejný (1960), разработавший систему жизненных форм, основанную на фундаментальной экологической особенности гидрофитов – адаптации к лабильности водной среды.

Более подробно ПФ рассмотрены в цитированных нами работах. Остановимся на некоторых важных моментах. ПФ 9 (заболоченные воды) характеризуется интенсивным развитием *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia*, *Oenanthe aquatica*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*. Перечисленные виды часто выступают доминантами и субдоминантами. Данная ПФ представляет соответственно начало или одну из стадий прогрессивного заболачивания водоемов. Экогенетически она, по-видимому, более древняя, так как именно с освоения мочажин, луж, изолированных микроводоемов и началась экологическая экспансия цветковых в сторону гидрофилии, по крайней мере из группы воздушно-водных растений. Для полноты картины сравним ПФ 1 и ПФ 2, в которых много общих видов. Экотопы с глубинами 250-(0-10) см с населяющей их растительностью соответствуют двум флороценотипам: 1) погруженных и плавающих на поверхности воды растений и 2) гидрофильного высокотравья. Их эволюция происходила параллельно.

ПФ 3-4, 5-6 связаны с водоемами переменного уровня. Формирующиеся после спада воды экотопы, несмотря на сходство грунтов, принципиально отличаются от экотопов водоемов с постоянным уровнем, поскольку периодически осушаемая зона обладает большим разнообразием. В природе водоемы с переменным уровнем, распространены гораздо чаще, чем со стабильным. Этим объясняются широкие экологические ареалы водных и прибрежно-водных растений, пластичность большинства их, на что обратил внимание Н.Г. Холодный (1924). Рассматриваемые ПФ можно объединить в 2 пары корреспондирующих – 3-4 и 5-6. ПФ залитых прибрежий с переменным уровнем с песчаными грунтами (3) и соответствующая ПФ 4 с илистыми грунтами имеют много общих видов. При этом ПФ 3 представляет несколько обедненный вариант ПФ 4. Напротив, ПФ 5-6, формирующиеся после спада воды, богаче и включают соответственно больше видов. Большое видовое разнообразие этой пары ПФ по сравнению с ПФ 3-4 объясняется интенсивным развитием на осушенных грунтах малолетников - *Callitriche hermaphroditica*, *Elatine hydropiper*, *Juncus bufonius*, *Rumex maritimus*, *Ranunculus sceleratus*, *Bidens cernua*, *B. radiata*, *Sagina nodosa*. Особенностью флоры подобных экотопов на Рыбинском водохранилище является развитие в отдельные годы *Carex bohemica*, *Eleocharis ovata*. Кроме того, для временно залитых прибрежий характерны *Potamogeton pectinatus*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Batrachium circinatum*. Грунты Рыбинского водохранилища и озер сухонского водораздела Северо-Двинской водной системы, независимо от типа субстрата, оказываются бедными, чем и объясняется сходство этих ПФ. Это представляет региональную особенность водоемов центра и севера Европейской России. В южных районах различие может быть значительным. Общими для всех четырех ПФ являются *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Persicaria amphibia*.

ПФ 3 и 4 довольно близки к ПФ 2, приуроченной к стабильным прибрежьям с глубинами 90-0 (10) см. Последняя часто соответствует группе формаций воздушно-водной растительности и включает *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*, *Glyceria maxima* и др. Она достаточно хорошо ограничена от контактирующей ПФ 1.

Более сложная картина в классе ПФ, приуроченных к болотным (гелюфильным) экотопам. Четкую связь имеют только ПФ 10 и 13. Остальные показывают разную степень автономности. ПФ 10 и 13 соответствуют заболоченным и заболачивающимся прибрежьям. К этим парциальным флорам близка ПФ 11 старых сформировавшихся сплавин. Сходство с ними достигается в основном за счет общих видов ПФ 11 и 13, обедненный вариант которых представляет ПФ 11. Таким образом, ПФ старых сформировавшихся сплавин довольно обособлена. Своеобразна ПФ урезов (7), специфика которой может быть выявлена на большом числе водоемов и на более обширной территории. Следующая, достаточно обособленная ПФ 12

(молодых сплавин). Она мало оригинальна, гетерогенна, почти не имеет характерных видов.

ПФ 8 занимает особое положение. Это прибойная литораль, где специфических видов немного, но они весьма характерны - *Potamogeton pectinatus*, *P. gramineus*, *Eleocharis acicularis*.

Метод ПФ дает возможность выявить парциальную активность видов. Так, на водоемах центра Европейской России выделены 3 группы видов - высокоактивные, активные и малоактивные. Первая группа немногочисленная и включает растения, встречающиеся в 9 и более ПФ. К ним относятся *Phragmites australis* (в 11 ПФ), *Persicaria amphibia* (10), *Eleocharis palustris* (10), *Equisetum fluviatile* (10), *Sagittaria sagittifolia* (10), *Butomus umbellatus*, (9), *Rorippa amphibia* (9), *R. palustris* (9). Среднеактивных видов (встречающихся в 5-7 флорах) - 26. *Scolochloa festuacea* (7), *Eleocharis acicularis* (7), *Potamogeton pectinatus* (6), *P. perfoliatus* (6), *P. lucens* (5) и др. Малоактивных видов большинство (119). При этом число видов, встречающихся в трех-четырех ПФ, достигает 61, в 1 - 2 ПФ - 58. Наибольшую активность проявляет *Phragmites australis*, встречающийся в 11 из 13 ПФ. Однако позиции его по сравнению, например, с водоемами Украины заметно ослаблены. Экологический и ценотический ареал данного вида в Евразии приурочен к южной части степной, полупустынной и северной части лесостепной зон, где он занимает ряд других экотопов и продуцирует максимальную биомассу (Мяло, 1960). *Phragmites australis* заселяет огромные площади на так называемых "тростниковых" лугах и минеральных болотах на Украине, в южной Сибири и других районах. Через центр Европейской России проходит граница, где ценотические позиции ряда гидрофитов, например *Persicaria amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, меняются. Это выражается в сокращении числа ПФ, где встречаются тот или иной вид, площадей, жизнестойкости и других показателей.

Метод ПФ раскрывает экотопологическую структуру и дифференциацию гидрофильной флоры. Он вносит новые представления о континууме между водной и наземной средами обитания сосудистых растений. Отмеченные 2 класса сходства, соответствующие водной в узком понимании и болотной (гелофильной) флоре, в то же время отражают основные направления экологической эволюции сосудистых растений, связанных с гидроморфным типом местообитаний.

По степени сходства ПФ водоема Европейской России образуют два класса. Первый соответствует гидрофильной флоре в узком понимании т.е. типологическому комплексу гидрофитона. Второй класс соответствует водно-болотной и болотной (гелофитной) флоре.

В заключение отметим, что подходы и методы СФ при изучении НТСВР связывают последние с общей структурой растительного покрова, более глубоко на его фоне высвечивают специфику и разнообразие изучаемых эколого-ценологических комплексов флоры.

### Литература

1. Бекетов А.Н. География растений. - СПб., 1896. - 358 с.
2. Борисова И.В. О понятиях “биоморфа”, “экобиоморфа” и “архитектурная модель” // Бот. журн. - 1991. - Т. 76, № 10. - С. 1360 - 1367.
3. Баркман Я. Верность и характерные виды: критическая оценка // Бот. журн. - 1991. - Т. 76, № 7. - С. 936 – 949.
4. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. - Л.: Наука, 1969. - 232 с.
5. Грант В. Эволюция организмов. - М.: Мир, 1980. - 314 с.
6. Грант В. Видообразование у растений. - М.: Мир, 1984. - 528 с.
7. Дурникин Д.А. Флора и растительность озер Кулунды (в пределах Алтайского края) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Новосибирск, 2002. – 16 с.
8. Ершов И.Ю. Фитоценосистемы озер Валдайской возвышенности. - Рыбинск, 2002. – 136 с.
9. Измайлова Н.Н. Водный режим // Степи Восточного Хангая. - М.: Наука, 1986. - С. 99 - 126.
10. Кондаков Н.И. Логический словарь-справочник. - М.: Наука, 1975. - 720 с.
11. Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. – Рыбинск, 1999. – 200 с.
12. Крылова Е.Г. Структура и сукцессии растительного покрова техногенно трансформированных пойменных водоемов Верхней Волги // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саранск, 2001. – 21 с.
13. Кузьмичев А.И. Гидрофильные растения России и сопредельных государств. Ретроспективный указатель научной литературы (1853-2001 гг.). – Рыбинск, 2002. – 267 с.
14. Кузьмичев А.И., Краснова А.Н. Парциальные флоры пресных водоемов Европейской России // Ботан. журн. – 2001. – Т. 86, № 1. – С. 65-72.
15. Кузьмичев А.И., Краснова А.Н. Миниатюрные травы отмелей. К структуре и истории формирования флористического комплекса пойменного наноэфемеретума // Биология внутренних вод. - 2001. - № 2. – С. 22-25.
16. Мазуренко М.Т. Флювиафиты – новая экологическая группа растений // Биология внутренних вод, 2001. - № 3. - С. 45 – 47.
17. Макрофиты-индикаторы изменений природной среды. - Киев: Наукова Думка, 1993. - 435 с.



18. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. - М.: Наука, 1985. - 137 с.
19. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. - Уфа: Гилем, 1998. - 413 с.
20. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1979. - Т. 3. - С. 71 – 137.
21. Мяло Е.Г. К экологии прибрежно-водных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. - 1960. – Т. 75, вып. 6. – С. 92-98.
22. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов / Избранные труды: Сборник научных статей. - М.: KMK Scientific Press, 1999a. - С. 237 – 538.
23. Разумовский С.М. Тезисы доклада С.М. Разумовского о ценофильном и ценофобном компоненте флоры, прочитанного на 7-й школе по моделированию биологических систем (Звенигород, 16 февраля 1980 г.) / Избранные труды: Сборник научных статей. - М.: KMK Scientific Press, 1999b. - С. 539 – 543.
24. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. - М.: Сельхозгиз, 1956. - 472 с.
25. Синская Е.Н. Динамика вида. - М., Л.: Огиз, 1948. - 526 с.
26. Славгородский А.В. Структура гидрофильной флоры и растительности Окско-Донской равнины // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саранск, 2001. – 22 с.
27. Славгородский А.В. Ключ для определения экобиоморф гидрофильных растений Центральной России // Бот. журн. - 2002. - Т. 87, № 3. - С. 78 – 85.
28. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). - Л.; М., 1928. - 174 с.
29. Толмачев А.И. Введение в географию растений. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. - 244 с.
30. Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. - М.: Сельхозгиз, 1968. - 284 с.
31. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. - М.: Прогресс, 1980. - 328 с.
32. Федченко Б.А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. - М., 1949. - Т. 2. - С. 311-338
33. Федченко Б.А., Флеров А.Ф. Биология водных растений как предмет изучения в школе. – Л.-М, 1925. – 132 с.
34. Флора Липецкой области. - М.: Аргус, 1996, - 376 с.

35. Холодный Н.Г. К вопросу о влиянии водной среды на анатомическое строение водных растений // Рус. гидробиол. журн., 1924. – Т. 3. - № 1-2. – С. 1-7.
36. Шереметьев С.Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. - Л.: Наука, 1990. - 110 с.
37. Щербаков А.В. Флора водоемов Московской области // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1991. - 25 с.
38. Щербаков А.В., Тихомиров В.Н. Сбор и первичная обработка информации при изучении региональных флор водоемов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994а. - Т. 99. - Вып. 3. - С. 111 - 116.
39. Щербаков А.В., Тихомиров В.Н. Трудности анализа региональных флор водоемов и пути их преодоления // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994б. - Т. 99. - Вып. 4. - С. 83 - 87.
40. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. – Пермь, 1991. – 80 с.
41. Allen T.F.N., Star T.B. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago: Univ. of Chicago, 1982. - 216 p.
42. Becking R. W. The Zurich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. - № 23. - P. 411 – 488.
43. Becking R.W. Mathematical analysis of plant communities // Qualitative of phytosociological data. Rec. Adv. Bot. Univ. of Toronto Press. 1961. - P. 1346 – 1350.
44. Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Grunzuge der Vegetations Kunde. Wien - New York. - 1964. - 865 s.
45. Braun-Blanquet J., Furrer E. Remarques sur l'etude des groupements de plantes // Bull. Soc. Languedoc. Geog. - 1913. - № 36. - P. 20 – 41.
46. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingem, 1974. - 97 s. (Scr. Geobot.; Bd. 9).
47. Gauch H.G. ORDIFLEX – a flexible computer program for four ordination techniques: Weighted averages, polar ordination, principal component analysis and reciprocal averaging: Release B. Ithaca (N.Y.): Cornell Univ. press, 1977. - 195 p.
48. Goodall D.W. Quantitative aspects plant distribution // Biological reviews. - 1952. - Vol. 27. - P. 24 – 58.
49. Graf W.L. Fluvial adjustments to the spread of tamarix in the Colorado Plateau region // Bull. Geol. Soc. Amer. - 1978. - V. 89, № 10. - P. 101 – 121.
50. Hejny S. Okologiske Charakteristik der Wasser- und Sumpflanzen in den slowakischen Tiefebene. - Bratislava, 1960. - 489 s.

51. Hejny S. The dynamic characteristic of littoral vegetation with respect to changes of water level // *Hidrobiologia*. - T. 12. - P. 71 – 85. Bucuresti. 1971.
52. Koch W. Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der N.O. Schweiz // *Jb. St. Gall. Naturw. Ges.* - 1925. - № 61 (2).- S. 1 – 146.
53. Landolt E. Ökologische Zieherwertung zur Schweizer Flora // Veröffentlichungen des geobotanischen Institutes der ETH. Zurich: Rubel, 1977. - 208 s.
54. Mirkin B. M. Which plant communities do exist ? // *J. Veget. Sci.* - 1994. - V. 5, № 2. - P. 283 - 284.
55. Moore P. D. Why is a plant where it is? // *Nature*, 1981. - Vol. 289, № 5793. - P. 74 – 42.
56. Noy-Meir I. Structure and function of desert ecosystems // *Isr. J. Bot.* - 1980. - V. 28.- P. 1 – 19.
57. Orloci L. Multivariate analysis in vegetation research. The Hague: Junk, 1975. - 285 p.
58. Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon, 1934. - 632 p.
59. Schwickerath M. Ausgleich und Richtungsprinzip als Grundlage der Pflanzengesellschaftslehre // *Repert. Spec. nov. regniveg. Beih.* - 1940. - № 121. - S. 53 – 67.
60. Schwickerath M. Bedeutung und Gliederung des Differentialartenbegriffs in der Pflanzengesellschaftslehre. *Beih. Bot. Zentrabl.* - 1942. - № 61B. - S. 351 – 383.
61. Szafer W., Pawlowski B. Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges A. Bemerkungen über die angewandte Arbeitsmethodik // *Bull. Int. Acad. Pol. Sci. et lettr. Cl. Sci. math. Nat. Ser. B.* 1926 (1927). Suppl. 2.- S. 1 – 12.
62. The mosaic-cycle concept of ecosystem. (ed. Remmert H.) Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, N-Y. 1991. - 168 p.
63. Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // *Classification of plant communities*. Ed. R.H. Whittaker. The Hague. 1978. - P. 287 - 399.

УДК 581.526.3 (03)

*А.Н. Краснова*

### **ЭКОФЛОРА ГИДРОФИЛЬНОГО ЦЕНТУРИОНА (ОПЫТ РАЗВЕРНУТОГО СТРУКТУРНОГО АНАЛИЗА)**

Третье тысячелетие открывает перед ботаниками новые горизонты в процессе познания и сохранения разнообразия фитобиоты. Для ее оценки недостаточно установить только таксономический состав флоры. Необходимо освещение географической, экобиоморфологической, ценотической, экологической структуры вида. Эта оценка требует применения новых подходов и методов, соответствующих классификаций, способных как можно полнее использовать накопленные знания о гидрофильных растениях. Гидрофиты представляют специфический компонент любой региональной флоры. Изучение его на протяжении длительного времени происходило вяло, в основном параллельно с наземными фитоценосистемами. Исследователи в большинстве отдавали предпочтение изучению многовидовых родов, семейств, порядков, которые в эволюционном отношении решались проще. Таксоны гидрофильного компонента, часто монотипные, архаичные, не привлекали внимание, нередко компилировались из издания в издание. Ситуация стала стремительно изменяться со второй половины 20 века в связи с усиливающимся антропогенным прессом. Природные популяции гидрофильных растений оказались на грани полного исчезновения, вымирания, поскольку загрязнение водной среды оказалось значительнее наземной. Гидрофильные растения, как степные, луговые и другие остро реагируют на изменение условий обитания изменением численности и структуры популяций. Экологическое поведение вида отражается на его ареале, что, в свою очередь, определяет экологическую нишу и его место, адаптивные возможности среди других видов в процессе эволюции растений.

Детальное изучение популяционной структуры, морфологических особенностей, как способов адаптации видов к условиям среды, размеров и формы ареалов, ценотических связей позволяют определить экологическую ценность, причины сокращения или увеличения численности популяций, расширения или сужения ареалов. Подобный подход дает возможность развернуть по-новому проблему изучения вида в аспекте биоразнообразия.

Применяемые нами методы современной сравнительной флористики (Краснова, 1999), а также некоторые подходы авторов монографии “Макрофиты — индикаторы изменений природной среды” (1993) и коллектива авторов многотомного издания “Экофлора Украины” использованы при создании кадастрового списка гидрофильных растений европей-

ской части России под названием «Экофлора гидрофильного центуриона» («Центурион»). Был разработан бланк со следующими характеристиками вида:

**Латинское название вида — русское название;**

**Экотоп** — общая характеристика местообитания, или развернутая экологическая характеристика вида;

**Фитоценология** — участие вида в сообществах;

**Экотип (экобиоморфа)** — рассматривается типология жизненных форм растения в понятиях и терминах С. Гейны (Киев, 1993);

**Гидрогенные грунты** — наиболее типичные, на которых растения развиваются;

**Гидротоп** — отразили отношение растения к водному режиму на водоеме:

1. Толероундулатофиты — растения переносящие волнобой;
2. Ундулатофобы — растения не переносящие волнобой;
3. Ундулатофилы — любящие волнобой;
4. Флюофилы — любящие или переносящие быстрое течение, потоки;
5. Флювиофобы — избегающие быстрое течение;
6. Статиофилы — любящие стоячие воды;
7. Толеростатиофилы — переносящие стоячие воды.

**Индикатор** — указывается реакция вида на евтрофирование водоемов, приобретающее в современный период глобальный характер.

**Антропогенный фактор** — характеризует распространение, численность и выживание вида и формируемых им сообществ в антропогенных условиях. Раздел содержит общие сведения. В дальнейшем планируется имеющуюся информацию подать в двух подразделах — «Антропотолерантность» и «Синантропизация».

В «Центурионе» я применила кадастровую форму, используемую в мировой практике при создании баз данных о хозяйственном значении растений любой административной территории. Список видов в «Кадастрах» обширный, поскольку учитывается все растительное население административного или естественного района. В данном случае рассматривались гидрофильные растения. Использована информативная форма подачи материала в плане базы экологических данных. Ресурсоведческий аспект не нашел отражения в «Центурионе», так как экологическая обстановка на водоемах европейской России не везде благоприятная. Сведения соэкологического характера гидрофильных растений ранее рассмотрены в работе «Проблемы охраны генофонда гидрофильной флоры» (Краснова, 2001).

Кроме чисто научного интереса и значения, «Центурион» имеет и определенное практическое применение, например, в паркостроении (строительстве водоемов ландшафтно-декоративного назначения), рекон-

струкции и восстановления усадеб монастырей (возрождение культовых ландшафтов).

Как уже отмечалось выше, аналогичных экологических работ выходило достаточно большое количество, где рассматривались наземные растения, а из гидрофильных попадали в такие сводки только красивоцветущие, например, Nymphaeaceae. В «Центурионе» использованы современные экологические акценты из “Экофлоры Украины”, монографии “Макрофиты ...” и разрабатываемые авторами данной монографии подходы и методы сравнительной флористики.

В разделе «Экотип» (экобиоморфа, жизненная форма), рассмотрен спектр жизненных форм, отражающий основные черты экологического состава гидрофильной флоры региона. Возникновение любой экобиоморфы происходило на основе общего закона эволюции: изменчивости организмов, естественного отбора популяций, свойства которых наиболее соответствуют условиям существования в сообществах, находящихся в определенных условиях внешней среды (Быков, 1970).

В «Центурионе», как и в предшествующих работах, автор придерживается классификации, предложенной С. Гейны (Heiny, 1960). Она основывается на таком фундаментальном признаке как динамичность водной среды в развитии водных растений. В этой и последующей работах (Макрофиты – индикаторы..., 1993) С. Гейны разработал схему экологических типов водных растений. Критерием выделения послужили адаптации водных растений к смене экофаз в водоемах. Гидрологический режим большинства водоемов различается не только на протяжении года, но и по годам. В соответствии с этим С. Гейны выделил следующие экофазы: глубоководную, мелководную, болотную и наземную. Им соответствуют названия – гидрофаза, лимнофаза, лимозная и терастральная фазы. Кроме того, существуют еще экопериоды и экоциклы в развитии водных, прибрежно-водных и болотных растений, связанные чаще с цикличностью климата. Экотипы растений мною выделяются в соответствии с установками С. Гейны. Остановимся на них подробнее.

**Эугидатофиты (Eugidatophyta)** Адаптированы к жизни в воде – гидрофаза и литоральной экофаза. В лимозной экофазе отмирают. Корневая система находится в воде или неглубоко в грунте. Представители: *Utricularia vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, большинство видов рода *Potamogeton*.

**Аэрогидатофиты (Aerogidatophyta)** Адаптированы преимущественно к литоральной фазе, в меньшей степени — к гидрофазе. Выдерживают также кратковременную лимозную фазу. Корневая система находится в воде или в самых поверхностных горизонтах грунта. В отличие от предыдущей группы, контакт с воздушной средой происходит посредством плавающих листьев. Представители: виды рода *Nymphaea*, произрастающие в умеренных широтах, *Persicaria amphibia*, некоторые виды рода *Potamogeton* – *P. natans*, *P. alpinus*.

**Плейстофиты (Pleustophyta)** Адаптируются в трех фазах: водной, прибрежной и болотной. В наземной экофазе особи отмирают. Обитают обычно в поверхностном слое воды. Корневая система развита слабо или отсутствует. При помощи ветра свободно перемещаются по водоему. Представители: *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*.

**Тенагофиты (Tenagophyta)** Большую часть жизненного цикла проходят в прибрежной и болотной экофазах. Непродолжительное время находятся в гидрофазе и наземной экофазе. При повышении уровня отрываются и становятся временно плавающими. Представители: *Eleocharis acicularis*, *Limosella aquatica*, *Callitriche hermaphroditica*, *Ranunculus reptans*.

**Плейстогелофиты (Pleistohelophyta)** Адаптированы к болотной и прибрежной экофазам. Короткое время могут вегетировать в наземной экофазе. Мощная корневая система находится в толще воды или в поверхностных слоях донных отложений. Представители: *Cicuta virosa*, *Calla palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex pseudocyperus*.

**Гидроохтофиты (Hydroochtophyta)** Жизненный цикл проходят в лимозной, терастральной и литоральной экофазах, первый год - в болотной или наземной, второй – в литоральной, третий – в литоральной и болотной экофазах. Корневая система развита слабо, достигает глубины 25-30 см. Большинство видов двух-трехлетние. Представители: виды рода *Alisma*, *Glyceria fluitans*, *Oenanthe aquatica*, *Scirpus radicans*, *Bolboschoenus maritimus*, *Butomus umbellatus*, *Hippuris vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Sagittaria sagittifolia*.

**Охтогидрофиты (Ochtophyta)** Адаптированы к жизни в прибрежной, болотной, наземной экофазах. Некоторое время способны вегетировать в гидрофазе. Представители: виды родов *Phragmites*, *Typha*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Rumex hydrolapathum*, *Sparganium erectum*.

**Эвохтофиты (Euchtophyta)** Адаптированы к жизни в литоральной и лимозной экофазах. Переносят кратковременные периоды гидрофазы и наземной экофазы. Представители: *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. rostrata*, *C. vulpina*, *C. riparia*, *C. aquatilis*.

**Улигинозофиты (Uliginosophyta)** Связаны с болотной и наземной экофазами. Непродолжительное время вегетируют в литоральной экофазе. Средневысокие травянистые растения с разветвленной корневой системой. Представители: *Euphorbia palustris*, *Sium latifolium*, *Lythrum salicaria*.

**Трихогигрофиты (Trichogugrophyta)** Адаптированы к жизни в условиях кратковременного затопления и полного осушения экотопов. Многолетние виды со столоновидными побегами и разветвленной корневой системой. Представители: *Ranunculus repens*, *Agrostis gigantea*, *Potentilla anserina*.

**Пелохтофиты (Pelochtophyta)** Весь жизненный цикл проходят в болотной экофазе. Одно — малолетние растения с развитой поверхностной мочковатой корневой системой. Представители: *Carex bohemica*, *Poa annua*, *Eleocharis ovata*.

**Пелогигрофиты (Pelochtoterophyta)** Адаптированы к болотной и наземной экофазам. Длительный период развития приходится на наземную фазу. Корневая система проникает на глубину 30-40 см, иногда более. В отличие от пелохтофитов, короткое время могут вегетировать в литоральной экофазе. Представители: виды рода *Bidens*, *Rumex maritimus*, *Persicaria lapathifolia*.

Гидрофильная, в широком понимании, флора дифференцирована на собственно водный (гидроморфный) и болотный (геломорфный) варианты. Даже на региональном материале они отражают основные пути экологической эволюции этой сборной группы. Их два и они достаточно дифференцированы. На это указывает малочисленная промежуточная группа гидрогеломорфных экотипов. Гидроморфные виды — это ядро гидрофильной флоры в узком понимании. В аспекте экологической эволюции группа гидроморфных экотипов для сосудистых цветковых растений представляет тупиковую линию развития, чуждую для этой систематической группы (Краснова, 1999). Гелогигроморфные виды можно рассматривать как факультативное включение гидрофильного компонента флоры, у большинства авторов неизменно превышающее по численности.

Представители группы гидроморфных экотипов на водоемах часто выступают доминантами, формируя наводные и находящиеся в толще воды фитоценозы. Участие гидрогеломорфных эколобиоморф в структуре растительного покрова не очень велико. Доминантов среди них немного, хотя отдельные виды могут давать всплески численности, связанные с сукцессионными рядами. Это больше относится к плейстогелофитам — *Cicuta virosa*, *Calla palustris*, *Menyanthes trifoliata*, то-есть типичным сплавинообразователям.

На водоемах велика роль геломорфных экотипов, особенно охтогидрофитов и эвохтофитов, приводящих к их прогрессирующему заболачиванию и заторфовыванию. Ценотически активны *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Scolochloa festuacea*. Напротив, роль гидроохтофитов незначительна. Как известно, представители этой группы в обилии развиваются на вновь созданных искусственных, или индустриальных водоемах, особенно виды родов *Alisma*, *Bidens*.

Гелогигроморфные экотипы включают улигинозофиты — самые многочисленные. Доминантов среди них немного, что, по-видимому, связано с частой сменой экофаз.

Гигроморфные и гигромезоморфные экотипы в структуре растительного покрова заливаемых побережий обычно не играют существенной роли.

#### **Alismataceae**



***Alisma lanceolatum* With. — Частуха ланцетная**

**Экотоп.** Прибрежья заболоченных водоемов, мелководья евтрофных пресноводных замкнутых малопроточных водоемов, периодически обсыхающие мелководья водохранилищ, сплавины, ручьи, родники, лужи, кюветы, канавы, пруды, постоянно сырые места. Приурочен к евтрофным или мезоевтрофным водоемам. Преобладающие глубины 30-40 см. Переносит понижение воды на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня. Низкий уровень воды стимулирует развитие.

**Фитоценология.** Ценозообразователь. Доминант временных малоустойчивых сообществ.

**Экотип** — низкотравный гелофит, гидроохтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-песчанистые.

**Индикатор** евтрофных пресноводных участков замкнутых водоемов, илистых отложений, местообитаний с непостоянным уровнем воды.

**Антропогенный фактор.** Выдерживает умеренное антропогенное влияние.

***Alisma plantago-aquatica* L. — Частуха подорожниковая**

**Экотоп.** Прибрежья заболоченных водоемов, мелководья евтрофных пресноводных замкнутых малопроточных водоемов, периодически обсыхающие мелководья водохранилищ, сплавины, ручьи, родники, лужи, кюветы, канавы, пруды, постоянно сырые места. Преобладающие глубины 5-15 (30-50) см. Переносит понижение воды на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня. Вид широкой экологической амплитуды.

**Фитоценология.** Доминант временных малоустойчивых сообществ; субдоминант в сообществах *Typhetum latifoliae*, *Caricetum gracilis*, *Sagittario-Sparganietum emersi*, *Glycerietum maximae*, *Nupharetum luteae* и других.

**Экотип** — низкотравный гидроохтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные.

**Индикатор** евтрофных участков пресноводных водоемов с аллювиальными отложениями, участков понижения уровня и наличия мощных илистых отложений. Индикатор местообитаний, нарушенных вследствие выпасания.

**Антропогенный фактор.** Выдерживает умеренные антропогенные нагрузки.

***Sagittaria sagittifolia* L. — Стрелолист стрелолистный**

**Экотоп.** Старицы, заболоченные берега озер, мелководья водохранилищ с периодической сработкой уровня, заливы водохранилищ при впадении рек, в каналах. Образует пятна, полосы, куртины в прибрежьях, заливах, на мелководьях в водоемах разной трофности, где наблюдается массовое развитие. Преобладающие глубины 20-70 см. На более глубоких местах не цветет, образуя подводную форму с длинными, до 150 см, широколинейными листьями. Вид широкой экологической амплитуды.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в ценозах *Nupharetum luteae*, *Butometum umbellati*, *Sparganietum erecti* и других.

**Экотип** — низкотравный гелофит, гидроохтофит

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, глинистые, илистые.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Индикатор** водоемов с илистыми или глинистыми грунтами и переменным уровнем.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод промышленными и бытовыми стоками.

#### **Ariaceae**

##### ***Cicuta virosa* L. — Вех ядовитый**

**Экотоп.** Типичные местообитания — прибрежья интенсивно заболачивающихся водоемов, сплавины, по берегам и прибрежным мелководьям озер, на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня. Также сырые и заболоченные кустарники, заболоченные луга. Глубины 15-30 см.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Equisetum fluviatile*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae*, *Phragmitetum communis*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флюофил, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Торфянистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** заболачивающихся участков водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиленного евтрофирования, сильное загрязнение вод.

##### ***Oenanthe aquatica* (L.) Poir. — Омежник водный**

**Экотоп.** Типичные местообитания — малые по площади интенсивно заболачивающиеся водоемы, сплавины, сырые берега озер, на болотах, мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня, на быстрины и перекаты рек. Глубины 0-50 см. На более глубоких местах (250 см) образует f. *eximia*. Густые заросли этого растения влияют на окружающие водные растения, подавляя их развитие. Вид широкой экологической амплитуды.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*.

**Экотип** — гигрофит, гидроохтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, илисто-песчаные, чаще торфянистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** мощных органогенных отложений, участков мелководных водохранилищ с периодической сработкой уровня.

**Антропогенный фактор.** Развивается на участках усиливающегося антропогенного евтрофирования и по берегам водоемов, принимающих сточные воды.

***Peucedanum palustre* (L.) Moench — Горичник болотный**

**Экотоп.** На приозерных травяных и травяно-сфагновых болотах, сплавинах.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Glycerietum maximae*, *Caricetum gracilis*, *Caricetum lasiocarpae*, *Equisetum fluviatile*.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофоб, флюофил, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Преимущественно торфянистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** Показатель интенсивно заболачивающихся водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Sium latifolium* L. — Поручейник широколистный**

**Экотоп.** Подтапливаемые аллювиальные участки прибрежий водохранилищ, пойменные понижения, заболоченные леса и кустарники, единично на сплавинах. Глубины 50-60 см.

**Фитоценология.** В сообществах *Caricetum gracilis*.

**Экотип** — гидроохтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Глинисто-илистые, илисто-песчаные, илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** мезоевтрофных водоемов с колебанием уровня в течение вегетации, илисто-глинистых отложений, участков с грунтовым подтоплением и местообитаний с продолжительным затоплением.

**Антропогенный фактор.** Исчезает при усиленном евтрофировании.

**Araceae**

***Calla palustris* L. — Белокрыльник болотный**

**Экотоп.** Типичные местообитания — окраины надвигающихся на заболоченный водоем славин, элементы внутриболотной открытой или погребенной под слоем торфа гидрологической микросети, топкие окраины болот. Глубины до 15-25 см.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в фитоценозах *Menyanthemum trifoliatae*.

**Экотип** — низкотравный гелофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Торфянистые, реже илисто-торфянистые.

**Индикатор** интенсивно заболачивающихся водоемов, пониженных участков болот с постоянным поверхностным и грунтовым подтоплением, илисто-торфянистых и торфянистых отложений.

**Антропогенный фактор.** Не переносит снижения уровня вод, сильное загрязнение водоемов.

#### **Asteraceae**

##### ***Bidens cernua* L. — Черда поникшая**

**Экотоп.** На сырых местах по берегам рек, озер, сырых лугах, окраинам болот, придорожных канав, на сплавинах.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*, *Phragmitetum communis*.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илистые, торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод, вытаптывание.

##### ***Bidens radiata* Thuill. — Черда радиальная**

**Экотоп.** На сырых местах по берегам озер, на сырых лугах, по окраинам травяных болот, придорожных канав, кюветов, сырых рытвин, мелиоративных каналов, единично на сплавинах.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae* единично или в незначительной примеси.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, глинисто-илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

##### ***Bidens tripartita* L. — Черда трехраздельная**

**Экотоп.** На сырых и переувлажненных местах по берегам заболоченных озер, на влажных лугах, вдоль ручьев, родников, по окраинам болот, канав, кюветов, в мочажинах и лужах, на сырых садовых участках, у ферм, на старых сплавинах.

**Фитоценология.** Субдоминант в ценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae*, *Butometum umbellati*.

**Экотип** — гигрофит, гигрогидрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илистые, торфянистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Переносит сильное загрязнение сточными водами.

***Gnaphalium uliginosum* L. — Сушеница топяная**

**Экотоп.** На сырых местах небольшими пятнами, по берегам озер, окраинам болот, сырым пашням.

**Фитоценология.** Субдоминант временных неустойчивых группировок.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, торфянистые, илисто-песчаные.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит вытаптывания и сильное загрязнение почво-грунтов.

***Inula britannica* L. — Девясил британский**

**Экотоп.** На сырых местах по берегам озер, на влажных приозерных лугах, вдоль канав, прудов.

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси сообществ лугов низкого и среднего уровней.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод, почво-грунтов.

***Ptarmica cartilaginea* (Ledeb. ex Reichenb.) Ledeb. — Чихавка хрящеватая**

**Экотоп.** По низким берегам водоемов, в прибрежьях, верхний пояс аридали водохрилищ.

**Фитоценология.** В ценозах *Caricetum gracilis*.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит.  
**Гидротоп.** Ундулатофоб, флюофоб, статиофил, толеростатиофил.  
**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илистые, илисто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***P. vulgaris* L. — Чихавка обыкновенная**

**Экотоп.** Сезонно заливаемые прибрежья водоемов в верхней полосе затопления, сырые обнаженные грунты.

**Фитоценология.** Образует временные неустойчивые группировки.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Senecio tataricus* Less. — Крестовник татарский**

**Экотоп.** По берегам водоемов, на отмелях, на длительно поемных заливаемых лугах.

**Фитоценология.** Субдоминант луговых ценозов, создает аспект.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илисто-песчаные.

**Индикатор** длительно поемных лугов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Tussilago farfara* L. — Мать – и - мачеха обыкновенная**

**Экотоп.** На обнаженных грунтах, по обрывистым берегам водоемов, на урезах, у родников, в полосе выклинивающихся вод, вдоль мелиоративных канав, заболоченных местах.

**Фитоценология.** Формирует временные сообщества.

**Экотип** — мезогигрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, глинистые, глинисто-илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит вытаптывание и загрязнение субстрата.

**Boraginaceae**

***Myosotis caespitosa* C. F. Schultz — Незабудка дернистая**

**Экотоп.** Сырые прибрежья водоемов разных типов, болота, сырые луга.

**Фитоценология.** Единично или в незначительной примеси в сообществах лугово-болотной растительности.

**Экотип** — пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илистые, торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод и почво-грунтов.

*Myosotis scorpioides* L. (*M. palustris* With.) — **Незабудка дернистая**

**Экотоп.** Сырые прибрежья водоемов разных типов, болота, сырые луга, в заросших канавах, в воде развивается f. *aquatica*.

**Фитоценология.** Единично или в незначительной примеси сообществ луговой растительности.

**Экотип** — пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод, почво-грунтов.

#### **Butomaceae**

*Butomus umbellatus* L. — **Сусак зонтичный**

**Экотоп.** В прибрежьях и на отмелях озер, мелководьях водохранилищ, берегам водоемов. Образует пятна, полосы, куртины. Глубины до 80 см. На глубине 2 м и более образует стерильную погруженную форму с длинными узкими листьями. Вид широкой экологической амплитуды.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант сообществ погруженных и воздушно-водных растений. Активный ценозообразователь на водохранилищах в первые 1-2 десятилетия после заполнения чаши.

**Экотип** — низкотравный гелофит, гидроохтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, илистые, илисто-песчаные.

**Индикатор** начальных стадий антропогенного евтрофирования водоема. Массовое развитие популяций вида на бедных питательными веществами грунтах.

**Антропогенный фактор.** Переносит сильное евтрофирование, сброс сточных вод. Удовлетворительно переносит периодическую сработку уровня на мелководьях водохранилищ.

#### **Callitrichaceae**

*Callitriche hermaphrodita* L. — **Болотник обоеполый**

**Экотоп.** На прибрежных мелководьях стоячих или слабо проточных мелких мезо-евтрофных водоемов на глубине 5-10(50-200) см. Снижение уровня стимулирует развитие.

**Фитоценология.** Образует подводные луговинки в ценозах *Elodeetum canadensis*, *Potametum pectinati*, *Ranunculetum reptantis*.

**Экотип** – тенагофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофил, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илисто-песчаные, илистые.

**Индикатор** евтрофных, мезотрофных проточных, неглубоких, незагрязненных пресноводных водоемов, песчаных отложений водохранилищ с перепадами уровня.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Callitriche palustris* L. — Болотник болотный, или весенний**

**Экотоп.** Вдоль берегов в неглубоких местах, на прибрежных участках мелководий водохранилищ, в заливах, лужах. Часто образует пятна на мелководьях. Глубины 5(10)-10(40) см. Снижение уровня вод стимулирует развитие.

**Фитоценология.** Формирует устойчивые временные ценозы, субдоминант в фитоценозах *Elodeetum canadensis*.

**Экотип** — приземный гелофит, тенагофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, илисто-песчаные, илистые.

**Индикатор** мелководных евтрофных водоемов, песчаных отложений, грунтового и поверхностного подтопления.

**Антропогенный фактор** Прекрасно развивается преимущественно в евтрофных водоемах.

***Caryophyllaceae***

***Myosoton aquaticum* (L.) Moench — Мягковолосник водный**

**Экотоп.** По сырым берегам водоемов, в мочажинах, сырых лесах, канавах, кюветах.

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси в фитоценозах *Caricetum gracilis*.

**Экотип** — эвохтофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод, вытаптывание.

***Ceratophyllaceae***



***Ceratophyllum demersum* L. — Роголистник погруженный**

**Экотоп.** В озерах, заводях рек водохранилищах, стоячих или слабопроточных водоемах с колебанием уровня, на глубине 30-50(70-900) см. Растет пятнами, полосами, поясами. Иногда занимает всю толщу воды, образуя “подводные луга”.

**Фитоценология.** Доминант, часто субдоминант в ценозах *Elodeetum canadensis*, *Stratiotetum aloidis*, *Nupharetum luteae*, *Potametum natantis*, реже в ценозах *Scirpetum lacustris*, *Equisetetum fluviatilis*, *Phragmitetum communis* и других воздушно-водных растений.

**Экотип** — погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофил, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-песчаные, илистые, илесто-торфянистые.

**Индикатор** сильно евтрофных водоемов.

**Антропогенный фактор.** Переносит сильное антропогенное евтрофирование водоемов. Чувствителен к освещению. Не переносит пересыхания.

**Сyperaceae**

***Eleocharis acicularis* (L.) Roem. & Schult. — Болотница игольчатая**

**Экотоп.** По берегам олиго-, мезо-евтрофных водоемов, на глубине 30-40 см, часто на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня, на аридалях, сырых незаросших берегах водоемов, по днищам канав со стоячей водой, отмирающих стариц, заливов, рукавов, вдоль сырых проселочных дорог.

**Фитоценология.** Формирует “подводные луговины”. Переносит затопление.

**Экотип** — гигрофит, тенагофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, песчано-илистые.

**Индикатор** нарушенных субстратов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод. При усилении евтрофирования водоемов исчезает.

***Eleocharis palustris* L. — Болотница болотная**

**Экотоп.** На мелководьях и заливаемых прибрежьях, в неглубоких садовых прудах с частым колебанием уровня, в канавах, мелиоративных каналах, на болотистых местах, на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня, на глубине 0-20 (50) см. Вид с широкой экологической амплитудой.

**Фитоценология.** Ценозообразователь. Субдоминант воздушно-водных сообществ.

**Экотип** — гигрофит, гидроохтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофил, флюофил, флювиофоб, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, глинистые, щебнистые с тонким слоем ила, реже — торфянистые.

**Индикатор** местообитаний с резким колебанием уровня и участков с нарушенной поверхностью субстрата, незагрязненных водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Carex acuta* L. — Осока острая**

**Экотоп.** На приозерных торфяных болотах, верхней зоне затопления водохранилищ с периодической сработкой уровня, понижениям в поймах рек, мочажинах, заболоченных и торфянистых лугах, побережьях заболачивающихся водоемов, заболоченных приозерных лесах, у родников, на старых сплавинах. Глубины 0-30 (50) см. Растет куртинами, полосами, окаймляющими озера, заболоченные берега.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант в ценозах *Glycerietum maximae*, *Scirpetum lacustris*, *Sagittarietum sagittifoliae*, *Sparganietum erecti*, *Phragmitetum communis*.

**Экотип** — гигрофит, эвохтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-торфянистые, торфянистые, наносные илистые.

**Индикатор** мезо-, эвтрофных стоячих и проточных водоемов с умеренным колебанием уровня.

**Антропогенный фактор.** Выдерживает умеренное антропогенное влияние.

***Carex aquatilis* Wahlenb. — Осока водная**

**Экотоп.** На мелководьях и заливаемых побережьях, по низким берегам озер, болотистым лугам, на сплавинах. На более обводненных участках сменяет осоку острую, формируя собственный пояс зарастания. Растет куртинами и полосами на глубине 0-30 (50) см.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант в ценозах *Caricetum gracilis*, *Scirpetum lacustris*, *Typhetum latifoliae*.

**Экотип** — эвохтофит.

**Гидротоп.** Ундулатофил, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-песчаные, илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Carex diandra* Schrank — Осока двутычинковая**

**Экотоп.** По берегам заболоченных водоемов, на сплавинах.

**Фитоценология.** Субдоминант в фитоценозах *Equisetum fluviatilis*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод, осушительных мелиораций.

***Carex pseudocyperus* L. — Осока ложносытевая**

**Экотоп.** Заболоченные побережья, приозерные болота разных типов питания, старые сплавины, заболоченные леса, мочажины на пойменных лугах низкого уровня. Образует изреженные полосы, окаймляющие озера.

**Фитоценология.** Субдоминант в ценозах *Scirpetum lacustris*, *Typhetum latifoliae*, *Equisetum fluviatilis*, *Glycerietum maximae*, *Caricetum gracilis*, *Comaretum palustre*, *Menyanthetum trifoliati*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофил, ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илестые, илесто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор** мезотрофных замкнутых водоемов с илесто-песчаными отложениями, участков накопления органогенных веществ, пионер начальных стадий заболачивания водоемов. Показатель скрытой внутриболотной гидрографической сети, ненарушенных экологических условий.

**Антропогенный фактор.** Исчезает или становится редким при осушительных мелиорациях.

***Carex rostrata* Stokes — Осока вздутая**

**Экотоп.** По сырым берегам мезо-, евтрофных водоемов, на осоковых болотах, в поймах рек, по окраинам сфагновых болот, на сплавинах, в побережьях, на мелководьях с застойной водой, в канавах, заболоченных лесах и кустарниках, в мочажинах, на глубине 50-60 см.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант в ценозах *Scirpetum lacustris*, *Typhetum latifoliae*, *Equisetum fluviatilis*, *Caricetum gracilis*, *Caricetum aquatilis*.

**Экотип** — гигрофит, эвохтофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор** олиго-, мезо-, евтрофных замкнутых и слабопроточных водоемов с умеренным колебанием уровня.

**Антропогенный фактор** Уменьшение увлажнения ведет к снижению жизнеспособности особей. Усиление евтрофирования водоемов ведет к сокращению площадей сообществ вида. Сокращает численность при осушительных мелиорациях.

***Carex vesicaria* L. — Осока пузырчатая**

**Экотоп.** Сырые и заболоченные прибрежья, мелководья, в неглубоких старицах, мелиоративных канавах, на сплавинах, в мочажинах, на сырых лугах, в канавах, сырых лесах, на глубине 10-15 см.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант в ценозах *Equisetum fluviatilis*, *Glycerietum maximae*, *Caricetum gracilis*.

**Экотип** — гигрофит, эвхтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, избыточно увлажненные понижения с торфянисто-подзолистыми грунтами.

**Индикатор** мезо-, евтрофных пресноводных водоемов, мелководий водохранилищ с периодической сработкой уровня и илисто-торфянистыми отложениями, временно промываемых избыточно увлажненных понижений с торфянисто-подзолистыми грунтами.

**Антропогенный фактор.** При усилении евтрофирования водоемов продуктивность сообществ снижается. Не переносит осушительных мелиораций.

***Carex vulpina* L. — Осока лисья**

**Экотоп.** По заболачивающимся сырым песчаным и супесчаным берегам евтрофных водоемов, на заболоченных лугах, участках с грунтовым подтоплением, на травяно-осоковых болотах, в канавах.

**Фитоценология.** В ценозах *Caricetum gracilis*.

**Экотип** — охтогидрофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илисто-песчаные, песчаные.

**Индикатор** участков подтопления и аккумуляции песчаных и илистых наносов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Scirpus lacustris* L. — Камыш озерный**

**Экотоп.** На мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня, травянистых болотах и болотистых лугах, в старицах, мочажинах, поймах рек, заболачивающихся водах, у пристаней, разных понижениях, канавах, каналах, по берегам мезо-, евтрофных замкнутых и слабопроточ-

ных пресноводных водоемов, садовых прудах, на глубине 0.3-1.0 (2500) см. Образует куртины, пятна, полосы.

**Фитоценология.** Активный ценообразователь. Субдоминант в ценозах *Glycerietum maximae*, *Butometum umbellati*, *Typhetum latifoliae*, *Equisetetum fluviatilis*.

**Экотип** — высокотравный гелофит, охтогидрофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, песчаные, илисто-песчаные, реже щебнистые и торфянистые.

**Индикатор** мезо-, евтрофных водоемов с колебанием уровня и слабым течением, илисто-песчаных отложений.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Scirpus radicans* Schkuhr. — Камыш укореняющийся**

**Экотоп.** Часто на сырых отмелях и по берегам, на мелководьях и прибрежьях, в заливах, сыром канавам, по окраине болот, ямам с водой, в рукавах и отшнурованных заливах водохранилищ.

**Фитоценология.** Субдоминант в ценозах *Caricetum gracilis*, *Glycerietum maximae*, *Butometum umbellati*.

**Экотип** — гелофит, гидроохтофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, песчаные, илисто-песчаные.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Scirpus sylvaticus* L. — Камыш лесной**

**Экотоп.** По низким заболоченным берегам, в прибрежьях затопляемых лесов и кустарников, заболачивающихся заливах.

**Фитоценология.** В виде разреженных куртин в ценозах *Caricetum gracilis*, приозерных и приречных ольшаниках, мочажинах. Послелесной вид.

**Экотип** — охтогидрофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

**Elatinaceae**

***Elatine hydropiper* L. — Повойничек водяноперцовый**

**Экотоп.** На мелководьях пресноводных замкнутых и слабопроточных водоемов, на глубине 20-40 см.

**Фитоценология.** Доминант на заиленных мелководьях. Характерный компонент нанопсаммоэфмеретума.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, гидроохтофит.  
**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.  
**Гидрогенные грунты.** Песчаные и слабо заиленные грунты.  
**Индикатор** мелководных слабо заиленных участков водохранилищ с периодической сработкой уровня.  
**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

#### **Equisetaceae**

***Equisetum fluviatile* L. ( *E. heleocharis* Ehrh., *E. limosum* L.) —**  
**Хвощ речной, х. топяной**

**Экотоп.** На мелководьях озер, стариц, водохранилищ ближе к урезу, приозерных болотах, в мочажинах заболоченных лугов, лесокустарниковой растительности. На заболоченных участках водоемов с сильно разжиженными грунтами образует полупогруженную сплавину. Глубины 10-25(60) см. Растет в прибрежьях полосами, пятнами, кольцами, иногда небольшими куртинами на открытой акватории.

**Фитоценология.** Ценозообразователь, субдоминант в сообществах *Scirpetum lacustris*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae*. Самый распространенный гидрофит.

**Экотип** — низкотравный гелофит, охтогидрофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Торфянистые, илистые, реже песчаные.

**Индикатор** мезо-евтрофных зарастающих аллювиальных участков проточных водоемов с колебанием уровня. Пионер начальных стадий заболачивания.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления антропогенного евтрофирования, осушительных мелиораций.

#### ***E. palustre* L. — Хвощ болотный**

**Экотоп.** На болотах, сырых лугах, берегах водоемов.

**Фитоценология.** Ценозообразователь на приозерных и приречных болотах, субдоминант в сообществах *Caricetum acutae*.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофоб, флюофил, статиофил, толеростатиофил

**Гидрогенные грунты.** Илистые, песчано-илистые, глинистые, глинисто-илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Удовлетворительно переносит евтрофирование.

#### **Fabaceae**

***Lathyrus palustris* L. — Чина болотная**

**Экотоп.** На приозерных сырых лугах, в зарослях кустарников, вдоль урезом по низким сырым берегам.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Caricetum acutae* единично или в незначительной примеси.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Торфяно-илистые, илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

#### **Haloragaceae**

***Myriophyllum alterniflorum* DC. — Уруть очередноцветковая**

**Экотоп.** В олиготрофных и мезотрофных проточных водоемах, на глубине 50-100 (250) см.

**Фитоценология.** В сообществах *Myriophylletum alterniflori*, *Isoeto-Lobelietum*. В озерах северо-запада европейской части России.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофил, флюофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, песчано-илистые и илисто-щебнистые.

**Индикатор** мезо-евтрофных, олиготрофных водоемов.

**Антропогенный фактор.** При усилении евтрофирования водоемов исчезает.

***M. spicatum* L. — Уруть колосистая**

**Экотоп.** В евтрофных заболачивающихся водоемах, в заливах, на мелководьях, на глубине 30-200(500) см.

**Фитоценология.** Ценозообразователь, субдоминант в сообществах *Potameta*.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор** водоемов подверженных сильному евтрофированию.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильного евтрофирования водоемов.

***M. verticillatum* L. — Уруть мутовчатая**

**Экотоп.** В евтрофных водоемах, старицах, заливах, иногда в мелиоративных каналах, на мелководьях, на глубине 50-100(250) см. Образует пятна. Редкое растение.

**Фитоценология.** В сообществах погруженной растительности.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные, илисто-торфянистые.

**Индикатор** водоемов подверженных сильному евтрофированию.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления антропогенного евтрофирования.

#### **Hippuridaceae**

***Hippuris vulgaris* L. — Хвостник обыкновенный**

**Экотоп.** Прибрежья слабопроточных пресноводных евтрофных водоемов, мелководья водохранилищ, на болотах, мочажинах, зарастающих каналах, в виде вкраплений по заболачивающимся берегам озер, на глубине 10-30 (200) см.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант сообществ лугово-болотной растительности.

**Экотип** — низкотравный гелофит, гидроохтофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** заболачивающихся мелководных водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод.

#### **Hydrocharitaceae**

***Elodea canadensis* Mich. — Элодея канадская**

**Экотоп.** В прибрежьях, заливах, на мелководьях, иногда на открытой акватории. В олиго-, мезо-евтрофных слабопроточных и замкнутых водоемах, с глубинами до 150 см. Образует пятна, полосы “подводные луга”.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант в фитоценозах погруженной растительности.

**Экотип** — погруженный прикрепленный гидрофит, часто свободно плавающий, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые и торфянистые.

**Индикатор** рек, используемых для судоходства, а также водоемов с большим содержанием калия и кальция.

**Антропогенный фактор.** Массовое развитие происходит в проточных, хорошо прогреваемых, со слабым поверхностным колебанием воды водоемах. Переносит неблагоприятные условия на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня.



***Hydrocharis morsus-ranae* L. — Водокрас обыкновенный**

**Экотоп.** В олиго-, мезо-, евтрофных стоячих, реже слабопроточных водоемах, в заливах, мочажинах, каналах, среди болот и заболоченных лугов, часто в старых заболачивающихся прудах, в отшнурованных заливах водохранилищ. Образует полосы, окаймляющие заросли прибрежно-водных растений со стороны открытой акватории.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в ценозах *Nupharetum luteae*, *Stratiotetum aloides*, *Ceratophylletum demersi*.

**Экотип** — свободно плавающий на поверхности гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор** пресноводных замкнутых евтрофных водоемов. Пионер начальных стадий зарастания водоемов с постоянным уровнем воды. Удовлетворительно переносит умеренное антропогенное влияние.

**Антропогенный фактор.** Не переносит периодической сработки уровня на водохранилищах. Массово развивается и расширяет площади при усилении евтрофирования водоемов, однако его развитие часто подавляется ценотически более активными видами, например, кувшинковыми.

***Stratiotes aloides* L. — Телорез обыкновенный**

**Экотоп.** В защищенных от ветра и волнения малых мелководных водоемах, затишных участках больших водоемов и водохранилищах, в карьерах после выемки торфа, прудах, с глубинами 15-70 (100-200) см. Образует пятна, полосы, в прибрежьях. Часто занимает всю поверхность воды, образуя иногда сплошной плавающий ковер.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в ценозах погруженной растительности.

**Экотип** — свободно плавающий гидрофит, может укореняться, аэрогидрофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, богатые питательными веществами.

**Индикатор** мезо-евтрофных пресноводных водоемов слабого и среднего антропогенного влияния.

**Антропогенный фактор.** Массово развивается на мелководьях водохранилищ с постоянным уровнем, в отшнурованных старицах с умеренным евтрофированием.

**Iridaceae**

***Iris pseudacorus* L. — Касатик водяной, ирис айровидный**

**Экотоп.** Заболоченные побережья рек и озер, на травяных болотах, иногда на сплавинах. Растет разреженными куртинами, полосами в заброшенных мелиоративных каналах.

**Фитоценология.** Единично или в незначительной примеси в разных сообществах.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-песчаные.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления евтрофирования.

#### **Isoetaceae**

##### ***Isoetes echinospora* Dur. — Полушник иглистый**

**Экотоп.** В мезо-олиготрофных стоячих или слабопроточных водоемах, на глубине 50 (80-150) см.

**Фитоценология.** Образует сообщества Isoeto-Lobelietum. Наблюдали на озерах в Карелии, в окр. Выборга.

**Экотип** — гидрофит, угидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, слабоилистые.

**Индикатор** мезо-олиготрофных водоемов и местообитаний с ненарушенным песчаным дном, постоянным уровнем вод.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления евтрофирования, колебаний.

##### ***Isoetes lacustris* L. — Полушник озерный**

**Экотоп.** В озерах, олиго-мезотрофных водоемах Северо-Запада европейской части России, на глубине 50 (80-150) см.

**Фитоценология.** Образует сообщества Isoeto-Lobelietum.

**Экотип** — гидрофит, угидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, слабоилистые.

**Индикатор** олиго-мезотрофных водоемов и местообитаний с ненарушенным песчаным дном, постоянным уровнем вод.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления евтрофирования, резких колебаний.

#### **Juncaceae**

##### ***Juncus articulatus* L. — Ситник членистый**

**Экотоп.** На песчаных сырых побережьях, в канавах, мочажинах.

**Фитоценология.** В небольшой примеси в ценозах *Caricetum gracilis*.

**Экотип** — гигрофит, тенагофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, песчано-илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Удовлетворительно переносит евтрофирование, вытаптывание.

***J. bufonius* L. — Ситник жабий**

**Экотоп.** На обнаженных сырых грунтах, сырых берегах водоемов, заболоченным лугам, по канавам, влажных колеях, в кюветах, в аридали водохранилищ.

**Фитоценология.** Небольшими куртинами в составе комплекса гигрогидрофильного варианта нанопсаммоэфемеретума.

**Экотип** — гигрофит, пелохтофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, песчано-илистые, глинисто-илистые.

**Индикатор** периодически заливаемых прибрежий, нарушенных экотопов.

**Антропогенный фактор.** Удовлетворительно переносит евтрофирование.

***J. filiformis* L. — Ситник нитевидный**

**Экотоп.** По берегам рек, озер, заболоченным лугам, болотам, в заливах водохранилищ, у пристаней.

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси в сообществах лугово-болотной растительности.

**Экотип** — гигрофит, пелохтофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, илесто-песчаные.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления евтрофирования.

**Juncaginaceae**

***Triglochin palustre* L. — Триостренник болотный**

**Экотоп.** На сырых лугах, болотах, по берегам водоемов.

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси в сообществах лугово-болотной растительности.

**Экотип** — пелохтофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, глинисто-илистые.

**Индикатор** слабого засоления грунтов.

**Антропогенный фактор.** Удовлетворительно переносит евтрофирование.

**Lamiaceae**

***Lysoptis europaeus* L. — Зюзник европейский**

**Экотоп.** По заболоченным берегам у воды, в зарастающих заливах на сплавинах, около воды, часто на урезах, на глубинах до 25 см..

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси в фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae*.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод.

***Mentha arvensis* L. — Мята полевая**

**Экотоп.** По сырым берегам, в прибрежьях рек, озер, водохранилищ.

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси в ценозах *Caricetum gracilis*.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илистые, илисто-глинистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод.

***Scutellaria galericulata* L. — Шлемник обыкновенный**

**Экотоп.** По заболоченным берегам, на сплавинах.

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси в фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Glycerietum maximae*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод.

***Stachys palustris* L. — Чистец болотный**

**Экотоп.** По сырым берегам рек, ручьев, на приречных и приозерных болотах, сплавинах, по канавам, сырым сорным местам.

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси в фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Glycerietum maximae*, *Equisetum fluviatilis*.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, глинистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод.

#### **Lemnaceae**

##### ***L. minor* L. — Ряска маленькая**

**Экотоп.** В озерах, старицах, заболоченных и заболачивающихся водоемах. В мезо-, евтрофных, замкнутых или малопроточных водоемах, на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня вод. Формирует “подводные луга”. Глубины 10-30 (150-200) см. Образует пионерные сообщества на молодых промышленных водоемах.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант в ценозах *Stratiotetum aloidis*, *Nupharetum luteae*, *Potametum perfoliati*, *Elodeetum canadensis*, *Ceratophylletum demersi*, *Myriophylletum spicati*.

**Экотип** — гидрофит, свободно плавающий в толще воды, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илисто-песчаные, мощные илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** заболоченных, заболачивающихся водоемов, усиления евтрофирования.

**Антропогенный фактор.** Снижение уровня воды до 10-15 см ведет к максимальному развитию и жизненности сообществ.

##### ***Lemna trisulca* L. — Ряска тройчатая**

**Экотоп.** В мезо-евтрофных стоячих или слабо проточных водоемах, озерах на мелководьях, на глубине 30-100 (150) см. Обильно развивается в заливах.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант в ценозах *Stratiotetum aloidis*, *Nupharetum luteae*. На водохранилищах сообщества *Lemnetum trisulcae* обильно развиваются в первые годы заполнения.

**Экотип** — гидрофит, свободно плавающий в толще воды, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, илистые, чаще торфянистые.

**Индикатор** богатых азотистыми соединениями, загрязненных мезосапробных стоячих и текучих водоемов со слабокислой, нейтральной или слабо щелочной водой.

**Антропогенный фактор.** Переносит снижение уровня вод в водоеме, усиление антропогенного евтрофирования вблизи населенных пунктов, животноводческих комплексов, зон рекреации. Выдерживает колебания

температуры от 3 до 20°C. Чрезмерное развитие *L. trisulca* приводит к затенению водной поверхности, уменьшает испарение.

***Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. — Многокоренник обыкновенный**

**Экотоп.** В озерах, старицах, канавах, каналах, на защищенных от ветра и волнения мелководьях водохранилищ. Может занимать большие площади водопокрываемых грунтов. Глубины 20-100(150) см.

**Фитоценология.** В сообществах *L. minor* Lemno-Spirodeletum polyrhizae.

**Экотип** — гидрофит, свободно плавающий на поверхности воды, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-песчаные, илистые и торфянистые.

**Индикатор** водоемов с сильным антропогенным евтрофированием.

**Антропогенный фактор.** Переносит сильно евтрофированные водоемы в условиях колебания уровня.

#### **Lentibulariaceae**

***Utricularia intermedia* L. — Пузырчатка средняя**

**Экотоп.** В заболачивающихся водоемах, старицах, мочажинах, на болотах, канавах. Глубины 10-150 см.

**Фитоценология.** В сообществах Utricularietea intermedio-minoris, Sphagno-Utricularietum intermediae.

**Экотип** — гидрофит, плейстофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-торфянистые и торфянистые.

**Индикатор** олиго- и мезотрофных обычно замкнутых водоемов и болот с постоянным уровнем вод и илесто-торфянистыми донными отложениями.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***U. vulgaris* L. — Пузырчатка обыкновенная**

**Экотоп.** В заболоченных озерах, старицах, заболачивающихся заливах, в зарастающих канавах, в заброшенных карьерах после торфоразработок, на глубинах 25-100см.

**Фитоценология.** Субдоминант в фитоценозах Stratiotetum aloides.

**Экотип** — гидрофит, свободно плавающий в толще воды, эугидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илесто-торфянистые и торфянистые.

**Индикатор** евтрофных замкнутых и малопроточных водоемов.

**Антропогенный фактор.** В условиях колебания уровня вод особи развиваются слабо.

#### **Lythraceae**

##### ***Lythrum salicaria* L. — Дербенник иволистный**

**Экотоп.** На заболачивающихся прибрежных евтрофных водоемов с грунтовыми и поверхностным подтоплением, на болотистых лугах, в прибрежных зарослях, по урезам, иногда на сплавинах. Глубины 10-30 см.

**Фитоценология.** Единично или в небольшой примеси в фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, торфянистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** местообитаний с поверхностным и грунтовым подтоплением и колебанием уровня вод в течение вегетации, нарушенным почвенно-грунтовым покровом.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод.

#### **Menyanthaceae**

##### ***Menyanthes trifoliata* L. — Вахта трехлистная**

**Экотоп.** По элементам внутренней гидрологической сети сфагновых и травянистых болот, внутризалежным погребенным речкам, обводненным окраинам болот, на сплавинах, мочажинах. Глубины 0-30 см.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в фитоценозах *Caricetum gracilis*. Активный сплавинообразователь.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор** участков водоемов, где происходят интенсивные процессы заболачивания, пониженных территорий с постоянным грунтовым и поверхностным подтоплением. На сфагновых и торфянистых болотах индикатор повышения уровня вод.

**Антропогенный фактор.** Выдерживает кратковременное понижение уровня. При усилении антропогенного евтрофирования водоемов наблюдается понижение жизненности сообществ.

#### **Lobeliaceae**

##### ***Lobelia dortmanna* L. — Лобелия Дортмана**

**Экотоп.** В мезо-олиготрофных и олиготрофных водоемах Северо-Запада европейской части России. Глубины 40-160 см.

**Фитоценология.** В сообществах с полушником озерным.

**Экотип** — гидрофит, тенагофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, песчано-гравийные слегка заиленные.

**Индикатор** мезо-олиготрофных водоемов с чистой, прозрачной водой.

**Антропогенный фактор.** Не переносит загрязнения вод.

#### **Nymphaeaceae**

##### ***Nymphaea candida* J. et C. Presl — Кувшинка чистобелая**

**Экотоп.** В небольших заболачивающихся естественных водоемах, в больших по площади участках, защищенных от ветра и волнения, старицах вдоль берегов медленно текущих рек, в защищенных мелководьях водохранилищ с постоянным уровнем, на глубине 40-50(250) см.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в сообществах *Elodeetum canadensis*, *Stratiotetum aloides*, *Nupharetum luteae*, *Scirpetum lacustris*. Сообщества имеют вид пятен или прерывистых полос.

**Экотип** — прикрепленный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые торфянистые.

**Индикатор** евтрофных заболачивающихся замкнутых водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильного течения, усиления антропогенного евтрофирования водоемов, чрезмерных рекреационных нагрузок. Вследствие высокой конкурентной особенности и ценотической активности иногда сохраняется при прогрессирующем заболачивании водоемов.

##### ***Nuphar lutea* (L.) Smith — Кубышка желтая**

**Экотоп.** В евтрофных заболачивающихся озерах, рукавах, старицах, болотцах, заливах рек, водохранилищах с постоянным уровнем, мелиоративных канавах. Растет полосами в прибрежьях, пятнами в заливах, на открытой акватории. Глубины 30-150(200) см.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в сообществах *Elodeetum canadensis*, *Stratiotetum aloides*, *Potametum natantis*, *Nupharetum candidae*, *Potametum compressi*. Сообщества обильно развиваются в водоемах с постоянным уровнем вод.

**Экотип** — прикрепленный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** мезо-, евтрофных пресноводных водоемов.



**Антропогенный фактор.** Не переносит осушения и усиления евтрофирования водоемов.

***N. pumila* (Timm) DC. — Кубышка малая**

**Экотоп.** В замкнутых и проточных водоемах разной степени трофии, на глубине 50-70(100-200) см.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Nupharetum luteae* и *Nymphaeetum candidae*,

**Экотип** — прикрепленный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, песчано-илистые.

**Индикатор** олиготрофных, мезотрофных и евтрофных пресноводных водоемов с незначительным колебанием уровня вод и мощными отложениями сапропеля.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильного евтрофирования и снижения уровня вод.

**Onagraceae**

***Epilobium hirsutum* L. — Кипрей волосистый**

**Экотоп.** На приречных и приозерных болотах, по берегам ручьев и рек, в сырых и заболоченных кустарниках.

**Фитоценология.** Единично в разных сообществах прибрежной растительности.

**Экотип** — пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, глинистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод.

***E. palustre* L. — Кипрей болотный**

**Экотоп.** По сырым и заболоченным побережьям, канавам, на сплавинах.

**Фитоценология.** Единично или в незначительной примеси в фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae*.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, глинистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносят сильное загрязнение вод.

**Parnassiaceae**

***Parnassia palustris* L. — Белозор болотный**

**Экотоп.** По сырым торфянистым, замоховелым лугам, берегам озер.  
**Фитоценология.** В сообществах порядка *Caricetalia fusca*.  
**Экотип** – тенагофит.  
**Гидротоп.** Толеростатиофил.  
**Гидрогенные грунты.** Глинистые, илисто-глинистые.  
**Индикатор.** плохо аэрируемых торфянистых почвогрунтов, характеризующихся застойным увлажнением.  
**Антропогенный фактор.** Не переносит осушительных мелиораций.

#### **Potamogetonaceae**

##### ***Potamogeton acutifolius* Link — Рдест остролистный**

**Экотоп.** В озерах, старицах, заводях, затишных участках водохранилищ, в олиго-, мезо-, евтрофных стоячих, непрогреваемых, затененных, реже проточных водоемах, пятнами у береговой линии, на глубине 50-100 (120) см.

**Фитоценология.** В сообществах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-торфянистые.

**Индикатор** водоемов с интенсивными процессами разложения и минерализации органогенных отложений.

**Антропогенный фактор.** Усиление евтрофирования водоема способствует появлению f. major, отсутствие загрязнений появлению f. minor.

##### ***P. alpinus* Balb. — Рдест альпийский**

**Экотоп.** В олиго-, мезо-, евтрофных стоячих и проточных водоемах, в озерах, старицах, водохранилищах, на глубине 30 (70)-100 см. На пересыхающих водоемах образует низкорослую наземную форму, вегетирующую непродолжительное время. Реофильный вид.

**Фитоценология.** В сообществах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофил, флювиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-песчаные.

**Индикатор** перехода водоема на более высокие трофические уровни.

**Антропогенный фактор.** Не переносит снижения уровня в водоеме, усиления евтрофирования.

##### ***P. berchtoldii* Fieb. — Рдест Берхтольда**

**Экотоп.** В озерах, старицах, рукавах и заливах, мочажинах, каналах, на мелководьях водохранилищ, в мезо-евтрофных, замкнутых пресно-

водных водоемах, в заливах вблизи тростниковых зарослей, у причалов, на глубине 40-80 см.

**Фитоценология.** В сообществах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-торфянистые.

**Индикатор** евтрофирования водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***P. compressus* L. — Рдест сплюснутый**

**Экотоп.** В мезо-, евтрофных, проточных и стоячих водоемах, в аккумулятивных зонах стариц, озер, водохранилищ, каналов, на прибрежных участках русел рек, на глубине 50-100 (150) см.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в ценозах *Elodeetum canadensis*, *Potametum lucenti*, *Potametum perfoliati*, *Myriophylletum spicati*.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-торфянистые.

**Индикатор** проточных евтрофных и мезотрофных водоемов с илистыми донными отложениями и колебанием уровня.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***P. crispus* L. — Рдест курчавый**

**Экотоп.** В мезо-евтрофных, стоячих или слабопроточных водоемах, на глубине 15 (30-50)-300 см.

**Фитоценология.** В сообществах *Potametum crispum*, ценозах *Stratiotetum aloidis*, *Potametum perfoliati*. Монотипные сообщества наблюдали среди камней на Финском заливе (Ленинградская обл.). Переносит колебания уровня.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-песчаные, илисто-щебенистые.

**Индикатор** водоемов богатых соединениями кальция и органическими веществами.

**Антропогенный фактор.** Евтрофирование способствует расширению площадей сообществ.

***P. obtusifolius* Mert. & Koch — Рдест туполистный**

**Экотоп.** В озерах, старицах, рукавах и заливах рек, каналах, на мелководьях водохранилищ, мезо-евтрофных, реже - в олиготрофных стоячих

и проточных водоемах, на участках, где происходит накопление разлагающегося опада, на затопленных территориях, у причалов, на глубине 40-50-100 (150) см.

**Фитоценология.** В фитоценозах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-торфянистые.

**Индикатор** мезо-евтрофных малопроточных водоемов с колебанием уровня, илисто-торфянистых донных отложений.

**Антропогенный фактор.** Слабое евтрофирование повышает продуктивность популяций. Снижение уровня до 15-30 см стимулирует развитие растений. Не переносит загрязнение вод.

***P. praelongus* Wulf. — Рдест длиннейший**

**Экотоп.** В евтрофных проточных, реже замкнутых пресноводных водоемах с колебанием уровня, в старицах, озерах, реже в руслах рек, старых мелиоративных каналах, на глубине 50-200 (300) см. Не переносит падение уровня в течение вегетации.

**Фитоценология.** Доминант.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-торфянистые.

**Индикатор** проточных и слабопроточных мезотрофных водоемов с колебанием уровня, илисто-песчаных донных отложений. Реофильный вид.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления евтрофирования водоемов.

***P. friesii* Rupr. — Рдест Фриса**

**Экотоп.** В озерах, старицах, на мелководьях водохранилищ, в канавах и каналах, в заливах, на участках, не подверженных волнению, с глубинами 50-100 см. Плотность популяций зависит от толщи воды. Переносит понижение уровня вод на мелководьях водохранилищ.

**Фитоценология.** В ценозах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные, илисто-торфянистые.

**Индикатор** водоемов с илистыми отложениями.

**Антропогенный фактор.** Переносит умеренное антропогенное евтрофирование.

***P. gramineus* L. — Рдест злаковый**

**Экотоп.** В мезо-евтрофных (олиготрофных) водоемах, в заболачивающихся путем нарастания сплавины озерах, руслах рек с замедленным течением, каналах, канавах, в остаточных незаторфованных водоемах среди массивов болот, чаще развивается на мелководьях с глубинами до 100 см, идет на глубину 300-450 см. Глубоководные формы морфологически менее изменчивы. Мелководные формы отличаются наличием плавающих и погруженных листьев, морфологически сильно изменчивы. Относится к группе видов, характеризующихся периодичностью встречаемости и постоянством в местах произрастания. Исчезает при прогрессирующем заболачивании водоемов. Расселяется на садовых прудах. Переносит кратковременное осушение. Встречается в водоемах, загрязненных сточными водами. Индифферентен к характеру донной поверхности, составу грунтов, проточности и колебанию уровня. Успешно развивается в прогреваемых и хорошо освещенных мелководьях. Отличается способностью произрастать в водоемах с небольшим количеством взвешенных в воде веществ.

**Фитоценология.** Доминант. Субдоминант сообществ класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчано-илистые, илистые.

**Индикатор** олиго-мезотрофных водоемов, слабокислых грунтов, а также нарушенных участков водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***P. lucens* L. — Рдест блестящий**

**Экотоп.** В озерах, медленно текущих реках, старицах, в заливах, на открытых плесах, водохранилищах, в мезо-евтрофных стоячих и слабопроточных водоемах, на глубине 20 (10)-150(300) см. Переносит понижение воды на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня.

**Фитоценология.** Доминант, формирующий в озерах длительно сохраняющиеся сообщества. Компонент сообществ класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофил, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, глинистые, глинисто-илистые.

**Индикатор** мезо-евтрофных водоемов, слабокислых и сильнощелочных донных отложений.

**Антропогенный фактор.** Частое чередование и повышение трофности, приводят к снижению жизненности популяций.

***P. pectinatus* L. — Рдест гребенчатый**

**Экотоп.** В озерах, реках, пойменных водоемах, иногда на открытой акватории, на мелководьях водохранилищ, водотоках, загрязненных сточными водами, на глубине 20-200 (300) см. Переносит евтрофирование, но тогда популяции изреживаются.

**Фитоценология.** Доминант, компонент сообществ класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофил, флюофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, песчано-илистые, глинисто-песчаные, илистые.

**Индикатор** синантропизации водоемов и водотоков, в частности влияния сточных вод. Индикатор водоемов с высокой степенью жесткости воды.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

#### ***P. perfoliatus* L. — Рдест пронзеннолистный**

**Экотоп.** В озерах, реках, старицах, каналах, на мелководьях водохранилищ, в мезо- евтрофных проточных и замкнутых пресноводных водоемах, на глубине 50-250 см. Приурочен к водоемам с невысоким содержанием взвешенных частиц. Плотность местонахождений вида обычно уменьшается с увеличением толщи воды. Характеризуется большой вариабельностью чувствительности к донным отложениям, реже встречается на торфянистых и щебнистых субстратах.

**Фитоценология.** Доминант в сообществах Potametum perfoliati, входит в ценозы Elodeetum canadensis, Nupharetum luteae, Butometum umbellati, Scirpetum lacustris, Equisetetum fluviatilis. Сообщества имеют вид пятен или полос и широко распространены в озерах тростникового типа. На песчаных отмелях водохранилищ, в проточных озерах по мере накопления илистых отложений и евтрофирования, вытесняется другими сообществами.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные и илистые.

**Индикатор** проточных водоемов с илисто-песчаными донными отложениями. Индикатор евтрофных проточных вод. Имеются сведения по индикации загрязнений водной среды тяжелыми металлами, Zn, Mn, Cu, Fe.

**Антропогенный фактор.** Вегетирует в условиях умеренного антропогенного евтрофирования водоемов. В условиях чрезмерного внесения удобрений исчезает.

#### ***P. pusillus* L. — Рдест маленький**

**Экотоп.** В стоячих мезо-, евтрофных водоемах с умеренным течением, на глубине 0.1-2.5 м. Переносит колебания уровня до 1 м.

**Фитоценология.** В сообществах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные.

**Индикатор** евтрофных водоемов с незначительным колебанием уровня, участков с намечающимися процессами обмелений, илистыми и илисто-торфянистыми донными отложениями.

**Антропогенный фактор.** Не переносит интенсивное загрязнение вод.

***P. natans* L. — Рдест плавающий**

**Экотоп.** В озерах, реже в руслах рек, мертвых рукавах, побережьях, на открытой акватории, в заводях, затопленных песчаных и торфяных карьерах, в канавах и каналах, ручьях; чаще встречается на участках с непрозрачной водой, в мезо-, евтрофных стоячих и слабопроточных водоемах, на мелководьях с глубинами 50 (20)-120 (200) см, богатыми минеральными и органическими соединениями. Плотность зарослей зависит от толщи воды. Переносит понижение воды на мелководьях водохранилищ с периодической сработкой уровня. Массово развивается на защищенных от волнения участках. Особи с мелкими яйцевидными листьями встречаются в условиях сильного волнения.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в ценозах *Elodeetum canadensis*, *Stratiotetum aloidis*, *Nupharetum luteae*. В естественных водоемах сообщества существуют длительное время, в искусственных замещаются сообществами рясовых, роголистника и другими.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофил, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные и илисто-торфянистые.

**Индикатор.** Индикатор мезотрофно-, евтрофных водоемов, с аккумулирующих органику в грунтах. Сообщество фиксирует заключительную стадию прогрессирующего зарастания и заболачивания водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит повышения уровня, при понижении появляются переходные формы *f. amphibius* и *f. terrestris*. В проточных водах наиболее часто встречается *f. proluxus*. Переносит евтрофирование, однако его усиление приводит к снижению жизненности и продуктивности сообществ. Небольшие количества органических и минеральных удобрений повышают продуктивность сообществ. Часто встречается в водоемах с мощным слоем легких илистых частиц.

***P. nodosus* Poir. — Рдест узловатый**

**Экотоп.** В евтрофных проточных водоемах, в мелиоративных каналах, канавах, озерах, на глубине 100-150 см. Реофильный вид.

**Фитоценология.** В сообществах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофил, флюофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные.

**Индикатор** водомов с песчаными, песчано-илистыми грунтами, с быстрым течением.

**Антропогенный фактор.** При умеренном антропогенном евтрофировании водоемов жизнеспособность сообществ не изменяется. Не переносит усиления антропогенного евтрофирования.

***P. rutilus* Wolfg. — Рдест красноватый**

**Экотоп.** В старицах, озерах, на зарастающих мелководьях, затишных от ветра и волнения участках, на глубине 50-70 (100) см.

**Фитоценология.** Субдоминант в сообществах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные.

**Индикатор** зарастающих стоячих водомов с песчаными грунтами.

**Антропогенный фактор.** Не переносит евтрофирования. Сокращение площадей сообществ свидетельствует об усилении евтрофирования водоемов.

***P. trichoides* Cham. & Schlecht. — Рдест волосовидный**

**Экотоп.** В евтрофных стоячих водоемах с постоянным уровнем вод, в озерах, водохранилищах, небольшими вкраплениями на защищенных от воздействия ветра мелководьях, на глубине 50-70 см.

**Фитоценология.** В сообществах класса Potametea.

**Экотип** — прикрепленный погруженный гидрофит, эугидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые.

**Индикатор** пресноводных водомов, пополняемых родниковой водой, с колебанием уровня, песчаных, песчано-илистых отложений, усиления евтрофирования.

**Антропогенный фактор.** Умеренное антропогенное евтрофирование водоемов не снижает жизнеспособность и продуктивность популяций.



**Primulaceae**

***Androsace filiformis* Retz. — Проломник нитевидный**

**Экотоп.** По сырым берегам водоемов, на сырых отмелях, в полосе аридали водохранилищ с переменным уровнем.

**Фитоценология.** Компонент группировок сырых отмелей.

**Экотип** — пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, песчаные, илисто-песчаные, наносные торфянистые.

**Индикатор** пионерных и нарушенных экотопов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит вытапывания и уплотнения грунтов.

***Lysimachia nummularia* L. — Вербейник монетчатый**

**Экотоп.** По низким сырым берегам озер, на болотах и болотистых лугах, единично на сплавинах, участках с грунтовым подтоплением, на периодически заливаемых участках, на глубинах 10-15 см.

**Фитоценология.** В фитоценозах лугово-болотной растительности.

**Экотип** — трихогигрофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Торфянистые, илисто-торфянистые и илисто-песчаные.

**Индикатор** заболачивающихся участков водоемов, временных пойменных водоемов, участков грунтового подтопления.

**Антропогенный фактор.** Выдерживает умеренное антропогенное влияние. Не переносит сильное загрязнение вод.

***L. vulgaris* L. — Вербейник обыкновенный**

**Экотоп.** По низким берегам, зарастающим и заболачивающимся заливам, на сплавинах, в прибрежной полосе, на сырых лугах, временами в воде на глубинах до 40 см.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит.

**Гидрогенные грунты.** Глинистые, песчаные, илисто-песчаные.

**Индикатор** начальных стадий заболачивания.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод, вытапывание.

***Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. — Наумбургия кистецветковая**

**Экотоп.** На болотистых лугах, в мочажинах, по берегам стариц, на топких болотах, сплавинах. По низким берегам заболачивающихся евтрофных водоемов, изредка на мелководьях водохранилищ с глубинами до 30 см, с периодической сработкой уровня. При повышении уровня образует водную форму с гидроморфными листьями без генеративных органов.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Equisetetum fluviatilis*, *Glycerietum maximae*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые и илисто-торфянистые.

**Индикатор** заболачивающихся берегов водоемов, а также пониженных участков с постоянным грунтовым подтоплением и торфянистыми отложениями. Индикатор повышений уровня и усиления евтрофикации.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления антропогенного евтрофирования водоемов.

#### **Ranunculaceae**

***Ranunculus lingua* L. — Лютик языколистный, или длиннолистный**

**Экотоп.** На приозерных и приречных болотах, болотистых лугах, по заболоченным берегам рек и озер, травяных болотах, сплавинах, в зарослях кустарниковых ив, на прибрежных участках с грунтовым и поверхностным подтоплением.

**Фитоценология.** Субдоминант сообществ *Caricetum acutae*.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчано-торфянистые.

**Индикатор** заболачивающихся среднезаросших водоемов, песчано-торфянистых и илистых донных отложений, участков высокотравной растительности (*Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, виды *Carex*) с аллювиальными наносами.

**Антропогенный фактор.** Снижение уровня угнетает развитие популяций.

#### ***R. flammula* L. — Лютик жгучий**

**Экотоп.** По сырым приречным и приозерным лугам, топким берегам озер, на аридали водохранилищ, по канавам.

**Фитоценология.** Компонент сообществ миниатюрных трав отелей.

**Экотип** — пелохтофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, глинистые, глинисто-илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***R. gmelinii* DC. — Лютик Гмелина**

**Экотоп.** По сырым приречным и приозерным лугам, болотам, топким берегам озер, рек, по канавам.

**Фитоценология.** В небольшой примеси в сообществах сырых и заболоченных лугов.

**Экотип** — пелохтофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные, глинисто-илистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***R. repens* L. — Лютик ползучий**

**Экотоп.** По сырым лугам, берегам рек, озер, водохранилищ.

**Фитоценология.** Компонент сообществ приозерных лугов.

**Экотип** — трихогигрофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, глинисто-илистые, илисто-песчаные.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Переносит умеренное вытаптывание и уплотнение почвогрунтов.

***R. reptans* L. — Лютик стелющийся**

**Экотоп.** По сырым лугам, берегам озер, рек, в неглубоких понижениях аридали водохранилищ.

**Фитоценология.** Компонент нанопсаммоэфмеретума.

**Экотип** — гигрофит, пелохтофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, илисто-песчаные.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод, вытаптывание.

***R. sceleratus* L. — Лютик ядовитый**

**Экотоп.** По сырым лугам, берегам озер, рек, в мочажинах, болотах, ямах, канавах, полосе аридали.

**Фитоценология.** Компонент нанопсаммоэфмеретума.

**Экотип** — гигрофит, пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, глинисто-илистые, глинистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

***Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach — Шелковник завитой**

**Экотоп.** На мелководьях евтрофных, малопроточных водоемов, разреженными пятнами в прибрежьях, озерах, старицах, заливах, мелиоративных каналах, на глубине 30-50(150) см.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в фитоценозах Potametum perfoliati, Nupharetum luteae.

**Экотип** — прикрепленный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флюофил, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-песчаные и илистые.

**Индикатор** пресноводных евтрофных водоемов с илистыми донными отложениями.

**Антропогенный фактор.** Небольшое снижение уровня стимулирует развитие. Не переносит длительного пересыхания водоема.

***B. trichophyllum* (Chaix) Bosch — Шелковник волосистый**

**Экотоп.** На мелководьях мезотрофных, реже - евтрофных стоячих или малопроточных водоемов с глубинами 20-70 (100) см.

**Фитоценология.** В сообществах *Batrachion aquatilis*.

**Экотип** — прикрепленный гидрофит, аэрогидатофит.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илесто-песчаные и илистые.

**Индикатор** аллювиальных участков со слабогумусными донными отложениями, начальных процессов заболачивания.

**Антропогенный фактор.** Переносит понижение уровня.

***Caltha palustris* L. — Калужница болотная**

**Экотоп.** На приречных и приозерных болотах и заболоченных лугах, в мочажинах, по обводненным окраинам болот, на сплавине.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Equisetum fluviatilis*, *Caricetum gracilis*, *Glycerietum maximae* и других класса *Phragmiti-Magnocaricetea*.

**Экотип** — пелохтотерофит.

**Гидротоп.** Статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илесто-песчаные, торфяно-илистые.

**Индикатор** инициальных стадий заболачивания.

**Антропогенный фактор.** Не переносит сильное загрязнение вод.

**Rosaceae**

***Comarum palustre* L. — Сабельник болотный**

**Экотоп.** На приозерных, приречных участках, заливаемых болотах, по берегам заболоченных евтрофных водоемов с постоянным грунтовым подтоплением, по сильно обводненным окраинам болот, на глубинах до 20 см.

**Фитоценология.** Активный сплавинообразователь. Доминант, субдоминант в фитоценозах *Caricetum gracilis*.

**Экотип** — улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Торфянистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** заболачивающихся водоемов, участков с постоянным грунтовым подтоплением, торфянистых отложений и колебанием уровня в течение вегетации.

**Антропогенный фактор.** Не переносит интенсивного евтрофирования водоемов, что приводит к снижению жизнеспособности популяций вида.

***Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch — Таволга обнаженная**

**Экотоп.** В приозерных и приречных редколесьях, послелесных лугах.

**Фитоценология.** В фитоценозах класса *Phragmiti-Magnocaricetea*.

**Экотип** — охтогидрофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Торфянистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит постоянного выкашивания травостоя.

***F. ulmaria* (L.) Maxim. — Таволга вязолистная**

**Экотоп.** Торфянистые и забооченные луга в прибрежья водоемов разных типов.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Equisetetum fluviatilis*.

**Экотип** — охтогидрофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, песчано-илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Не переносит постоянного выкашивания травостоя.

**Rubiaceae**

***Galium palustre* L. — Подмаренник болотный**

**Экотоп.** На приречных и приозерных лесных болотах, травяных болотах, в зарослях кустарников, по сырым берегам водоемов, на сплавинах.

**Фитоценология.** В фитоценозах *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae* и других класса *Phragmiti-Magnocaricetea*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илисто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор.** В качестве индикатора не используется.

**Антропогенный фактор.** Удовлетворительно переносит сильное загрязнение вод.

***G. uliginosum* L. (*G. trifidum* L.) — Подмаренник топяной**

**Экотоп.** По глубокозалежным, приозерным и приречным болотам.

**Фитоценология.** В ценозах класса *Phragmiti-Magnocaricetea*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** глубокозалежных торфяников.

**Антропогенный фактор.** Не переносит осушительных мелиораций.

**Scrophulariaceae**

***Limosella aquatica* L. — Лужница водная**

**Экотоп.** На болотистых и торфянистых лугах, отмелях водохранилищ, по низким берегам озер, на глубине до 30 см.

**Фитоценология.** В сообществах с *Lobelia dortmanna* наблюдали в озерах Карелии и в окр. Выборга. Часто в осушной зоне на аридали водохранилищ.

**Экотип** — гигрофит, тенагофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчаные.

**Индикатор** заболачивающихся берегов водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит осушительные мелиорации.

***Veronica anagallis-aquatica* L. — Вероника ключевая**

**Экотоп.** На сырых и заболоченных приречных и приозерных лугах, ручьях и самых малых реках, изредка на мелководьях водохранилищ с глубинами до 30 см.

**Фитоценология.** В сообществах класса *Montio-Cardaminetea*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** заболачивающихся берегов водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит евтрофирования, осушительных мелиораций.

***V. beccabunga* L. — Вероника поручейная**

**Экотоп.** На болотистых лугах, по низким берегам озер, стариц, на болотах.

**Фитоценология.** Дифференцированный вид сообществ союза *Scratoneurion commutati*.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** заболачивающихся прибрежий водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит усиления антропогенного евтрофирования, вытаптывания.

**Sparganiaceae**

***Sparganium erectum* L. (*S. polyedrum* (Asch. et Graebn.) Juz., *S. ramosum* Huds.) — Ежеголовник прямой**

**Экотоп.** В прибрежных мелководьях рек, озер, прудов, стариц, каналов, водохранилищ, на сильно обводненных болотах, мочажинах, в мезо-, евтрофных стоячих или малопроточных водоемах, на глубине 25-30 (100) см. В условиях продолжительной гидрофазы развиваются плавающие листья.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в сообществах класса *Phragmiti-Magnocaricetea*.

**Экотип** — гелофит, охтогидрофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флюофил, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, песчано-илистые.

**Индикатор** аллювиальных участков с постоянным грунтовым и поверхностным подтоплением, мезо-, евтрофных водоемов с колебанием уровня, илисто-песчаных отложений.

**Антропогенный фактор.** Не переносит интенсивное загрязнение вод.

***S. emersum* Rehm. (*S. simplex* Huds, nom illegit.) — Ежеголовник всплывший**

**Экотоп.** В озерах, рукавах, заливах, старицах и руслах рек, на болотистых лугах, низинных болотах, водохранилищах, в мелиоративных каналах. По прибрежьям на пониженных участках с постоянным поверхностным и грунтовым подтоплением, на прибрежных мелководьях евтрофных пресноводных замкнутых или малопроточных водоемов, на глубине 25-30 (100) см. Образует пятна, полосы.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в ценозах класса Phragmiti-Magnocaricetea.

**Экотип** — низкотравный гелофит, гидроохтофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Песчаные, илистые, песчано-илистые.

**Индикатор** новообразованных аллювиальных участков с постоянным поверхностным подтоплением, мезо-, евтрофных водоемов с колебанием уровня, илисто-песчаных донных отложений.

**Антропогенный фактор.** Понижение уровня, усиление антропогенного евтрофирования водоемов приводит к снижению жизнеспособности и продуктивности сообществ. Оптимальной является прибрежная экофаза.

#### **Thelypteridaceae**

***Thelypteris palustris* Schott (*Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray) — Теллиптерис болотный**

**Экотоп.** На евтрофных травяных и травяно-моховых приречных и приозерных болотах, по низким заболоченным берегам, на молодых тростниковых и рогозовых сплавинах, обязательный компонент сформировавшихся сплавин.

**Фитоценология.** В ценозах класса Phragmiti-Magnocaricetea.

**Экотип** — гигрофит, улигинозофит.

**Гидротоп.** Толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Торфянистые, илисто-торфянистые.

**Индикатор** заболачивания водоемов.

**Антропогенный фактор.** Не переносит выпасания, осушительных мелиораций, чрезмерного обводнения.

#### **Typhaceae**

***Typha angustifolia* L. — Рогоз узколистный**

**Экотоп.** По мелкодолям рек, озер, водохранилищ, на глубине 50-80(150) см. В олиготрофных водоемах популяции сильно разрежены и часто не плодоносят. Растение фитомелиоративное.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в сообществах класса Phragmiti-Magnocaricetea.

**Экотип** — высокотравный гелофит, охтогидрофиты.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, флюофил, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-песчанистые.

**Индикатор** участков с грунтовым и поверхностным подтоплением, мезо-евтрофных водоемов с колебанием уровня в широких пределах, илисто-торфянистых отложений.



**Антропогенный фактор.** Переносит непродолжительное сильное подтопление и осушение. Сильное евтрофирование неудовлетворительно сказывается на развитии популяций.

***T. latifolia* L. — Рогоз широколистный**

**Экотоп.** По берегам на заболоченных местах с поверхностным и грунтовым подтоплением и на прибрежных мелководьях евтрофных водоемов. В озерах, заливах, старицах, в мочажинах, на болотистых лугах, сплавинах, по берегам водохранилищ, мелиоративных канав. Глубины 10-20(50) см. В олиготрофных водоемах популяции сильно разрежены и часто не плодоносят. Образует полосы вдоль берега, реже куртины на сплавинах, в прибрежьях. Растение фитомелиоративное.

**Фитоценология.** Доминант, субдоминант в ценозах класса Phragmiti-Magnocaricetea.

**Экотип** — высокотравный гелофит, охтогидрофит. Разрастается в первые годы после создания водохранилищ. Склонный к сорничанию.

**Гидротоп.** Толероундулатофит, ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые, илисто-торфянистые, торфянистые.

**Индикатор** заболачивающихся участков с грунтовым и поверхностным подтоплением, мезо-евтрофных водоемов с колебанием уровня в широких пределах, илисто-торфянистых отложений.

**Антропогенный фактор.** Переносит непродолжительное сильное подтопление и осушение. Снижение уровня до 10-50 см стимулирует развитие. Евтрофирование благотворно сказывается на развитии популяций. В условиях усиления евтрофирования наблюдаются случаи появления аномальных особей.

**Zannichelliaceae**

***Zannichellia palustris* L. — Цанникеллия болотная**

**Экотоп.** По болотам, старицам, заводям, в мочажинах, пересыхающим водоемам, в прибрежьях на глубине 50-150 см.

**Фитоценология.** В сообществах класса Potametea.

**Экотип** — эугидатофит.

**Гидротоп.** Ундулатофоб, флювиофоб, статиофил, толеростатиофил.

**Гидрогенные грунты.** Илистые.

**Индикатор** водоемов с постоянным уровнем воды и начальных стадий усиленной евтрофикации водоемов.

**Антропогенный фактор.** Переносит удовлетворительно антропогенное евтрофирование водоемов.

**Литература**

1. АБРАМОВА Т.Г. Макрофиты Габ-озера (южная Карелия) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геология, география. — 1971. — Вып. 4, № 24. — С. 123-133.
2. БЕЛАВСКАЯ А.П. Высшая водная растительность Верхневолжских озер // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. — М., Л., 1967. — Вып. 15 (18). — С. 135-146.
3. БОГАЧЕВ В.В. Сообщества макрофитов р. Юхоть // Биология внутренних вод: Информ. бюл. — 1989. — № 81. — С. 43-47.
4. БОГАЧЕВ В.К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища // Учен. зап. Ярославск. педаг. ин-та. — Ярославль, 1952. — Вып. 14 (24). — С. 3-106.
5. БОГДАНОВСКАЯ-ГИЕНЭФ И.Д. Водная растительность СССР // Ботан. журн. — 1974. — Т. 59, № 12. — С. 1728-1733.
6. БОРУЦКИЙ Е.В. Общий очерк водоемов Мещерской низменности // Тр. Косинской биол. ст. МОИП. — М., 1928. — Вып. 7-8. — С. 7-26.
7. БОРУЦКИЙ Е.В. Изменение зарослей макрофитов в Белом озере в Косине с 1888 по 1938 г.г. // Тр. ВГБО АН СССР. — М., 1949. — Т. I. — С. 44-56.
8. БЫКОВ Б.А. Введение в фитоценологию. — Алма-Ата, 1970. — 234 с.
9. ВЕЙСБЕРГ Е.И. Структура и динамика сообществ макрофитов озер Ильменского заповедника. — Миасс, 1999. — 122 с.
10. ГИГЕВИЧ Г.С., ВЛАСОВ Б.П., ВЫНАЕВ Г.В. Высшие водные растения Беларуси. Эколого-биологическая характеристика, использование и охрана. — 232 с.
11. ГОРЛОВА Р.Н. Сезонное развитие макрофитов в водоемах окрестностей Малинской биогеоценологической станции // Комплексн. биогеоценол. исслед. в лесах Подмосковья. — М., 1982. — С. 200-217.
12. ДАМСКАЯ С.А. Очерк зарослей озера Неро и их фауны // Тр. Ярославского естественно-исторического и краеведческого о-ва. — Ярославль, 1921. — Т. 3. Вып. I. — С. 90-104.
13. ДЕКСБАХ Н.К. Пруды окрестностей Косино // Тр. Лимнол. ст. в Косине. - 1931. — Вып. 12. — С. 7-121.
14. ДУБЫНА Д.В. Кувшинковые Украины. — Киев, 1982. — 232 с.
15. ЕРШОВ И.Ю. Фитоценосистемы озер Валдайской возвышенности. — Рыбинск, 2002. — 135 с.

16. ЖМЫЛЕВ П.Ю., КРИВОХАРЧЕНКО И.С., ЩЕРБАКОВ А.В. Семейство Рясковые // Биологическая флора Московской области. — М.: Аргус, 1995. — С. 20-51.
17. КАЛИНИНА А.В. Некоторые закономерности распределения растительных группировок в водоемах Молого-Шекснинского междуречья // Тр. БИН АН СССР. Сер. Ш. — М.Л., 1940. — Вып. 4. — С. 387-396.
18. КАТАНСКАЯ В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. — Л.: Наука, 1981. — 187 с.
19. КОКИН К.А. Экология высших водных растений. — М.: МГУ. — 1982. — 158 с.
20. КРАСНОВА А.Н. Экология и фитоценология р. *Турна* озер Северо-Двинской водной системы // Гидробиологический журнал. — 1988. — Т. 24, № 1. — С. 8-12.
21. КРАСНОВА А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. — Рыбинск, 1999. — 200 с.
22. КРАСНОВА А.Н. Проблемы охраны генофонда гидрофильной флоры. — Рыбинск, 2001. — 158 с.
23. КРИВОХАРЧЕНКО И.С., ЖМЫЛЕВ П.Ю. Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области. — М.: Аргус, 1996. — Вып. 12. — С. 4-21.
24. КУЗЬМИЧЕВ А.И. Гидрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. — СПб.: Гидрометеиздат, 1992. — 215 с.
25. КУЗЬМИЧЕВ А.И., КРАСНОВА А.Н. Миниатюрные травы отмелей. К структуре и истории формирования флористического комплекса пойменного наноэфемеретума // Биология внутренних вод. — 2001. — № 2. — С. 22-25.
26. КУЗЬМИЧЕВ А.И., ЭКЗЕРЦЕВ В.А., ЛИСИЦЫНА Л.И., ДОВБНЯ И.В., ТРУСОВ Б.А., КРАСНОВА А.Н., АРТЕМЕНКО В.И., ЛАПИРОВ А.Г., ЛЯШЕНКО Г.Ф. Флора и растительность озер Ярославской области // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. — Л., 1990. — С. 50-94.
27. КУТОВА Т.Н. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище // Рыбинское водохранилище. — М., 1953. — Ч. I. — С. 51-82.
28. ЛИСИЦЫНА Л.И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. — Л., 1990. — С. 3-49.

29. МАКРОФИТЫ – индикаторы изменений природной среды. — Киев: Наукова думка, 1993. — 436 с.
30. МАРКОВ М.В., КЛЮЧНИКОВА Н.М. Род Черда // Биологическая флора Московской области, выпуск тринадцатый. — М., 1997. — С. 192-213.
31. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ растений Ярославской области. — Ярославль: Верхне-Волжское книжное издательство, 1986. — 184 с.
32. ОРЛОВА Н.И. Определитель высших растений Вологодской области. — Вологда: Изд-во "Русь", 1997. — 264 с.
33. ПЕТРОВЫ В. и В. Распределение растительности на Коломенском озере // Изв. Сапроп. ком. — Л., 1926. — Вып. 3. — С. 145-171.
34. РАМЕНСКАЯ М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. — Л., 1983. — 215 с.
35. РЫЧИН Ю.В. Флора гигрофитов. — М.: Советская наука, 1948. — 448 с.
36. СМАГИН В.А. Заболачивание озер под влиянием антропогенной еутрофикации (на примере озера Корбъярви, Южная Карелия). — Экология, 1984. № 3. — С. 70-72.
37. ТОМИЛИНА Т.Б. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок // Ботан. журн. — 1960. — Т. 45, № 1. — С. 71-77.
38. ФЕДЧЕНКО Б.А. Биология водных растений как предмет изучения в школе. — М., Л.: Гос. изд-во, 1925. — 132 с.
39. ФЕДЧЕНКО Б.А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. — М., 1949. — Т. 2. — С. 311-338
40. ЩЕРБАКОВ А.В. Конспект флоры водоемов Московской области // Флористические исследования в Московской области. — М., 1990. — С. 106-120.
41. ЭКЗЕРЦЕВ В.А. Флора Ивановского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. — М., Л., 1966. — Вып. 11 (14). — С. 104-142.
42. ЭКЗЕРЦЕВ В.А., ЭКЗЕРЦЕВА В.В. Прибрежно-водная и водная растительность Угличского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. — М., Л., 1963. — Вып. 6 (9). — С. 30-50.
43. ЭКОФЛОРА Украины. — Киев, 2001. — Т. 1. — 284 с.
44. KOROTKOV K.O., MOROSOVA O.V., BELONOVSKAJA E.A. The USSR Vegetation Syntaxa Prodromus. — Moscow, 1991. — 346 с.
45. HEJNY S. Okologiske Charakteristik der Wasser und Sumpflanzen in den Slovakischen Tiefebene. — Bratislava: Vyd-vo SAV, 1960. — 492

8.

УДК 581.93(470.0) 581.526.3

*И.Ю. Ершов, А.И. Кузьмичев*

## **СТРУКТУРНО-ИСТОРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГИДРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЦЕНТРА РУССКОЙ РАВНИНЫ**

### **Введение**

Центр Русской равнины объединяет территории административных областей Московской, Владимирской, Ивановской, Ярославской и прилегающие к ним районы Костромской, Новгородской, Рязанской, Смоленской, Тульской, Калужской, Вологодской, Нижегородской. Площадь изученной территории составляет 450 тыс. км<sup>2</sup>.

В системе "Геоботанического районирования СССР" (1947) большая часть территории относится к Европейско-Сибирской подобласти темных хвойных лесов Евразийской хвойно-лесной области. Северные и северо-восточные районы относятся к полосе южной тайги, центральные и южные районы - к широколиственно-хвойно-таежным лесам. Самый юго-восток территории относится к широколиственным лесам.

Таким образом, изученный регион в ботанико-географическом отношении представляет собой искусственный выдел в пределах которого расположены или полностью или частично несколько хорионов, различных по флористическому составу. Иногда такими территориями оперируют ботаники (Вынаев, 1984; Сагалаев, 2000; Свириденко, 2001; Щербаков, 1999 и др.). Более приемлемым для целей ботанико-географического анализа является региональный подход (Кузьмичев, 1992; Саксонов, 2001; Славгородский, 2001 и др.), дающий более целостную картину структуры и генезиса растительного покрова. Тем не менее, интерес представляют и "искусственные" территории. В данном случае необходимо исходить из ее хронологической гетерогенности. Что касается разбираемого нами гидрофильного компонента, то следует иметь в виду, что в общей структуре растительного покрова он представляет аazonальное включение, тем самым частично как бы снимая фактор региональности.

Водные и прибрежные растения - обязательный компонент растительного покрова любой ботанико-географической области. Однако несмотря на длительную историю изучения и значительный массив литературных источников - 2950 (Кузьмичев, 2002), эта экологическая группа остается еще слабо изученной. В этом плане дискуссионным является вопрос об объеме водной флоры, с чем мы столкнулись уже на первых этапах своей работы. Дело в том, что объем гидрофильной флоры разные авторы понимают по-разному.

Известная "Флора гигрофитов" Ю.В. Рычина (1948) включает не только водные и прибрежно-водные растения, но и виды влажных местобитаний, за исключением древесных и кустарниковых форм. Примерно,

также Каспер и Крауш (Casper, Krausch, 1980-1981) принимают объем водной флоры Средней Европы в сводке "Su?wasserflora von Mitteleuropa". Таким же образом водная флора принимается А.П. Белавской (1994), которая для России и сопредельных государств, прежде входивших в СССР, насчитывает 362 вида. Ранее Т.Н. Кутова (1977) для этой же территории приводила 244 вида. Очень узко объем водной флоры принимает Б.Ф. Свириденко (1987, 1991). Для водоемов Северного Казахстана он указывает всего 89 видов. Подобные примеры можно продолжить.

Разное понимание объема водной флоры можно объяснить разными исходными установками авторов, особенностями самих водоемов, прежде всего гидрологическим режимом, геоморфологией побережий, характером окружающей растительности и другими факторами. Все это чрезвычайно затрудняет, а порой исключает (при отсутствии списков видов) использование публикаций для сравнительной оценки богатства региональных флор. Выдвигаемые нами предложения в отношении объема водной флоры, вполне разумные с точки зрения здравого смысла, не всегда достаточно логически обоснованы. На наш взгляд, дискуссионный вопрос об объеме гидрофильной флоры, имеющий сам по себе длительную историю, целесообразно рассматривать в понятиях и терминах современной сравнительной флористики (Юрцев, 1968, 1982, 1987; Юрцев, Камелин, 1991; Новосад, 1992; Дидух, 1987, 1992). Они дают возможность, не заостряя внимания на количественной стороне, подойти дифференцированно к гидрофильному компоненту флоры любого региона. Однако этой операции должен предшествовать общий список видов, который мы называем генеральной выборкой видов растений, экологически связанных с водными, прибрежно-водными, сырыми и заболоченными экотопами. Термин "генеральная выборка" мы употребляем провизорно, как рабочий, ясно осознавая, что он требует специального рассмотрения и обоснования. Исходя из этого гидрофильная флора представляет выборку видов по эколого-ценотическому признаку из общего состава локальной или региональной флоры. Последняя дифференцирована на крупные варианты, например - лесную, луговую, болотную и почти всегда, по крайней мере на региональном уровне, на водную и прибрежно-водную, соответственно обозначаемые известными терминами - дримофитон, пратофитон, палюдофитон, гигрофитон, гидрофитон.

В своей работе гидрофильную флору мы понимаем в узком смысле с включением в нее гидрофитона (погруженные и плавающие формы) и гипергидрофильного варианта гигрофитона (воздушно-водные формы).

## 1. Структура

### 1.1. Таксономическая структура

Таксономический состав гидрофильной флоры водоемов территории основывается на результатах полевых исследований, гербарных коллекций Главного ботанического сада РАН (МНА), Московского государственного университета (МВУ), Ботанического института РАН (ЛЕ), специализированного гербария Института биологии внутренних вод РАН, литературных данных.

В водоемах центра Русской равнины насчитывается 118 видов гидрофильных растений. Они относятся к 35 семействам и 57 родам. Сосудистых споровых - 4 вида. Однодольных - 61, двудольных - 53 вида. Преобладание однодольных над двудольными в данном случае объясняется методическими установками автора к объему выборки. Но даже при широкой интерпретации гидрофильной флоры количество однодольных если и сокращается, то не на много. Значительное участие однодольных - особенность региональных гидро-гидрофильных флор, объясняемая генезисными связями (Кузьмичев, 1992; Краснова, 1999).

Самым многочисленным является семейство Potamogetonaceae - 18 видов. Следует отметить, что преобладание этого семейства в составе гидрофильного компонента представляет характерную черту бореальных флор. В областях с тропическим и субтропическим климатом преобладающими являются Nymphaeaceae и близкие к ним семейства порядка Nymphaeales (Sculthorpe, 1967). Трапсеевые представлены 6 видами. В пределах территории отмечены почти все гидрофильные представители Ranunculaceae (9 видов), Haloragaceae (4), Lentibulariaceae (4), Callitrichaceae (3), Alismataceae (4), Hydrocharitaceae (3), Najadaceae (4), Lemnaceae (4), Sparganiaceae (6). Гидрофильные Cyperaceae и Poaceae представлены по 8 видов. Почти все они распространены в пределах большей части Восточной Европы. Примерно половина указанных семейств являются полностью гидрофильными (Nymphaeaceae, Ceratophyllaceae, Trapaceae, Haloragaceae, Lentibulariaceae, Hydrocharitaceae, Potamogetonaceae и др.), остальные представлены гидрофильными вариантами (Ranunculaceae, Polygonaceae, Brassicaceae, Cyperaceae, Poaceae и др.).

Таким образом гидрофильная флора территории даже при узком понимании ее объема характеризуется высоким таксономическим разнообразием, что объясняется географическим положением на стыке разных флористических районов.

Список видов изученной эколого-ценотической выборки приводится во второй части работы.



### 1.2. Экобиоморфологическая структура

Термин "экобиоморфа" и сходные с ним "биоморфа" (жизненная форма), "архитектурная модель" были рассмотрены И.В. Борисовой (1991). В своей работе жизненные формы водных и прибрежно-водных растений мы рассматриваем как экобиоморфы в смысле Б.А. Быкова (1962, 1967) - неразрывного единства биоморф и экоморф.

Экологическая классификация гидрофитов является предметом острых дискуссий. Для гидрофильного компонента это самый сложный и запутанный вопрос. А.Н.Краснова (1996) отмечает, что он зашел в логический тупик и не находит удовлетворительного решения. Об этом свидетельствует громоздкая терминология, на что неоднократно обращалось внимание (Барсегян, 1982, 1990; Доброхотова и др., 1982; Свириденко, 1991).

В своей работе мы придерживаемся классификации, предложенной Гейны (Heiny, 1960). Ее достоинство заключается в том, что она основывается на таком фундаментальном признаке как динамический фактор в развитии водных растений. В этой и последующей работах (Макрофиты..., 1993) Гейны выделил ряд экологических типов водных растений. Критерием при их выделении являются адаптации водных растений к смене экофаз в водоемах на протяжении года, а также по годам. Более подробно на системе экобиоморф гидрофитов Гейны в этой работе останавливается А.Н. Краснова.

Экобиоморфологическая структура гидрофильной флоры территории представлена в таблице 1. Так как объем гидрофильной флоры понимается нами в узком смысле, то группа трихогидрофитов в таблице не приведена.

Представители группы гидроморфных экобиоморф в водоемах изученной территории часто выступают доминантами, формируя наводные и находящиеся в толще воды фитоценозы. Участие гидрогеломорфных экобиоморф в структуре растительного покрова не очень велико. Доминантов среди них немного, хотя отдельные виды могут давать вспышки численности, связанные с сукцессионными рядами. Это больше относится к плейстогелофитам - *Cicuta virosa*, *Calla palustris*, *Menyanthes trifoliata* - типичным сплавинообразователям. Велика роль геломорфных экобиоморф, особенно охтогидрофитов и эвохтофитов, приводящих к прогрессирующему заболачиванию и заторфовыванию водоемов. Ценотически активными являются *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Scolochloa festuacea*. Роль гидроохтофитов на естественных водоемах незначительна. Представители этой группы в обилии развиваются на вновь созданных искусственных или техногенных водоемах - особенно виды родов *Alisma*, *Bidens*. Гелогигроморфные экобиоморфы включают улигинозофиты 4 вида. Доминантов среди них немного, что, по-видимому, связано с частой сменой экофаз.

Гигромезоморфные экобиоморфы насчитывают 8 видов. В структуре растительного покрова заливаемых прибрежий, не играют существен-

ной роли. В целом, рассмотренный спектр жизненных форм отражает основные черты экологического состава изученной гидрофильной флоры центра Русской равнины.

ТАБЛИЦА 1.

Экобиоморфологическая структура гидрофильной флоры  
центра Русской равнины

Тип экобиоморф	Число видов	Экобиоморфы	Число видов
Гидроморфные	61	Эугидатофиты	32
		Плейстофиты	9
		Аэрогидатофиты	20
Гидрогеломорфные	10	Плейстогелофиты	4
		Тенагофиты	6
Геломорфные	36	Гидроохтофиты	22
		Охтогидрофиты	12
		Эвохтофиты	2
Гелогигроморфные	3	Улигинозофиты	3
Гигромезоморфные	8	Пелохтофиты	1
		Пелохтотерофиты	7

### 1.3. Ареалогическая структура

Анализ ареалов изученной гидрофильной флоры региона проведен на зонально-региональной основе. Этот подход часто используется в работах ботанико-географов (Гроссгейм, 1936; Новосад, 1992; Краснова, 1999 и др.). Отвлекаясь от частных и часто неповторимых особенностей ареалов конкретных видов растений, он дает возможность их классификации и типизации. Схема ареалов приведена в таблице 2.

ТАБЛИЦА 2.

Ареалогическая структура гидрофильной  
флоры центра Русской равнины

Тип ареала	Число видов
Плюрирегиональный	12
Голарктический	34
Евразийский	26
Европейский	12
Восточно-европейский неморальный	2
Циркумбореальный	15
Евразийский бореальный	10
Циркуматлантический	3
Адвентивный	4
Всего:	118

Анализ географической структуры начнем с восточно-европейских эндемичных видов. Их немного - *Trapa okensis*, *T. wolgensis*, описанных

монографом рода В. Н. Васильевым (1973). Следует отметить, что *Trapa* L. представляет самый сложный в систематическом отношении род. Оба вида на нашей территории встречаются в бассейне р. Клязьмы, за пределами - в речных системах рек Оки, Суры, Десны. Первый из указанных видов по мнению Н.Н. Цвелева (1996) представляет стабилизовавшийся вид гибридогенного происхождения *T. natans* x *T. conocarpa*. По отношению к *T. wolgensis* этот автор также допускает гибридогенное происхождение *T. conocarpa* x *T. natans*, хотя вероятно может представлять северные популяции *T. okensis* или *T. hungarica*.

Видов с плюрирегиональным типом ареалов 12 - *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Potamogeton natans*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Spirodela polyrrhiza* и др. Погруженных и плавающих видов - 9, включая *Callitriche palustris*, который кроме неглубокой воды растет и на сырых отмелях. Воздушно-водных 3 - *Phragmites australis*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Bidens tripartita*. Почти все виды этой группы, за исключением *Limosella aquatica*, *Potamogeton berchtoldii* являются обычными и встречаются на большинстве водоемов центра европейской России.

Голарктических видов 34. Это самая многочисленная ареалогическая группа. Голарктические виды, сформировались из миоцен-плиоценовых анцестральных форм на обширных просторах некогда существовавшего евразоамериканского континента. В систематическом отношении обращает внимание значительное участие видов *Potamogeton* - 8. Погруженных и плавающих форм 16 - *Myriophyllum verticillatum*, *M. spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *P. nodosus*, *P. pusillus*, *Utricularia vulgaris*, *Zannichellia palustris* и др. Видов, растущих в неглубокой воде и на сырых отмелях, немного - *Callitriche hermaphrodita*, *Elatine triandra*, *Sparganium minimum*, *Eleocharis acicularis*. Остальные виды воздушно-водные - *Equisetum fluviatile*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*, *Bolboschoenus maritimus*, *Leersia orizoides*, *Scolochloa festuacea*. Однако распространение голарктических видов по территории не равномерно. 12 видов - *Batrachium trichophyllum*, *Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Myriophyllum spicatum* и др. встречаются почти повсеместно на водоемах большинства типов. 15 видов являются теплоумеренными, связанными с областью распространения широколиственных лесов - *Catabrosa aquatica*, *Leersia orizoides*, *Potamogeton obtusifolius*, *Salvinia natans*, *Scirpus tabernaemontani*, *Zannichellia palustris*, *Alisma gramineum*, *Lemna gibba*, *Calla palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Scolochloa festuacea*, *Potamogeton praelongus* и др. Голарктических, несколько бореализированных видов, немного - *Caulinia flexilis*, *Elatine triandra*, *Eleocharis acicularis*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Tillaea aquatica*. Они распространены преимущественно в северных районах центра европейской России. В группе с голарктическим распространением обращает внимание слабое участие активных ценозообразователей всего 3 - *Sparganium emersum*, *Ceratophyllum demersum*, *Equisetum fluviatile*.

Видов с евразийским типом ареалов 26. Погруженных и плавающих форм 12 - *Najas major*, *Potamogeton compressus*, *P. trichoides*, *Stratiotes aloides*, *Utricularia australis*, *Batrachium circinatum*, *Hydrocharis morsus-ranae* и др. Остальные представлены воздушно-водными формами - *Veronica beccabunga*, *Bidens radiata*, *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris* и др. Многие виды связаны с неглубокой водой и сырыми отмелями - *Elatine alsinastrium*, *Montia fontana*. Видов, распространенных по всей территории 14 - *Batrachium circinatum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nuphar lutea*, *Sagittaria sagittifolia*, *Typha latifolia* и др. Видов, встречающихся преимущественно на юге территории, немного - *Trapa natans*, *Stratiotes aloides*, *Oenanthe aquatica*, в северных - *Carex acuta*, *Caulinia minor*, *Caulinia tenuissima*. Активными ценозоообразователями являются *Butomus umbellatus*, *Potamogeton lucens*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Typha latifolia*.

Видов с европейским ареалом 12 - *Callitriche cophocarpa*, *Elatine hydropiper*, *Hottonia palustris* и др. Из них примечательными являются виды рода *Trapa* - *T. conocarpa*, *T. hungarica*, *T. rossica*. Группа интересна и тем, что это теплоумеренные формы, экологический оптимум которых совпадает с зоной широколиственных лесов, где чаще встречаются *Nymphaea alba*, *Typha angustifolia*, *Cladium mariscus*. Более широко распространены *Glyceria maxima*, *Potamogeton acutifolius*, *P. rutilus*. Активными ценозоообразователями являются *Nymphaea alba*, *Typha angustifolia*, *Glyceria maxima*.

Видов с циркумбореальным ареалом 15, из которых погруженных и плавающих форм 7 - *Batrachium divaricatum*, *Potamogeton alpinus*, *Persicaria amphibia* и др. Видов, связанных с неглубокой водой и отмелями 2 - *Ranunculus reptans*, *Subularia aquatica*. Остальные представлены воздушно-водными формами. Укажем высокобореальные виды - *Potamogeton alpinus*, *P. filiformis*, *Carex aquatilis*, *Sparganium angustifolium*. Ценоотический оптимум циркумбореальных видов связан с зоной хвойных лесов. Активными ценозоообразователями являются *Carex aquatilis*, *Persicaria amphibia*.

Евразийских бореальных видов 10, из которых 7 погруженные и плавающие - *Batrachium eradatum*, *B. kaufmannii*, *Myriophyllum sibiricum*, *Nymphaea candida* и др. к высокобореальным относятся *Nuphar pumila*, *Sparganium glomeratum*, *S. gramineum*. в целом это более молодая ареогенетическая группа, связанная с формированием бореальной флоры, в структуре которой гидрофиты играли второстепенную роль.

Довольно интересна и выразительна группа циркуматлантических видов в количестве 3 - *Lobelia dortmanna*, *Isoetes lacustris*, *I. setacea*. Они встречаются в западных районах и указывают на связи рассматриваемой региональной гидрофильной флоры с Атлантической Европой. Циркуматлантические виды изучаемой территории проявляют слабую активность и в центре Русской равнины находятся на восточном пределе распространения.

Адвентивных видов значительно больше, но мы приводим лишь натурализовавшиеся на большей части территории - *Acorus calamus*, *Elodea*

*canadensis*, *Zizania aquatica*, *Z. latifolia*. Следует отметить, что гидрофильный компонент во всех региональных флорах включает незначительное число адвентивных видов, что представляет ее особенность.

Гидрофильная флора центра Русской равнины сложена разными по ареагенетическим связям видами. Преобладающими, однако, являются широкоареальные, численность которых (без учета адвентивных) достигает 102. Эта особенность четко выражена в структуре любой региональной гидрофильной флоры. Другой особенностью является не очень высокое участие фракции бореальных видов - 25. Мезотермных видов в 3 раза больше - 89, но этот показатель не стоит переоценивать, так как примерно половина их состава представляют бореализированные популяции исходно теплоумеренных форм. Своеобразие гидрофильной флоры территории подчеркивает открытый В.Н. Васильевым (1963) эндемизм в роде *Typha*.

## **2. Генезисные связи гидрофильной флоры**

### **2.1. Положения**

Флороценогенетический анализ предполагает выяснение происхождения видов с точки зрения его исходных связей с определенными условиями существования, связей со сходными по экологии видами, приуроченности к макро- и микроэкологическим зонам, начиная с определенного момента времени. Под макроэкологическими в данном случае подразумеваются зоны жизни сосудистых растений, появляющиеся в процессе направленного развития природы в геологическом масштабе времени. Целью флороценогенетического анализа является выяснение экогенетических связей видов. Однако, этим дело не ограничивается. Существенное значение имеет также время происхождения вида и его положение в системе близкородственных видов, то есть филогенетические связи. Вместе с тем, исследователь должен исходить из того, что виды развиваются не сами по себе, а в определенных исторически сложившихся флористических комплексах, которые разными исследователями называются по-разному - флороценоценозами, историческими свитами растительности, ценоэлементами, флористическими флороценогенетическими комплексами и просто флористическими комплексами. В каждое из этих понятий вкладывается историческое содержание, разное по объему. В своей работе мы исходим из такого базового понятия как флороценогенетический комплекс (Кузьмичев, 1992). Флороценогенетический комплекс представляет группу видов, объединенных экогенетическими связями и непрерывно развивающихся в пространстве и во времени. В флороценогенетических комплексах осуществляются видообразование, элементарные явления флорогенеза и фитоценогенеза, происходит эволюционная отработка ценоценоценологических стратегий. Флороценогенетические комплексы обладают ареалами и определенным набором видов, исходно связанных именно с данным комплексом. Однако в ходе исторического развития растительности отдельные популяции видов оказываются связанными

с другими комплексами. Со временем они могут образовывать самостоятельные близкородственные расы. Флороценогенетические комплексы уникальны по происхождению и структуре.

Видообразование, непрерывный процесс, включающий прогресс, специализацию и регресс (Тахтаджян, 1954). Вид в своем развитии проходит три этапа. Первый этап - прогресс, связанный с дифференциацией, морфологическим усложнением, интеграцией, гармонизацией. Одним из показателей прогрессивного развития вида по А.Н. Северцову (1967) считается расширение ареала и увеличение численности. Второй этап – специализация, связанная с адаптацией к новым условиям. Третий этап - регресс, или общая дегенерация, когда вид выпадает из состава растительности. При этом вид может исчезнуть полностью, что четко прослеживается в палеонтологической летописи гидрофитов. Примером может быть загадочный верхнемеловой *Quereuxia angulata*, представляющий плавающее растение. Частным, хотя и частым случаем является преемственность в развитии каких-либо родов, когда на основе архаичных видов происходит их смена на молодые, трансформированные к изменяющимся природным условиям. Этот процесс переработки был рассмотрен П.И. Дорофеевым (1986) на ископаемом *Potamogeton*.

Эволюция растительного мира происходит по экологическим каналам. Применительно к предмету исследований исторической географии растений входом такого канала может быть экотоп. Экотопы существуют неопределенно долгое время, постепенно трансформируясь вслед за изменениями условий окружающей среды.

В современном распространении растений решающими являются гидротермические факторы. Их направленное развитие во времени, захватывающее обширные территории, неизбежно приводит к модернизации флоры и растительности. В геологическом масштабе времени невозможно учесть все нюансы поведения видов. Поэтому исследователю приходится оперировать обобщенными показателями абиотической среды. Такими являются климатические изменения от макро-мезотермных океанического характера к мезо-микротермным континентальным вследствие прогрессирующего охлаждения Полярного бассейна. Авторы не придерживаются распространенной точки зрения о наличии в истории Земли катастрофических периодов, резко изменявших облик растительности. Разумеется, близкие по последствиям события в геологической истории очевидно имели место. Самые значительные произошли примерно 65-67 млн. лет назад на границе мелового периода и палеоцена, что повлекло исчезновение около 75 % прежнего видового состава растений и животных.

Растения тесно связаны с субстратом. Поэтому качество субстрата в значительной степени влияет на эволюцию флороценогенетических комплексов. Интуитивно на это обратили внимание еще И.Г. Борщов (1865), Ф.И. Рупрехт (1854). Позднее А.Н. Краснов (1899), Г.И. Танфильев (1896), Д.И. Сакало (1963) на примере степной растительности раскрыли опреде-

ляющее значение почвенных условий в эволюции флороценогенетических комплексов. То же самое аргументировано показала Богдановская-Гиенэф (1946) при обсуждении происхождения флоры бореальных болот Евразии. Тип субстрата, характеризующий тот или иной экотоп, в результате геологической деятельности трансформируется или разрушается. Так, группа вересковых полукустарничков, распространенных на современных олиготрофных верховых торфяниках Евразии и Северной Америки, изначально была приурочена к несуществующему ныне особому типу кислых почв, скорее всего, олиготрофным пескам. Черноземы образовались сравнительно недавно. Флора мало оригинальна, эндемизм очень слабый по сравнению с более древними песчаными и каменистыми степями. Торфяники и черноземы синхронно образовались в плиоцен-плейстоцене.

При постепенных (не катастрофических!) изменениях окружающей среды вид существует за счет преадаптаций, значение которых стало выявляться недавно, в связи с антропогенной деятельностью, принимающей планетарные масштабы. Приобретая новые свойства, вид изменяется и это позволяет занимать новые экониши.

Экотопы, освоенные флороценогенетическими комплексами, сами эволюируют. В миоцене они были менее дифференцированы. Их последующая интеграция обусловлена ускорением развития природной среды и нарастанием влияния самих растений на окружающую среду, прежде всего на почвенный покров.

Виды объединяются в комплексы по адаптивному признаку, что определяет их систематическую разнокачественность. Представители одного рода не всегда оказываются близкородственными, что не исключает, однако, наличия и систематически близких видов, так как комплексы оказывают не только “консервирующее” влияние, но и способствуют видообразованию. Близкородственные виды сосуществуют недолго. Изменяющийся строй растительности “разводит” их в разные комплексы. В результате видообразования в них накапливается необходимый материал, который неизбежно находит свое место при последующих перестройках растительности, вызванных направленным развитием природной среды. Появляются новые экотопы, занимающие огромные площади. Они остаются какое-то время неосвоенными. Вследствие “растекания жизни” (термин В.И. Вернадского) в действие вступает такой мощный механизм, как интрогрессивная гибридизация, значение которой в эволюции растительности подчеркивал Е.Г. Бобров (1978, 1983).

Число видов в флороценогенетических комплексах увеличивается за счет стенотопных, возникающих в результате специализации. Можно предположить, что изначально преобладали эвритопные виды.

Виды в комплексах имеют разный возраст. В течение своей жизни каждый вид оказывается связанным с несколькими флороценогенетическими комплексами. Очевидно, смена флороценогенетических комплексов





Ильинского (1921), А.А. Ниценко (1965), Б.А. Быкова (1957), Т.А. Работнова (1966) и других. Выяснение фитоценотической роли видов является одной из ключевых проблем современной геоботаники. Ю.Р. Шеляг-Сосонко (1969) предложил систему классификационных единиц фитоцено-типов. В ходе эволюции ценоотические позиции видов (т. е. их роль в сложении и структуре ценозов) изменялась. Из доминантов и эдификаторов они часто становятся ингредиентами и наоборот. Современная структура фитоцено-типов преходяща. Однако, это не следует понимать буквально. Доминантность и связанная с ней система понятий отражена в стратегии, реализуемой по-разному в разных условиях окружающей среды.

Ценоотические стратегии видов отрабатываются в флороценогенетических комплексах. Это одна из сторон фитоценогенеза. В предшествующих комплексах дифференциация на фитоцено-типы по-видимому была выражена слабо. Спецификой гидрофильной растительности является «невыработанность» фитоцено-типов, что можно объяснить консервирующим влиянием водной среды. Ассоциативность, как феномен организации растительности, представляет собой сравнительно недавнее приобретение. Способность видов растений образовывать в сходных условиях среды устойчивые сообщества выражена неодинаково в разных экологических типах растительности. Например, она четко проявляется в неморальных и таежных лесах. По нашему мнению пока нет достаточных данных об эволюции организации растительности, однако можно предположить следующий эволюционный ряд: экогенетическая группа → протокомплекс → палеокомплекс → флороценогенетический комплекс → неокомплекс → фитоценоз.

Экогенетическая группа представляет собой самую простейшую форму организации растительности, в реликтовом виде представленную и в современном фитостроматическом покрове Земли. Экогенетическая группа характеризуется архаичностью ценоотических стратегий входящих в нее видов, а также тесной связью с исходным экотопом. Причем связь эта - самая непосредственная. В флороценогенетическом комплексе связи с первичными экотопами нечеткие.

Фитоценоз представляет собой новейшую модернизированную форму организации растительности. Он отличается продвинутой цено-отических стратегий видов. Однако фитоценоз - далеко не до конца отработанный форма организации. Трудности с типизацией фитоценозов, разнообразие подходов и методов объясняются разнокачественностью изучаемого материала.

## 2.2. Флороценогенетический анализ

### Isoëtaceae Dumort.

Порядок с единственным семейством произошел от редуцированных триасовых *Lepidodendrales* типа *Pleuromeia* (Тахтаджян, 1956). Гигрогидрофильное семейство с единственным родом.

### *Isoëtes* L.

Включает до 75 видов. Наибольшее разнообразие связано с областями умеренного климата в Северном полушарии. В Европе около 15 видов. Представлен водными, земноводными, а также связанными с сырыми местообитаниями видами. Подобный экологический спектр представляет современный состав этого рода флоры Средней и Западной Европы (Casper, Krausch, 1980).

В ископаемом состоянии представители *Isoëtes* встречаются в третичных отложениях Евразии. Род является заключительным звеном в серии форм, характеризующихся прогрессивной редукцией размеров растения и упрощения ризофоров (Тахтаджян, 1956). В составе рассматриваемой флоры 2 вида.

***Isoëtes lacustris* L.** Экогенетически связан с олиготрофными водоемами, где предпочитает побережья с песчаным дном. Оптимум развития приходится на послеледниковое время. Последующее сокращение ареала вызвано эвтрофированием водоемов. Вид с циркуматлантическим океаничным ареалом, как и род, на палеосубтропической основе. Некоторые исследователи (Козловская, Парфенов, 1972) считают северным видом. Ареал охватывает Западную Сибирь, Северную Америку, Фенноскандию, север Британских островов. Локальные местонахождения разбросаны в Западной Европе, западе и северо-западе Восточной Европы. В исследованной территории находится на северо-восточном пределе ареала.

***Isoëtes setacea* Dur.** Встречается в тех же условиях, что и предыдущий вид, но гораздо реже. Ареал несколько уже, чем у предыдущего вида, включает Западную Сибирь, Скандинавию, Среднюю Европу. На исследованной территории вид распространен в Верхневолжском и Волжско-Камском флористических районах.

### Equisetaceae L. C. Rich. ex DC.

По палеоботаническим данным семейство появляется не ранее верхнего карбона. С карбона до мела известен род *Equisetites* Sternberg, а с мелового времени уже появляются бесспорные представители современного рода *Equisetum* (Тахтаджян, 1956). Однако многие мезозойские *Equisetites* неотличимы от *Equisetum* и, следовательно, хвощи имеют более древнее происхождение. О длительном пути эволюции рода свидетельствует равное у всех видов и очень высокое хромосомное число ( $2n = 216$ ), разная длина соматических хромосом у подродов, неспособность видов разных

подродов скрещиваться между собой и, как правило, отсутствие конъюгации в мейозе гибридов, возникших при скрещивании близких видов одного подрода (Филин, 1981). Как образно писал А.Л. Тахтаджян (1956, стр. 142) современные хвощи являются “жалкими, выродившимися, но все еще жизнеспособными потомками каламитов палеозоя”. Современное Equisetaceae представляет дериват некогда существовавшей флоры каламитов, достигших наибольшего развития в среднем и верхнем карбоне, выраставших до высоты 30 м и, по-видимому, заселявших заболоченные места, на что косвенно указывают некоторые особенности анатомии, например, наличие полостей в междоузлиях. Монотипное семейство.

#### Equisetum L.

Включает ~ 32 вида, неравномерно распространенных в обоих полушариях. В Австралии и Новой Зеландии отсутствует, в Южной Африке представлен двумя заносными видами. Хвощи растут в разных экологических условиях. Род Equisetum, по-видимому, формировался в условиях сухого и жаркого климата в прибрежьях и лагунах морей. На это, в частности, указывает облик, напоминающий ксерофитный. По крайней мере, эти черты четко выражены у современного *E. fluviatile*, представляющего более модернизированную экологически пластичную форму.

***Equisetum fluviatile* L.** Наиболее гидрофильный представитель рода. Распространен по всей территории с ценоотическим оптимумом в лесных районах, где часто выступает ценозообразователем на илистых, торфянистых и переходных между ними грунтах в прибрежьях водораздельных и пойменных озер, в речных заводях. Дает вспышку развития на искусственных водоемах в первые годы после их образования. В общем, приурочен к евтрофным водоемам, хотя какие-то популяции на Северо-Западе (Карельский перешеек, Карелия, прилегающая озерная Финляндия) с начала голоцена развиваются в условиях слабой трофии или даже почти в олиготрофных водоемах. Довольно обычный компонент прогрессивно-заболочивающихся водоемов. К югу становится редким и, например, на Окско-Донской равнине почти не встречается в составе локальных гидрофлор. Однако в начале голоцена, судя по стратиграфии болот, был довольно обычным компонентом в лесостепных и степных районах. Наиболее бореализованный вид с чертами ксерофилии, по-видимому, унаследованной от исходной палеосубтропической флоры. Возможно, становление вида связано с редукцией Тетиса, где он заселял прибрежья и мелководья. Преадаптационные возможности в наибольшей степени были реализованы в течение плейстоцена, когда он широко расселился на равнинах Евразии и Северной Америки. Современный ареал голарктический на древнесредиземноморской основе. Индифферентный по отношению к фактору океанности-континентальности.

В областных “Определителях” иногда отмечают формы *E. fluviatile* var. *linnaeanum* Doll (*E. fluviatile* S.str.), *E. fluviatile* var.

polystachyum Lej и гибрид *E. x litorale* Kuhlew. ex Rupr. (*E. arvense* x *E. fluviatile*.)

#### Salviniaceae Dumort.

В семейство входит лишь 1 род *Salvinia* с 12 современными и примерно 10 ископаемыми видами, распространенными в тропических и отчасти умеренных областях, преимущественно в тропической Америке и Африке.

#### *Salvinia* Sequier

Остатки известны из меловых отложений Западной Европы, Японии, Китая. В ископаемом состоянии известен из третичных отложений всех материков, за исключением Австралии. Встречается в Цагаянской свите на Амуре, в Верхнедуйской на Сахалине, в миоценовых отложениях на р. Иртыше у г. Тары, в Казахстане и на Северном Кавказе. В неогеновых и четвертичных осадках встречаются мегаспоры сальвиний. Род произошел в позднем мезозое из папоротников близких к *Humenophyllaceae*. Отсутствие корней, редукция проводящей системы, наличие крупных воздушных полостей указывает на раннее приспособление *Salviniaceae* к жизни в воде.

***Salvinia natans* (L.) All.** На поверхности стоячих и медленно текущих вод, в старицах, редко в озерах, в заводях рек. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности вид. Высочеспециализированный, приспособившийся к жизни в умеренных широтах вид. Резко отличается от других сальвиний (Шапаренко, 1956). В Восточной Европе часто размножается вегетативно, что косвенно указывает на угасание вида.

#### Nymphaeaceae Salisb.

Полностью гидрофильное семейство, состоящее из 60–70 видов, относящихся к 4 родам, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках Старого Света. Экогенетически семейство связано с мочажинами. Геологическая история *Nymphaeaceae* связана с палеотропиками. По этой причине бореализация и континентализация климата слабо отразилась на развитии семейства. Только в высоких широтах Евразоамерики самые макротермные формы выпали. В новых условиях получили распространение виды арктотретичной флоры, которые были связаны с умеренно холодными районами. В целом же семейство оказалось малопластичным. Во всяком случае, скорость развития природной обстановки превысила адаптационные возможности нимфейных, хотя там, где они находят известный оптимум, его представители выступают ценозоообразователями.

Во флоре Европейской России семейство представлено 2 родами и 6 видами. Эти же роды с 9 видами распространены в Средней Европе. Все виды - обязательные компоненты гидрофитона большинства умеренных областей Евразии. *Nymphaeaceae* северных областей Евразии представляют

бореализированный вариант, таксономически обедненный в сравнении с тропическими и субтропическими областями. Вся их организация, морфологические особенности указывают на высокую степень адаптации к условиям континентальности. Это приуроченность к глубинам до 1–1.5 м, “приводненность” генеративных и вегетативных органов, интенсивное развитие подводных листьев. Известно, что макротермные виды семейства отличаются от бореальных часто высоко приподнятыми на поверхность воды листьями и цветками. Тропические формы часто избирают меньшие глубины (до 40–50 см) - качество, широко используемое при их культивировании в оранжереях ботанических садов.

#### Nuphar L.

Семена *Nuphar sp.* встречаются в третичных и четвертичных отложениях Европы и севера Азии, начиная с эоцена.

***Nuphar lutea* (L.) Smith** Чаще встречается в заболачивающихся участках водоемов на илистых и илисто-торфянистых грунтах на глубинах от 70–80 см до 1.5–1.7 м. Доминант и субдоминант. Евразийский неморально-бореальный вид на древнесредиземноморской основе. Индифферентный к фактору океаничности-континентальности.

Отмечены var. *luteum* (*genuina*) (рыльце невогнутое); var. *urceolatum* (рыльце глубоко вдавлено в пестик), а также 2 формы: f. *terrestre* – кожистые блестящие листья и более мелкие цветы, f. *demersa* с листьями, имеющими вытянутые гидроморфные пластинки, расположенные в толще воды, особи не цветут.

***Nuphar pumila* (Timm) DC.** Встречается в озерах, стоячих и медленно текущих водах, в реках, заводях, старицах на глубинах от 50 до 150 см на илистых и илисто-торфянистых грунтах. Растет вместе с предыдущим видом почти в тех же условиях, но гораздо реже. Иногда выступает доминантом. Евразийский бореальный вид.

#### Nymphaea L.

Семена *Nymphaea* обычны в отложениях неогена. Род сравнительно молодой, оформившийся в современном виде лишь к миоцену. Исходные формы с характерными корневищами, находились уже в палеогене Арктики, в Европе – с олигоцена.

***Nymphaea alba* L.** Растет в стоячих и медленно текущих водах на большей части изученной территории. Неморальный европейский вид. Сходен по форме семян с *N. ovalisperma*, известным из миоцена западной и восточной Сибири.

Индифферентен по отношению к океаничности-континентальности. И.А. Паутова с соавт. (1987) приводят для оз. Селигер *N. x borealis* Camus. (*N. alba* L. x *N. candida* J. Presl).

***Nymphaea candida* J. Presl.** Обычный вид, приуроченный к застаивающимся заболоченным и заболачивающимся участкам водоемов с или-

стыми и илесто-торфянистыми грунтами. Преобладающие глубины 1.2–1.5 м. Доминант и субдоминант. Евразийский бореальный вид на субтропической основе, иррадиировавший в более южные районы.

***Nymphaea tetragona* Georgi.** Редкий исчезающий вид с бореальным евразийским ареалом. Спорадически встречается в северных районах территории. Ранее приводимая для Валдайского озера гибридогенная раса *N. alba* L. x Georgi (Определитель высших..., 1981) не встречена.

#### Ceratophyllaceae S.F. Gray

Полностью гидрофильное семейство с 10–12 видами единственного рода с почти космополитным распространением. Во флоре Средней Европы – 2 вида. В филогенетической системе неизменно находится рядом с Nymphaeaceae. Вполне можно предположить, что эволюция этих семейств проходила сопряженно в сходных и, по-видимому, идентичных условиях среды. В самом начале геологической истории современные Ceratophyllaceae, Nymphaeaceae и близкое Cabombaceae были представлены на уровне “органо-родов”. Вычленение и эволюция Ceratophyllaceae проходила под знаком уменьшения размеров габитуса в связи с ограниченностью зоны обитания, создаваемой более мощными представителями других семейств. Таким образом, эволюция и расселение Ceratophyllaceae можно рассматривать как пример биоморфологической эволюции, создаваемой ценоотическим строем растительности, в данном случае – специфических экотипов. Этим вероятно объясняется и то обстоятельство, что семейство представлено единственным родом. В пределах Северной Евразии отмечен эндемизм – *Ceratophyllum affine* Troitz. (Западная Сибирь), *C. kossinskii* Kuzen. (Нижняя Волга), *C. oryzetorum* Kom. (Западная Сибирь), *C. tanaiticum* Sapiegh. (Причерноморье, Арало-Каспий).

#### Ceratophyllum L.

Ископаемые остатки встречаются в Европе с олигоцена. В России отмечен *Ceratophyllum sniatkovii* Krysht. в сармате Крынки (Ископаемые цветковые..., 1974). Наиболее древний представитель рода *C. zaisanicum* Avak., найденный в нижнем олигоцене Казахстана, древнейший вид третичной флоры бывшего СССР (Аваков, 1962).

***Ceratophyllum demersum* L.** Обильно развивается в участках озер, подверженных сплавинаобразованию, где выступает субдоминантом, реже как доминант. Распространен по всей территории центра Русской равнины. Ареал голарктико-древнесредиземноморский на палеотропической основе. Остатки известны из плиоцена Европейской России.

Наиболее молодой вид, возникший из группы видов с окаймленными и шиповатыми плодами. Родство с современным *C. tanaiticum* не такое уж неопровержимое, так как в Северной Америке имеется *C. echinatum* A. Gray из той же группы. Возможны близкие виды и в других странах – убежищах третичной флоры (Ископаемые цветковые..., 1974).

#### Ranunculaceae Juss.

Обширное семейство, включающее 50 родов и около 2000 видов. Распространено повсеместно, но преимущественно в умеренных и холодных поясах Северного полушария. Выражены все экологические линии развития, в том числе и гидрофильная. В Европейской России – 4 рода и ~ 20 видов, в Средней Европе – 4 рода с 39 видами. Первичное семейство в составе гидрофильного компонента флоры представлено водяными лютиками, относительно систематической принадлежности которых мнения разных исследователей расходятся. Одни относят к подроду *Batrachium* в роде *Ranunculus*, другие выделяют в самостоятельный род. Относительно эволюции водяных лютиков исследования Р.П. Барыкиной (1995) показали, что их широкое распространение в настоящее время обусловлено разнообразием способов вегетативного размножения.

#### *Batrachium* S. F. Gray

Известен из миоцена и плиоцена Сибири и Европы.

***Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach.** Встречается на участках озер вблизи притоков рек и ручьев, в медленно текущих водах. Ареал европейско-западносредиземноморский на голарктической основе.

***Batrachium divaricatum* (Schränk) Wimm.** Растет в прибрежной зоне медленно текущих малых рек, ручьев, озер и прудов, старицах, канавах, иногда на сырых илистых речных и озерных отмелях, высыхающих болотах (Определитель высших ..., 1981). Ареал циркумбореальный.

***Batrachium eradicaum* (Laest.) Fries.** Прибрежья медленно текущих рек, ручьев, озер и прудов, канавы, иногда илистые отмели. Ареал евразийский бореальный.

***Batrachium kauffmannii* (Clerc) Krecz.** Быстро текущие небольшие реки и ручьи, реже проточные и крупные с подвижной водой озера. Ареал евразийский бореальный.

***Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.** Быстро текущие, преимущественно богатые карбонатами небольшие реки и ручьи, реже проточные озера и пруды, дренажные канавы на низинных болотах, мочажины в черноольховых топях, по выходам соленых ключей. Характерен для заболачивающихся и обсыхающих прибрежий любых водоемов. Очень полиморфный вид. Реофил. Ареал условно биполярный.

#### *Ranunculus* L.

Род *Ranunculus* по плодам установлен с миоцена. В роде представлены виды от гидрофитов до ксерофитов, т. е. род более продвинутый.

***Ranunculus gmelinii* DC.** Пойменные низинные болота, иногда сырые искусственные насыпи, сырые берега рек, озер, затонов, стариц, заливные луга, опушки лесов и болота. По указанию Ю.В. Рычина (1948) в

центральных районах распространены наземная f. *terrestris* Ledeb.; восточнее f. *aquaticus* Korsh. Евразийский бореальный вид.

***Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd.** Растет в воде и на топких берегах рек и озер. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе.

***Ranunculus reptans* L.** Мелководья и берега водоемов. Ареал в основе циркумбореальный с последующим распространением в более южные районы. Отмечены наземная f. *terrestris* Gluck и водная вегетирующая f. *submersus* Gluck. Ареал циркумбореальный с последующим распространением в более южные районы.

#### *Caltha* L.

***Caltha palustris* L.** Обитает на сырых местах, у ручьев по берегам и в воде, по болотам, болотистым лугам. Обычный для центра Русской равнины вид. Ареал циркумбореальный с широким распространением в более южные районы. Отмечается полиморфизм в строении цветка (Холкина, 2001). Декоративное, но сильно ядовитое растение.

#### Portulacaceae Juss.

##### *Montia* L.

Род малочисленный, включающий несколько видов. Систематика разработана недостаточно. Экогенетически виды связаны с выклинивающимися водами, преимущественно родниковыми. Переобводненные травяные болота, отмели, мелкие ручьи следует считать вторичными экотопами.

***Montia fontana* L.** Внутривидовая систематика рассмотрена немецкими исследователями (Casper, Krausch, 1981), выделяющими 4 подвида. Цитируемый вид объединяет одно- и многолетние формы, что, вероятно, невозможно в пределах одного вида. Вид описан Линнеем, из которого впоследствии Шамиссо выделил *M. lamposperma* Cham. Ряд видов был выделен Гмелиным (*M. minor* и *M. rivularis*). По крайней мере авторы “Определителя высших растений Северо-Запада СССР” (1981) различали многолетний *M. fontana*, и однолетний *M. lamposperma* Cham.

Ареал евразийский.

#### Polygonaceae Juss.

Единственное семейство порядка Polygonales. Включает ~ 50 родов и 1000 видов, распространенных по всему свету, главным образом в умеренном поясе Северного полушария. Преимущественно травы и полукустарники, очень редко (в тропиках) деревья. Наибольшее разнообразие отмечается в субтропических областях Северного полушария (Тахтаджян, 1966). Гигрофилия проявляется отчетливо, гидрофильная линия развития выражена слабее. Семейство известно из олигоценового янтаря Прибалтики, отпечатки плодов и листьев доказывают существование этого семейства уже в палеогене.



#### Persicaria Mill.

Насчитывает до 150 видов, произрастающих в умеренно теплых и тропических областях северного полушария и южной америки. представители рода в основном гигрофиты и мезогигроофиты. экологический опиттум последних сдвинут в сторону гигрофилии. все виды экогенетически связаны с песчаными подвижными субстратами и большинство из них и по настоящее время сохраняет удивительную приуроченность к исходным экотопам. своеобразна экология и фитоценология видов рода *Persicaria*, большинство которых связаны с пионерными группировками. экологический диапазон их достаточно широк, однако это несколько не заслоняет прежние экогенетические связи, которые выступают достаточно четко.

#### Секция Amphibiae Small

***Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray.** Обычен на водоемах всех типов. Встречается на небольшой глубине (f. *aquatica* Leyss) и по берегам (f. *terrestre* Leyss). Иногда появляется в посевах на низких сырых местах, сорничает. Доминант и субдоминант. Ареал циркумполярный бореальный. В системе рода занимает изолированное положение. Экогенетически представляет пример слабо специализированной формы. Скорее всего евразийские популяции в своем происхождении связаны с отмелями, для которых свойственна миниатюризация (Юрова, 1998; Кузьмичев, Краснова, 2001), т. е. вид, сравнительно недавно освоивший водную среду.

#### Elatinaceae Dumort.

Полностью гидрофильное семейство, включающее 2 рода и 45 видов, встречающихся в основном в тропических и субтропических районах. В флоре Европы единственный род *Elatine* L., если не считать адвентивный тропический *Bergia* L. Во флоре Европейской России 5 видов, Средней Европы – 10.

#### Elatine L.

Насчитывается до 20 видов, распространенных в тропических и умеренно теплых районах. Виды рода часто встречаются во временных водоемах. Исходно представляли гидрофильные формы, впоследствии приспособившиеся к колебаниям уровня воды. Относятся к комплексу нано-эфемеретума в качестве факультативных включений (Кузьмичев, Краснова, 2001). Биоморфологически это очень нежные однолетники, в зависимости от экологических условий образующие наземные и водные формы. Экогенетически связаны с мочажинами. Род, несомненно, древний, тропический по происхождению. Анцестральные формы, очевидно, представляли многолетние травы. Переход к терофитам не всегда следует рассматривать как процесс переработки макротермных форм в мезомикротермные вследствие

общей бореализации. Это вполне могло происходить и в результате ксерофитизации флоры и появления обширной зоны жизни, связанной с периодически высыхающими водоемами, что характерно для областей Древнего Средиземноморья.

***Elatine alsinastrum* L.** В стоячих часто пересыхающих водоемах, на болотах. Ареал евразийский-древнесредиземноморский на голарктической основе.

***Elatine hydropiper* L.** В неглубоких прогреваемых водоемах с илистыми и илисто-песчаными грунтами на пионерных экотопах, иногда в мочажинах и приозерных черноольшаниках. Ареал в основе европейский, впоследствии расширенный до евразийского.

***Elatine triandra* Schkuhr.** По берегам и на дне водоемов, канавам. Ареал циркумбореальный.

#### Brassicaceae Burnett

В семействе 375 родов и более 3200 видов, распространенных преимущественно в Голарктике, особенно в Средиземноморье, Западной и Средней Азии. Гидрофильная линия развития выражена слабо и едва намечается в отдельных родах. Во флоре Европейской России 5 родов и около 15 видов, Средней Европы - 5 родов и около 20 видов. Достоверные остатки известны из четвертичных отложений Европы и Западной Сибири.

#### Rorippa Scop.

Насчитывает 70 видов, распространенных в умеренных и тропических областях.

***Rorippa amphibia* (L.) Bess.** Изредка на заболачивающихся прибрежьях. Активно расселяется на аридали водохранилищ. Образует гибриды с *R. sylvestris* (L.) Bess. (= *R. sodalis* Zapal. ) и *R. austriaca* (= *R. x podolica* Zapal.). Ареал евразийский бореальный.

#### Subularia L.

Включает 2 вида. В водоемах центра Русской равнины отмечен 1 вид, представляющий фрагмент более многочисленного миоцен – плиоценового рода.

***Subularia aquatica* L.** Реки, озера. Кроме погруженной f. *immersa* N. Busch, при пересыхании водоема может образовать наземную. Ареал циркумбореальный. Элемент несформировавшегося олигомезотрофного комплекса.

Primulaceae Vent.

Включает 29 родов и около 1000 видов, распространенных главным образом в горных районах Голарктики, немногие в тропических и субтропических областях. В гидрофильной флоре Европейской России 5 родов с 9–10 видами, во флоре Средней Европы 4 рода и 11 видов.

*Hottonia* L.

Олиготипный род.

***Hottonia palustris* L.** Встречается в мелководьях с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами, иногда на болотах и сильно обводненных лугах. Предпочитает экотопы со стоячей и медленно текущей водой. Ареал европейский расширенный. Ископаемые остатки известны из отложений постплиоцена Тульской области (Сукачев, Маковецкая, 1907).

*Naumburgia* Moench.

Монотипный, древний, с отдаленными тропическими связями. Более теплолюбивые формы выпали в плиоцене и плейстоцене.

***Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb.** Обычный вид в неглубоких заболачивающихся водах с торфянистыми грунтами, по-видимому, чувствительный к антропогенным нагрузкам. Постоянный компонент сплавин и пояса осочников. В травостой входит единично, реже в незначительной примеси. Экогенетически связан с мочажинами. Ареал голарктический.

Crassulaceae DC.

Около 1500 видов, 35 родов, распространенных повсеместно, с наибольшим разнообразием в Южной Африке.

*Tillaea* L.

***T. aquatica* L.** Однолетник, растущий по илистым и песчаным прибрежьям водоемов. Очень редко, локалитетами в пределах ареала. На крайнем юго-востоке центра Восточной Европы растет близкий *T. vaillantii* Willd., отличающийся тупыми линейными листьями и розовыми цветками. Распространяется по аридали водохранилищ. Ареал голарктический.

Rosaceae Juss.

Более 100 родов и около 3000 видов. Наиболее многочисленны в умеренных и субтропических областях Северного полушария. Основная экологическая линия развития мезоксерофильная. Гидрофилия выражена слабо.

*Comarum* L.

Олиготипный род, исходно субтропический или даже тропический, в неогене был представлен большим количеством форм, занимавших ка-

кие-то специфические экониши, впоследствии разрушенные в ходе общей смены физико-географических условий.

***Comarum palustre* L.** Встречается на обводненных окраинах приозерных болот, мочажинах. Активный сплавинообразователь. Ареал циркумбореальный. Экогенетически связан с мочажинами.

#### Trapaceae Dumort.

Семейство известно из раннего мела. Монограф этого семейства В.Н. Васильев (1976) считает, что в меловой период оно включало 5 родов: *Prototrapa* V. Vassil., *Quereuxia* Krysh., *Trapastrum* V. Vassil., *Hemitrapa* Miki, *Trapa* L. Род *Prototrapa* известен из раннего мела Южной Австралии. Род *Quereuxia* встречается в позднемеловых отложениях от северо-западной части Северной Америки и Дальнего Востока до Португалии. В настоящее время монотипное семейство. Выделение рода *Hemitrapa* Miki признается не всеми.

#### Trapa L.

Около 50 видов в умеренно теплых и тропических областях Евразии и Африки. Остатки широко распространены в третичных отложениях всех стран, и известны с верхнего мела (Тахтаджян, 1966).

***Trapa conocarpa* (Aresch.) Fler.** В различных водоемах. Распространен в бассейнах рек Оки и Суры. Ареал европейский.

Отмечены var. *pyramidalis* (V. Vassil.) Tzvel.; var. *suecica* (Nath.) Tzvel.

***Trapa hunjarica* Opiz.** Преимущественно в стоячих водоемах. Распространен в западных районах Восточной Европы. Ареал европейский.

***Trapa natans* L.** Распространен в средней полосе Восточной Европы. Ареал Евразийско-древнесредиземноморский.

***Trapa okensis* V. Vassil.** Преимущественно в стоячих водоемах. Распространен в бассейнах Оки и Суры. Восточно-европейский эндемик.

***Trapa rossica* V. Vassil.** По рекам и озерам. Распространен в бассейнах рек Днепра, Днестра, Западной Двины, Оки, Северного Донца, Средней Волги. Ареал европейский на евразийско-древнесредиземноморской основе.

Отмечен var. *pseudorossica* (V. Vassil.) Tzvel.

***Trapa wolgensis* V. Vassil.** Преимущественно в стоячих водоемах. Распространен в бассейнах рек Средней Волги и Клязьмы. Восточно-европейский эндемик.

#### Haloragaceae R. Br.

Полностью гидрофильное семейство. Включает 6 родов и около 130 видов, распространенных почти по всему земному шару. В европейской флоре представлено родом *Myriophyllum* L.

Род *Myriophyllum* L.

Включает около 40 видов, распространенных в обоих полушариях, особенно в Австралии. В Европейской России 4 вида, Средней Европе – 6.

Для ископаемой третичной флоры бассейна р. Омоля П.И. Дорофеев (1964) приводит *Myriophyllum otoloicum* Dorof. Этот вид по форме плодов очень близок к ископаемым американским видам – *M. hippuroides* Nutt. и *M. ambiguum* Nutt. и современным *M. humile* (Raf.) Morong.

***Myriophyllum sibiricum* Kom.** Встречается в озерах, преимущественно в северо-западных заболачивающихся участках акватории с илистыми грунтами. Чаше субдоминант. . Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности. По А.Р. Гринталь (1996) голарктический бореальный вид

***Myriophyllum spicatum* L.** Встречается в заболачивающихся заливах с илистыми и илесто-торфянистыми грунтами. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности. Ареал голарктический. Остатки известны из отложений постплиоцена (второе межледниковье) Смоленской области.

***Myriophyllum verticillatum* L.** В стоячих и медленно текущих водах. Ареал голарктический.

В северо-западных районах Русской равнины (Ленинградская область, Карелия и прилегающие районы) встречается *M. alterniflorum* DC., связанным с олигомезотрофными водоемами.

Hippuridaceae Link

Монотипное семейство с 6 видами, обитающими в устьях рек и приморских водоемах внетропических областей Северного полушария и Австралии.

Hippuris L.

***Hippuris vulgaris* L.** Встречается в прибрежьях водоемов, преимущественно заболачивающихся участках с илистыми и илесто-торфянистыми грунтами на глубинах до 30–40 см. Активный вид, иногда дающий вспышки численности. Ареал в основе циркумбореальный, позднее расширенный. Остатки известны из отложений постплиоцена (Дробов, 1908).

Apiaceae Lindl.

Насчитывает около 3 тыс. видов, относящихся 300 родам. Наибольшее распространение в умеренных и субтропических областях Северного полушария. Основная линия экологической эволюции мезоксерофильная. Гигрофилия выражена слабо.

Во флоре Европейской России 5 родов и примерно 6–7 видов, связанных с прибрежно-водными экотопами, Средней Европы – 11 родов и 26 видов. Большее разнообразие последних достигается за счет гидрофильных

представителей родов *Cicuta* L., *Oenanthe* L., *Peucedanum* L., *Sium* L. Остатки зонтичных идентифицируются с олигоцена, часто в четвертичных отложениях.

#### *Cicuta* L.

От 10 до 20 видов в умеренном поясе Северного полушария (большая часть в Северной Америке).

***Cicuta virosa* L.** Обычный компонент заболачивающихся побережий с глубокими заиленными грунтами, на сплавинах. Экогенетически связан с мочажинами. Евразийский вид на голарктической основе.

#### *Oenanthe* L.

***Oenanthe aquatica* (L.) Poir.** На заболоченных участках с глубинами до 0,5 - 1 м с глубокими илами, иногда на трясине и сырых илах после спада воды. Евразийский вид с отдаленными субдревнесредиземноморскими связями.

#### Menyanthaceae Dumort.

Семейство включает в себя 6 родов, распространенных преимущественно в тропиках Южного полушария. Преобладающая линия развития семейства гидрофильная. В структуре гидрофитона европейской России и Средней Европы 2 рода с 2 видами. В центре Русской равнины 1 вид.

#### *Menyanthes* L.

Монотипный род. В миоцен-плиоцене видимо был представлен большим разнообразием форм. Исходная анцестральная форма рассматриваемого вида, несомненно, связана с субтропической, или даже тропической флорой. Отмечен в миоценовой флоре р. Иртыш.

***Menyanthes trifoliata* L.** Активный сплавинообразователь, часто также на болотах. Ареал циркумбореальный.

#### Scrophulariaceae Juss.

Около 200 родов и 3000 видов, широко распространенных в обоих полушариях, главным образом в умеренных широтах. Большинство видов встречается в тропиках и субтропиках. В основном мезоксерофильное семейство со слабо выраженной гигрофилией.

#### *Limosella* L.

Насчитывает 15 видов, распространенных по всей земле. В центре Русской равнины 1 вид.

***Limosella aquatica* L.** В прибрежьях рек и ручьев, на влажных песках, по аридали водохранилищ. Ареал почти космополитный.

#### *Veronica* L.

Включает около 200 видов, распространенных в обоих полушариях. Наибольшее разнообразие отмечается в Средиземноморье. Род в основном мезоксерофильный. Гигрофильных видов немного.

***Veronica anagallis-aquatica* L.** В проточных водоемах, на сильно обводненных болотах. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, с которым, очевидно, связан преемственно. Евразийский древнесредиземноморский вид на голарктической основе.

***Veronica beccabunga* L.** По берегам водоемов, на сильно обводненных болотах. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами. Ареал голарктико-древнесредиземноморский

#### Lentibulariaceae Rich.

Специализированное семейство, включающее 5 родов и до 300 видов. Центр развития расположен в тропической Америке. Семейство с ясно выраженной гигрогидрофилией.

#### Utricularia L.

Включает до 250 видов преимущественно в тропических и субтропических районах.

***Utricularia australis* R. Br.** В стоячих или медленно текущих водах. Ареал австралийско-евроатлантический, разорванный.

***Utricularia intermedia* Hayne.** Редкое растение, приуроченное к заболоченным участкам водоемов. Ареал циркумбореальный.

***Utricularia minor* L.** В стоячих водах, канавах, на низинных болотах, прибрежных топиях. Редкое растение. Ареал голарктико-циркумбореальный.

***Utricularia vulgaris* L.** Обычный вид в мочажинах на приозерных торфяниках, заболоченных участках озер со стоячими водами и глубокими илистыми и илисто-торфянистыми грунтами, где иногда обильно разрастается. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

#### Callitrichaceae Link

Включает 1 род с 25 видами. Полностью гидрофильное семейство, представители которого распространены везде, кроме Африки.

#### Callitriche L.

***Callitriche cophocarpa* Sendtner.** Характерен для прибрежных участков, подпитываемых грунтовыми выклинивающимися водами, на неглубоких местах с песчаными и илисто-песчаными грунтами. Ареал европейский.

***Callitriche palustris* L.** Встречается в аналогичных условиях, что и предыдущий вид, реже - на обнаженных сырых лугах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

***Callitriche hermaphroditica* L.** В неглубоких хорошо прогреваемых водах с илистыми и илисто-песчаными грунтами. Редкий вид. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

Lobeliaceae Juss.

Насчитывается 29 родов и около 1100 видов преимущественно в тропиках, субтропиках и в умеренном поясе Южного полушария.

*Lobelia* L.

Включает до 380 видов, наиболее многочисленных в тропиках.

***Lobelia dortmanna* L.** Отмечался прежними исследователями на озерах Белое, Черное, (северо-западный район Валдайской возвышенности) и оз. Селигер, а также на озерах Бельское, Сабро, Сиг, Трояхское Тверской области (по сборам А.С. Сорокина, О.А. Проховой, 1985 [MNA]). Обнаружен нами в оз. Зашегорье Валдайского района Новгородской области летом 2003 г. Вполне возможны находки популяций и на других озерах. По габитусу, валдайские образцы значительно уступают карельским. Редкий исчезающий вид. Граница распространения проходит по северо-западу центра Русской равнины (по Валдайской возвышенности). Ареал циркуматлантический, в Европейской России сокращающийся вследствие антропогенных воздействий.

Asteraceae Dum.

Насчитывает более 1000 родов, включающих до 25000 видов распространенных во всех ботанико-географических областях. Наиболее высокоорганизованные представители высших растений, но положение их в общей системе довольно изолировано, так как связи с другими таксонами недостаточно ясны. Основная линия развития мезофильная. Гидрофильная линия развития выражена слабо.

*Bidens* L.

Свыше 200 видов, распространенных по всем континентам, с наибольшим разнообразием в Америке.

***Bidens cernua* L.** Встречается по берегам водоемов, на сырых евтрофных песках и илах. Отмечено несколько форм (var. *radiata* Ledb., var. *minima* Lej). Часто встречаются растения без язычковых цветков - var. *discoidea* Ledb. С.Л. Мосякин (1988) считает, что *B. cernua* var. *radiata* Ledb. представляет *B. cernua* s. str., но не *B. radiata* Thuill. Циркумбореальный вид.

***Bidens radiata* Thuill.** Встречается по берегам водоемов, в пересыхающих лужах, на сырых евтрофных песках и илах. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Существует предположение, что этот вид представляет гибрид *B. tripartita* X *B. cernua* (Васильченко, 1959). Однако некоторые авторы это мнение не разделяют. Тем



не менее, если допустить возможность гибридного происхождения *B. radiata* в прошлом, то сейчас он представляет вполне сформировавшийся отдельный вид (Мосякин, 1988).

***Bidens tripartita* L.** Встречается по берегам естественных и искусственных водоемов. Имеются следующие разновидности: var. *typica* G. B., var. *integra* C. Koch, var. *pumila* Roth. Вид с условно биполярным ареалом, нарушенным последующими расселениями.

#### Butomaceae (L.) C. Rich.

Олиготипное семейство, представленное воздушно-водными формами с единственным родом. Самое примитивное семейство порядка Alismales.

#### *Butomus* L.

Известен из четвертичных отложений Воронежской области и Западной Сибири.

***Butomus umbellatus* L.** На мелководьях, в прибрежьях рек и озер, в медленно текущих водах. Представляет модернизированную форму *B. junceus* Turcz. от которого произошел на границе плиоцена-плейстоцена. Ареал евразийский, имеющий локальные дизъюнкции, по-видимому, на древнесредиземноморской основе.

#### Alismataceae Vent.

Сравнительно небольшое по численности семейство, представленное, в основном, воздушно-водными формами. Включает 13 родов и около 90 видов распространенных в умеренно теплых тропических областях Голарктики. Немногие виды в Южной Америке. Во флоре европейской России 4 рода и 10 видов, Средней Европы – 6 родов с 16 видами.

#### *Alisma* L.

11 видов этого рода распространены преимущественно во внетропических странах северного полушария, немногие - в тропиках Юго-Восточной Африки и Центральной Америки. Известен из миоцена и четвертичных отложений Воронежской области и Западной Сибири (Нейбург, 1927, 1928; Криштофович, 1957). Флорогенетически связан с арктотретичной флорой. Его представители входили в состав высокотравных группировок заболоченных долинных лесов, где на открытых местах могли образовывать самостоятельную синузию. К изменившимся природным условиям в конце плиоцен-плейстоцена наиболее адаптировались формы открытых местообитаний, которые в дальнейшем широко расселились в Северном полушарии.

***Alisma gramineum* Lej.** В прибрежьях рек на иловатых грунтах. Интенсивно расселяется по водохранилищам Волги. На глубинах более 0.5 м

образует глубоководную форму с лентовидными листьями – f. *angustifolium*. Ареал голарктический.

***Alisma lanceolatum* With.** На мелководьях, обсыхающих побережьях водоемов, заболоченных лугах. Ареал евразийско-древнесредиземноморский, сокращающийся.

***Alisma plantago-aquatica* L.** Часто на сырых и влажных местах в полосе разлива, неглубоких остаточных водоемах. Экогенетически связан с мочажинами. Ареал голарктический на европейско-древнесредиземноморской основе.

#### *Sagittaria* L.

Включает до 20 видов, распространенных преимущественно в Голарктике. Евразийский на палеотропической основе. В стоячих и медленно текущих водах, в озерах и старицах. Был обильно представлен в плиоцене в северной половине Восточной Европы.

***Sagittaria sagittifolia* L.** Обычный вид. Часто растет в неглубокой воде (до 50–60 см) преимущественно на илистых грунтах. Разрастается на нарушенных экотопах. Ареал евразийский, очевидно на западно-древнесредиземноморской основе.

#### Hydrocharitaceae Juss.

Единственное семейство порядка Hydrocharitales, полностью гидрофильное, включающее 16 родов и около 100 видов, распространенных в пресных и морских водах тропического и умеренного поясов. Роды *Hydrocharis*, *Stratiotes*, связанные, очевидно, с аркто-третичной флорой, в миоцен-плиоцене, несомненно, были представлены большим количеством форм. Бореализация и континентализация климата в высоких широтах привели к обеднению видового состава. В составе флоры Европейской России 4 рода и 4 вида, Средней Европы – 9 родов и около 20 видов, включая заносные.

#### *Elodea* Michx.

Включает до 10 видов, распространенных преимущественно в субтропических и умеренных областях Северной Америки.

***Elodea canadensis* Michx.** В реках, озерах, водохранилищах. Ареал исходно североамериканский, впоследствии расширенный. Во флоре изученной территории представляет адвентивное включение. Вид самый микротермный в роде. По-видимому, в пределах евразийской России, имея в виду высокобореальные районы, находится на границе экологического ареала.

#### *Hydrocharis* L.

Насчитывает 6 видов, распространенных в тропических и умеренных областях Евразии.

***Hydrocharis morsus-ranae* L.** Преимущественно в северо-западных заболачивающихся неглубоких участках озер с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами, где образует небольшие плавающие пятна или куртинки. На других экотопах иногда встречается под защитой тростника, камыша озерного. Вообще предпочитает заболачивающиеся и заболоченные воды. Ареал евразийский. Ископаемые остатки известны из отложений постплиоцена.

**Stratiotes L.**

Монотипный род с распространением в умеренных областях Евразии.

***Stratiotes aloides* L.** Часто растет вместе с предыдущим видом, обычно формируя маловидовые ценозы. Предпочитает прозрачные эвтрофные воды с илистыми и торфянистыми грунтами. Ареал евразийский на древнесредиземноморской основе. Ископаемый *S. tuberculatus* известен из сармата южного Буга и Тилигуля Украины, миоцена Западной Сибири.

**Potamogetonaceae Dumort.**

Полностью гидрофильное специализированное семейство, связанное с пресноводным флористическим комплексом. Включает 2 рода.

**Potamogeton L.**

Занимает центральное положение в структуре гидрофильной флоры. Это многолетние травы с ползучим корневищем. В составе мировой флоры род насчитывает около 100 видов, распространенных в пресных водоемах обоих полушарий, но главным образом в областях с умеренным климатом. Можно предположить, что именно с последним он связан ареагенетически. Об этом пишет П.И. Дорофеев: "... может быть в прошлом род *Potamogeton* был распространен только в умеренной зоне и развивался где-нибудь в средних широтах Европы, Сибири и Северной Америки, где сформировался в раннем палеогене или даже в мелу" (1986: 13). На это же указывают не очень крупные листовые пластинки, особенно у представителей секции *Graminifolii* Fries, подрода *Coleogeton* Reichenb. Вообще, широкие листовые пластинки – признак, указывающий на микротермную природу, хотя какая-то часть видов ареагенетически связана с тропическими и околотропическими районами, где они занимали экониши крупнолистного воднотравья и экотопы постоянно текущих вод. В центре Русской равнины род представлен в основном широкоареальными видами. Род *Potamogeton* для исторических реконструкций из-за недостаточной систематической изученности во многом остается "вещью в себе". Однако работа палеокарполога П.И. Дорофеева (1986) дала ряд интереснейших результатов, указывающих на существование длительного периода возникновения из каких-то проблематичных предковых форм. "И очень вероятно, – пишет автор, – что истоки рода уходят в далекий мезозой, где *Potamogeton* или ис-

ходные для него формы были очень редкими и не очень разнообразными растениями” (Дорофеев, 1986:14). Наиболее древние находки эндокарпиев *Potamogeton* описаны из верхнего эоцена. Формы, близкие к рдестам, известны еще с верхнего мела. По-видимому, они были связаны с временными или постоянными мочажинами или даже с сырыми почво-грунтами. Первичные формы рдестов представляли собой амфибийные растения (Кузьмичев, 1992). Современные рдесты почти все молодые - плиоценовые или даже позднеплиоценово-раннеплейстоценовые. Можно предположить, что оптимальные условия для видообразования могли быть в четвертичный период, но по каким-то причинам остались нереализованными. На это указывает систематическое однообразие рдестов почти всей Восточной Европы.

***Potamogeton alpinus* Balb.** Часто встречается в реках, реже в озерах, преимущественно на участках с заметным течением с песчаными и илисто-песчаными грунтами на глубинах до 0.8–1.0 м по всей территории. Доминант, субдоминант. Экогенетически, очевидно, реофильный вид, экологически и морфологически пластичный, выдерживающий кратковременное пересыхание. Близкие ископаемые виды появляются в конце плиоцена (то же относится к *P. crispus*, *P. pusillus*, *P. rutilus*, *P. frisii*).

Ареалогенетически связан с областями краевых материковых оледенений, где в период отступления ледников имел экологический и ценотический оптимум. Во всяком случае, виды этого родства максимум разнообразия показывали в конце плиоцена и межледниковьях раннего плейстоцена (Дорофеев, 1986). На Дальнем Востоке замещается *P. tenuifolius* Rafin. Сходные растения отмечались в Финляндии. Ареал в основе арктическо-циркумбореальный, осложненный последующими плейстоценовыми иррадиациями.

***Potamogeton gramineus* L.** Приурочен к неглубоким (до 40–60 см) участкам водоемов, преимущественно с заиленными грунтами. Встречается также в солоноватых водах. Пожалуй, самый полиморфный из рдестов, отличающийся разнообразием форм и разновидностей. Отмечены: f. *lacustris* Fries, f. *stagnalis* Fries, f. *amphibius* Fries, f. *riparius* Fries, f. *terrestris* Fries, (гибридизирует с *P. natans*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*). Индифферентный по отношению к фактору океаничности-континентальности. Ареал голарктическо-древнесредиземноморский.

***Potamogeton lucens* L.** Встречается в эвтрофных водоемах на разных глубинах и грунтах, чаще песчаных и илисто-песчаных. Переносит временное понижение уровня. Отмечены f. *caudatus*, f. *corniculatus*, f. *cornutus*, f. *macrophyllus*, f. *ovalis*, f. *rotundifolius*, f. *vulgaris*. Доминант и субдоминант. Близким ископаемым является *P. tanaiticus*, распространенный в среднем плиоцене Ростовской области и Башкирии. *P. lucens* был представлен в плиоцене и плейстоцене с группой близких видов. Становление этих групп происходило в плейстоцене, характеризовавшемся большим развитием аквальных ландшафтов, что и стимулировало видообразова-

тельные процессы гидрофильной флоры. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности. Ареал евразийский на древнесредиземноморской основе.

***Potamogeton natans* L.** На участках с малоподвижными водами с илистыми и торфянистыми грунтами. Доминирует в дистрофных водоемах. Ареал плейстоценовый. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

Предковые формы встречались в миоцене и очевидно отличались большим систематическим и экологическим разнообразием. Отголоском последнего является экологическая разнокачественность *P. natans*. Как отмечает П.И. Дорофеев (1986), группа *P. natans* отличалась усиленным видообразованием. Каким-то образом этот вид связан с *P. planus* Nikit. и *P. stylatus* Dorof. Близкие ископаемые *P. elegans* Negru, *P. austroeuropaeus* Negru, *P. bessarabicus* Negru по П.И. Дорофееву между собой различаются слабо, но все тяготеют к современному *P. natans*. Так же в верхнем миоцене встречался *P. natanellus* Dorof., в общем близкий к *P. natans*.

Отмечены формы: f. *amphibius* Fries, f. *prolixus* Koch, f. *terrestris*. Гибридизирует с *P. gramineus*, и *P. lucens*.

***Potamogeton nodosus* Poir.** В реках и на проточных участках. Типичный реофит. Приурочен к глубинам, достигающим 1.5 м с илистыми и илисто-песчаными грунтами. Ареал голарктический на древнесредиземноморской основе. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Potamogeton perfoliatus* L.** Активный вид. В водоемах разных типов. Ареал плейстоценовый. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Potamogeton praelongus* Wulf.** Обитает на глубинах 1.5–1.8 м с разными грунтами, чаще илистыми. Реофит. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности. По-видимому, современный *P. praelongus* представлен несколькими географическими расами и П.И. Дорофеев (1986) предполагает, что этот вид является сборным. По крайней мере, европейские экземпляры отличаются более крупными и широкими эндокарпами, чем дальневосточные. По П.И. Дорофееву (1986) *P. praelongus* связан с группой видов родства *P. planus*, распространенных в плейцене Русской равнины. Впрочем связи с этой группой довольно далекие. К современному виду очень близок *P. praelongatus* из Тамбовской области и Белоруссии.

В литературе (Паутова и др., 1987) для оз. Селигер приводятся внутрисекционные гибриды *P. x sparganiiifolius* Laest. ex Fries (*P. gramineus* L. x *P. natans* L.), *P. x zizii* Mert. et Koch (*P. gramineus* L. x *P. natans*), *P. x nitens* Web. (*P. gramineus* x *P. perfoliatus* L.). Их также приводит А.А. Мязец (1979) для Восточной Европы.

***Potamogeton berchtoldii* Fieb.** Полиморфный вид. Растет в заболачивающихся заливах на глубинах до 1.5–1.8 м с мощными илистыми грунтами. Эвриокеанический вид. Ареал плюрирегиональный.

***Potamogeton compressus* L.** Обычный вид, приуроченный к заболачивающимся водам. Отдельные популяции связаны с подвижными водами вблизи открытых берегов. Ареал евразийский на древнесредиземноморской основе. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Potamogeton friesii* Rupr.** В заболачивающихся заливах, иногда под защитой высокотравья на глубинах 0.6–0.9 м на экотопах с илистыми грунтами. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности вид.

***Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch.** На глубинах 0.4–1.0 м на участках преимущественно с подвижными водами и пионерными экотопами. Граница экологического оптимума, по-видимому, проходит по северо-западным районам центра Русской равнины (Валдайская возвышенность). Очевидно, ледниковый реликт (Sculthorpe, 1967). Ареал голарктический на бореальной основе. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Potamogeton pusillus* L.** Редкий рдест, больше приуроченный к заболачивающимся участкам водоемов с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. Отдельные популяции отмечены на открытых волнобойных местах. Изменчивый вид с неясной таксономией. Ареал голарктический на древнесредиземноморской основе. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Potamogeton rutilus* Wolfg.** В тихих, защищенных от ветра и волнения участках с глубинами до 1 м и преимущественно песчаными грунтами. Ареал европейский, сдвинутый в океанические районы.

***Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht.** В экотопах с песчаными грунтами. Ареал евразийский, исходно, по-видимому, европейский. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Potamogeton crispus* L.** Озера, реки, пруды, изредка солончатоводные экотопы. Больше характерен для водоемов, подверженных антропогенному воздействию, в частности, используемых для рыбозаведения. Ареал голарктико-палеотропический, расширенный. Занесен в Северную Америку, Австралию, Африку.

***Potamogeton filiformis* Pers.** Озера, реки, слабо солончатые водоемы с песчаными или илисто-песчаными грунтами. В Восточной Европе имеет прерывистый ареал, встречаясь в водоемах лагунного типа вдоль побережья Балтийского моря, и других морей, в озерах или других стоячих водоемах северо-запада, являющихся, как правило, остатками морских трансгрессий четвертичного времени. (Колесникова, 1964).

Гибридизирует: *P. filiformis* x *P. pectinatus* (= *P. x suecicus* K. Richt.).  
Ареал в целом голарктический.

***Potamogeton pectinatus* L.** Широкораспространенный вид, приуроченный к широкому спектру экотопов от прибойной литорали до стоячих заболоченных вод. Основываясь на палеокарпологическом материале, А.Г. Негру (1968) указывает на большую вариабельность ископаемых форм в сравнении с современными. В плейстоцене началась дифференциация на подвиды, которые можно рассматривать как самостоятельные виды. Ареал почти плюризональный, с дизъюнкциями.

***Potamogeton acutifolius* Link.** Растет в стоячих и слабо проточных водоемах. Ареал среднеевропейский расширенный.

#### Zannichelliaceae Dum.

Малочисленное специфическое по экологии семейство, включающее 3 рода и около 15 видов, распространенных в обоих полушариях. Во флоре европейской России представлено 5 видами, Средней Европы – 2. Почти все они приурочены к водоемам с высокой концентрацией солей.

#### Zannichellia L.

Около 10 видов пресных и солоноватых водоемов.

***Zannichellia palustris* L.** В водоемах разных типов. Приводится Л.А. Ивановым (1901) для Бологовского озера Тверской области. В настоящее время вид активно расселяется в водоемах Европейской России (Лисицына, 1977). Очень полиморфный вид, распространение которого точно не установлено. Возможно, что является гибридогенным: *Z. polycarpa* Nolte ex Reichenb. x *Z. pedunculata* Reichenb. или *Z. polycarpa* x *Z. major* Boenn. ex Reichenb. (Цвелев, 1979). Ареал гомарктико-палеотропический. Ископаемые остатки известны из отложений постплиоцена.

***Zannichellia polycarpa* Nolte ex Reichenb.** В пресных и слабосоленых водоемах. Евразийский бореальный вид.

#### Najadaceae Juss.

Палеоботаническая история семейства дана П.И. Дорофеевым (1973), обратившим внимание на сравнительно короткую историю развития, которая начинается с миоцена. По его мнению более ранние находки основаны на недостаточном материале или ошибочны. Где и когда возникла эта группа – не известно. Однако, четкая дифференциация на 2 рода в миоцене говорит о гораздо более раннем происхождении. Можно предположить, что в слоях ниже миоценовых растения эти занимали очень скромное место. Возникли они в низких или в высоких широтах – проблематично. Мы все же склонны полагать, что *Najas* тропического происхождения, род *Caulinia* появился в высоких широтах (он более мезотермный, чем макротермные наяды). Относительно большая роль Najadaceae в составе миоценовой гидрофильной флоры связана с густотой озерно-речной сети. Прежде всего – высокой обводненностью. Последний всплеск развития наядовых связан с плейстоценом. Тающие ледники создавали обшир-

ную зону жизни для этой группы растений, но прерывалась во время оледенений или трансгрессий. Нынешние Najadaceae в Восточной Европе носят реликтовый характер. Современные природные условия не соответствуют той среде, с которой они экогенетически связаны. Исключение составляют лишь немногие виды, обитающие в слабосоленых водах морей и сильно минерализованных континентальных водоемов.

#### Caulinia Willd.

Включает около 45 видов, большинство из которых связано с субтропиками северного и южного полушарий. На нашей территории 3 вида.

**Caulinia flexilis Willd.** Вид теплоумеренный, приуроченный к пресным водам, в отличие от следующих двух, обитающих и в пресных и слабосоленых водоемах. Редкий исчезающий реликтовый вид. Ареал голарктический.

**Caulinia minor (All.) Coss. et Germ.** В пресных и слабосоленых водах. Ареал разорванный евразийско-древнесредиземноморский.

**Caulinia tenuissima (A. Br. ex Magnus) Tzvel.** В приморских лагунах и озерах. Приводится для остаточных (ледниковых) озер Валдайской возвышенности. Редчайший вид. Ареал евразийский с обширными лагунами, сокращающийся (Колесникова, 1965). Четвертичный реликт (Горлова, 1960). В период атлантического оптимума голоцена был распространен шире, включая Сибирь.

#### Najas L.

Включает несколько 4–5 близкородственных видов, распространенных в обоих полушариях. Представители рода по П.И. Дорофееву (1973) появились в конце миоцена в Западной Сибири, Причерноморье. Ископаемые формы дифференцированы на предковые группы, намечающие линии развития - *N. marina* L., приуроченной к территориям, связанным с морскими бассейнами или засоленными водоемами в засушливых районах, и *N. major* All., более характерный для областей лесных, удаленных от морских побережий.

**Najas major All.** В пресных водоемах, включая слабо солоноватые. Ареал голарктико-палеотропический.

#### Сyperaceae Juss.

Семейство включает 95 родов и около 4000 видов. Обширное семейство, в котором четко выражены все экологические линии развития. Самое большое “проявляющее” семейство гигрофильной флоры Голарктика. При этом соотношение количества видов, входящих в те или другие роды, для разных районов оказывается различным. Так, в субтропических районах возрастает количество видов *Bolboschenus*, *Scirpus*, *Schoenus* и других. Одновременно уменьшается количество видов рода *Carex*. В этом смысле Cyperaceae представляет собой своеобразный объект для ботанико-



географических наблюдений, где происходит более или менее равномерное замещение видов одних родов другими в пределах одного семейства. Гидрофильная флора европейской России включает 8 родов и до 35–40 видов, Средней Европы – 13 родов и около 80 видов.

**Bolboschoenus (Aschers.) Palla**

Включает до 10 видов, распространенных в теплоумеренных областях обоих полушарий. Род древний, угасающий, где видообразовательные процессы выражены слабо.

***Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla.** Растет на засоленных иловато-песчаных грунтах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

**Cladium R.Br.**

Включает 4–5 видов с подвидами, распространенных в умеренных субтропических и тропических областях. Род экогенетически связан с литоралями Тетиса. Проникновение и расселение во внутриконтинентальные районы связано с наличием особых экологических условий, адекватных или близких приморским гидроэкотопам. В Восточной Европе 2 вида. Из третичных флор Евразии известно свыше 10 видов. В Западной Европе представители рода встречаются с эоцена, в России – с олигоцена.

***Cladium mariscus* (L.) Pohl.** Приурочен к сильно минерализованным участкам болотных массивов. Очень редкий вид. Ареал западно-древнесредиземноморский эвокеанический.

Кроме типового подвида *Cladium mariscus* subsp. *mariscus* отмечен *Cladium mariscus* subsp. *martii* (Roem. et Schult.) Egor. (Краснова, 2001).

**Eleocharis R. Br.**

Включает до 200 видов, распространенных в обоих полушариях. Основная экологическая линия развития - гигрофильная. Род палеотропический. Формирование и систематическая дифференциация связаны с литоралями палеоген-неогеновой гидрографической сети. Каждый раз очередная перестройка последней сопровождалась вспышкой видообразовательных процессов. Можно полагать, что палеоген-неогеновые формы отличались высокорослостью. Низкорослые появились в плиоцен-плейстоцене. Однако какая-то часть форм в областях с аридными или близкими к ним условиями исходно представляли невысокие растения, на гигрофильную природу которых накладывались черты ксерофилии.

***Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult.** Обычно на отмелях, в неглубокой воде, преимущественно на песчаных и илисто-песчаных грунтах. Ареал евразийско-североамериканский на голарктико-древнесредиземноморской основе, вторичный, сокращающийся.

***Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.** Часто встречается на мелководьях. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

#### Scirpus L.

Насчитывается до 300 видов, распространенных в обоих полушариях, но преимущественно в Голарктике. Происхождение рода связано с морскими и речными литоралями Древнего Средиземноморья. Аридизация климата и редукция Тетиса обусловили развитие некоторых черт ксерофиллии (например, наличие воскового налета на листьях) и появление однолетников. Водная среда способствовала консервации ряда архаичных признаков. Остатки известны из отложений плиоцена.

***Scirpus lacustris* L.** Самый распространенный камыш. Активный вид, часто формирующий мощные высокие заросли. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе.

***Scirpus tabernaemontani* C. Gmel.** Малоактивный вид, приуроченный к солончатоводным экотопам. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

#### Carex L.

Самый большой в семействе. Включает около 1500 видов, распространенных преимущественно в умеренных и холодных областях обоих полушарий. В ходе экологической эволюции виды адаптировались к широкому спектру факторов среды и ценотической обстановки. Гидрофильная линия развития выражена слабо.

***Carex acuta* L.** Широко распространен на заболоченных побережьях, сырых приозерных лугах, в верхней полосе разливов. Активный вид, ценообразователь. Ареал евразийский бореальный. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Carex aquatilis* Wahl.** Экологически замещающий предыдущий вид, на несколько более глубоких местах чем *C. acuta*. В побережьях водоемов. Ареал циркумбореальный, сдвинутый по сравнению с *C. acuta* в более широкие широты.

#### Роaceae Barnh.

Семейство, в котором выражены все экологические линии развития – от гидрофильной до ультраксерофильной. Содержит до 700 родов и около 10000 видов, распространенных во всех ботанико-географических областях. Отпечатки листьев, сходных с листьями современных тростников и бамбуков встречаются уже в верхнемеловых ископаемых флорах. Ни один из современных порядков не может быть признан за предковый. Быстрыми темпами происходила начальная эволюция исходных форм со временем образовавших гидрофильную трибу рисовых (*Oryzaceae*), которая достигла своего расцвета еще в начале палеогена. Немногими палеогеновыми реликтами представлена в настоящее время относительно гидрофильная триба злаков - тростниковые (*Arundineae*), один из видов которой - *Phragmites australis* - принадлежит к числу древнейших из современных злаков. По мнению А.Л. Тахтаджяна (1966) злаки произошли от каких-то вымерших *Flagellariaceae* порядка *Restionales*.

В составе гидрофильной флоры европейской России 6 родов и около 20 видов; Средней Европы 18 родов и около 45 видов.

*Catabrosa* Beauv.

Монотипный род.

***Catabrosa aquatica* (L.) Beauv.** Вдоль сырых прибрежий ручьев и малых рек. Экогенетически связан с мочажинами. Входит в древнее ядро гидрофильного высокотравья, с которым через исходный палеокомплекс связан преемственно. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Отмечена var. *uniflora* Gray.

*Glyceria* R. Br.

Включает до 50 гидрофильных видов, распространенных в умеренно теплых и околотропических областях обоих полушарий. Род в составе гидрофильной флоры, судя по распространению и систематическим связям видов, древний. Экогенетически исходные палеогеновые формы были связаны с прибрежно-водными экотопами гидрографической сети субтропических областей. Дальнейшая эволюция определялась несколькими факторами, из которых, на наш взгляд, решающими были аридизация климата в южных областях и континентализация в северных, перестройка гидрографической сети в связи с редукцией Тетиса. Это привело к расчленению видов на ряд близкородственных, сокращению и разрывам ареалов, ассимиляции видов ранее нехарактерными комплексами лесной растительности. Все это совершалось при сохранении существующих экогенетических связей, консервации которых способствовала водная среда. Наибольший ареал среди рассмотренных видов имеет *G. maxima*, относящийся к секции *Hydroproa*. Несмотря на бореализированные черты, которые этот вид приобрел в плиоцен-плейстоцене, к нынешним физико-географическим условиям он адаптирован слабо. Вид, безусловно, древний, на что указывает внутривидовая дифференциация и неодинаковый набор хромосом на протяжении ареала. Близкий вид, относящийся к этой же секции, *G. arundinacea*, имеет ареал, вытянутый в широтном направлении и замещает предыдущий. Несколько иная картина наблюдается у остальных видов, которые относятся к секции *Glyceria*. Они имеют субсредиземноморские и даже древнесредиземноморские связи. По сравнению с видами секции *Hydroproa*, они обладают более высокой жизненной стратегией, что более характерно для *G. nemoralis*.

***Glyceria fluitans* (L.) R. Br.** Растет по влажным берегам водоемов. Ареал европейско-древнесредиземноморский, расширяющийся. Занесен в северную Африку (Марокко), Австралию и Южную Америку. Гибридизирует с *G. plicata* образуя стерильный гибрид *G. x pedicellata* Towns.

***Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.** Довольно обычно на обводненных прибрежьях на глубине до 0.5–0.6 м. Растет куртинами или в примеси в сообществах высокотравья. Ареал в основе европейский, впоследствии

расширенный до палеарктического. В Северной Америке замещается местным близкородственным видом *G. grandis* S. Wats, Китае и Японии – *G. leptolepis* Ohwi.

#### Leersia Sw.

Около 20 видов распространенных в основном в тропиках и субтропиках и умеренно теплых районах обоих полушарий.

***Leersia oryzoides* (L.) Sw.** Встречается на эвтрофных болотах. Ареал голарктико- древнесредиземноморский. Вид с четкими тропическими связями.

#### Phragmites Adans

Включает 5 видов, распространенных преимущественно в тропических районах. В отложениях плиоцена встречаются остатки *Phragmites* sp.

***Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.** Очень активный вид. Формирует мощные моноценозы. Доходит до глубины 1.5–1.7 м. Растет на разных грунтах. Ареал почти плурирегиональный. Индифферентен по отношению к океаничности-континентальности. Элемент древнего реликтового ядра гидрофильного высокотравья.

#### Scolochloa Link

Монотипный род.

***Scolochloa festuacea* (Willd.) Link.** Растет в прибрежьях, преимущественно на илистых и илисто-песчаных грунтах на глубине до 2 м. Ценозообразователь. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, с большими дизъюнкциями и многочисленными локалитетами. Элемент древнего автохтонного ядра гидрофильного высокотравья, с которым преемственно связан через исходный палеокомплекс. Экогенетически мочажинный вид.

#### Zizania L.

Включает 3 вида.

***Zizania aquatica* L.** Прибрежья водоемов. Интродуцент. Исходный ареал юго-восток Канады, восток США.

***Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.** Берега водоемов. Интродуцент. Исходный ареал Восточная Сибирь (бассейн р. Амур), юг Дальнего Востока, Япония, Китай.

#### Araceae Juss.

Включает около 115 родов и до 2000 видов, в основном в тропиках и субтропиках. Своеобразная по морфологии и экологии систематическая группа. Частично гидрофильное семейство, в основном приуроченное к тропической зоне. Центр развития расположен в Азии (Быков, 1948). В составе обсуждаемой флоры – 2 вида, Средней Европы – 3, относящиеся к 3 родам.

#### Acorus L.

Включает 2 вида, произрастающих в реках, прудах и болотах Голарктики.

***Acorus calamus* L.** Растет в стоячих водах на илистых грунтах, по берегам рек, стариц, озер, прудов, на заболоченных участках в долинах рек. Имеет дизъюнктивный ареал с европейским и азиатским участками. Довольно широко встречается в южных районах. По территории проходит северная граница распространения. Восточноазиатский вид, занесенный в Европу, очевидно, в XII–XIII в. в. татаро-монголами. Историческое расселение растений, как отмечали М.Г. Попов, М.В. Клоков, повторяло пути миграций этносов.

#### Calla L.

Известен преимущественно из отложений четвертичного периода.

***Calla palustris* L.** Часто по окраинам заболачивающихся озер, на сплавинах, по элементам болотно-гидрографической микросети. В центре Русской равнины находится в экологическом и ценотическом оптимуме. Субдоминант. Ареал голарктический. Ископаемые остатки известны из отложений постплиоцена.

#### Lemnaceae S. F. Gray

6 родов и 28 видов с космополитным распространением. Полностью гидрофильное семейство, представленное во флоре Европейской России 3 родами и 5 видами. Эти же роды с несколько большим числом видов представлены и в Средней Европе.

Едва ли не самое загадочное семейство в мировой гидрофильной флоре. Еще А.Л. Тахтаджян (1966) связывал его происхождение с результатом далеко зашедшей адаптации к водной среде, характеризующейся крайней степенью дегенерации, сопровождавшейся потерей большинства признаков цветковых. Вообще филогения Lemnaceae давно обсуждается. Решению этого вопроса много посвятили А. Энглер (1877), С.И. Ростовцев (1905), А. Арбер (1919), Б.М. Козо-Полянский (1940) и др. Б.М. Козо-Полянский не сомневается, что рясковые через Pistiaceae произошли от Araceae, т. е. от растений с типичными вегетативными органами. Однако это положение не подтверждается современными данными сравнительно-морфологического исследования ультратонкого строения оболочки пыльцевых зерен Lemnaceae и близких по скульптуре поверхности Araceae (*Pistia*, *Arisaema* и некоторых других) (Тарасевич, 1990). Напротив, палинологические данные свидетельствуют в поддержку точки зрения Е. Landolt (1986) о необходимости выделения Lemnaceae в самостоятельный порядок Lemnales. Наибольшее сходство ультраструктуры оболочки пыльцевых зерен обнаружено у *Limnocharis flava* (L.) Buchenau (Мейер, 1966) и

других видов сем. Limnocharitaceae (Limnocharitoideae) (Куприянова, 1948), распространенные в тропиках Америки.

Тем не менее, неясными остаются экологические факторы, обусловившие столь крайнюю степень редукции. Возможны самые разные гипотезы. Однако, самая распространенная, связанная с крайней степенью адаптации к водной среде вряд ли может быть приложима. Даже семейство Potamogetonaceae – самое пожалуй гидрофильное в мировой флоре и то сохранило многие черты морфологии покрытосемянных. Скорее всего, какие-то экстремальные условия, может быть даже планетарного порядка могли вызвать рядковых. Б.А. Быков (1948) предположил, что группа свободноплавающих растений происходит от эпифитов древних тропических лесов. Ископаемые остатки очень скудны и зафиксированы в третичных отложениях (Кавказ, Дон). Вполне возможно, что геологическая история началась гораздо раньше.

#### Lemna L.

15 видов распространены в континентальных водоемах всей земли.

**Lemna gibba L.** В евтрофных водоемах. Ареал почти космополитный. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности вид.

**Lemna minor L.** Часто в заболачивающихся участках озер и прудов, в других водоемах, преимущественно со стоячими или слабо подвижными водами. Ареал плюрирегиональный. Голарктико-палеотропический. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

**Lemna trisulca L.** В заболачивающихся прогреваемых водах с мощными илами или переотложенными торфами. Участвует в формировании "подводных лугов". Плюрирегиональный вид.

#### Spirodela Schleid.

**Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.** Обыкновенно вместе с двумя предыдущими видами чаще в небольшой примеси. Ареал плюрирегиональный. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

#### Sparganiaceae Rudolphi

20 видов распространены в умеренных широтах Голарктики, Австралии и Новой Зеландии. Небольшое почти полностью гидрофильное семейство, представленное во флоре Восточной Европы 8 видами. Во флоре Средней Европы насчитывается 7 видов. Sparganiaceae – более бореализованное семейство, чем Typhaceae и скорее представляет какие-то уклонившиеся формы последнего. Исходные формы были связаны с разными палеокомплексами, в которых происходил флороценогенетический отбор. Виды подрода Xanthosparganium показывают более широкую экологическую дифференциацию. По сравнению с рогозовыми, ежеголовнико-

вые, несмотря на палеогеновый возраст, еще не исчерпали возможностей морфологической и экологической дифференциации. Этим они отличаются от более древнего, но узко специализированного семейства Typhaceae.

#### Sparganium L.

Известен еще с верхнего мела (Гренландия). В олигоценых отложениях Западной Сибири обнаружены остатки *S. multiloculare*, в миоцене Западной Сибири и Нижнего Дона *S. noduliferum*. Последний сохранялся до плиоцена в Воронежской области. В четвертичных отложениях часто встречаются косточки современных видов.

***Sparganium erectum* L.** Встречается в неглубокой воде на илисто-песчаных грунтах. Обычно формирует смешанные травостои с воднотравьем. Отличается внутривидовой изменчивостью. Ареал евразийский на древнесредиземноморской основе. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Sparganium angustifolium* Michx.** В озерах и ручьях. Ареал евразийский бореальный с обширными дизъюнкциями.

***Sparganium emersum* Rehm.** В неглубокой воде, преимущественно на илисто-песчаных грунтах. Ценозообразователь. Ареал голарктический на древнесредиземноморской основе. Индифферентный по отношению к океаничности-континентальности.

***Sparganium glomeratum* Laest.** По болотам и берегам водоемов. Ареал голарктический бореальный.

***Sparganium gramineum* Georgi.** На глубинах до 1.5–1.9 м на песчаных или слегка заиленных грунтах. Ареал евразийский бореальный.

***Sparganium minimum* Wallr.** На заболачивающихся участках с поверхностным или грунтовым подтоплением, обводненных мочажинах. Редкий вид. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Остатки обнаружены в межледниковых отложениях постплиоцена.

Образует наземную форму при пересыхании и водяную при повышении уровня воды. Легко дает помеси с *S. emersum* и *S. angustifolium*.

#### Typhaceae Juss.

Полностью гидрофильное семейство, представленное единственным родом *Typha* L., ориентировочно насчитывающим 20–25 видов, распространенных в Северном и Южном полушариях. В составе нашей флоры 2 вида.

#### Typha L.

Род известен из третичных отложений (Криштофович, 1957). Имеет довольно четкие тропические корни. Предковые формы экогенетически были связаны с периодически заболачивающимися грунтами прибрежий пресноводных водоемов с разной степенью минерализации. Основные секции сформировались еще в палеогене. Тогда же произошла и экологиче-

ская экспансия рода, когда его представители освоили довольно широкий набор экониш по литорали пресноводных и солоноватоводных континентальных водоемов. Другие местообитания, такие как ручьи, временные водотоки в горах, вторичны, и обусловлены процессом экологической иррадиации вследствие развития физико-географической среды.

Секция *Bracteolatae* Graebn.

Наиболее архаичная и термофильная секция рода.

***Typha angustifolia* L.** Растет на глубинах до 1.0–1.2 м часто на илистых и илисто-песчаных грунтах. Ареал по А.Н. Красновой (1999) охватывает все районы Европы, почти весь Кавказ, Сибирь, Среднюю Азию, Дальний Восток (очевидно занесен). В распространении обращают внимание многочисленные дизъюнкции, которые можно объяснить послеледниковым расселением.

#### Секция *Typha*

Наиболее молодая в роде секция. Эволюционно возникла, очевидно, на границе между палеогеном и неогеном в связи с перестройкой общего систематического состава флоры Северного полушария. Секция была менее термофильной и более адаптированной к наметившейся тенденциибореализации и континентализации природных условий, начавшейся в высоких широтах в связи с изоляцией Полярного бассейна. Морфологическая эволюция секции шла в направлении редукции генеративных органов. Исходные предковые формы секции *Typha* входили в состав арктотретичной флоры и были связаны с палеокомплексом гигрофильного высокотравья. Охлаждение климата вызвало сложные процессы перестройки арктотретичной флоры. Это, однако, в секции *Typha*, как и в роде в целом, не сопровождалось вспышкой видообразования, но привело к интенсивной интрогрессивной гибридизации. Распадение строя арктотретичной растительности обусловило расцвет гигрофильного высокотравья в Северном полушарии на свободной обширной зоне жизни, которую быстро освоили гибридогенные формы рассматриваемой секции.

***Typha latifolia* L.** В заболачивающихся прибрежьях и на нарушенных экотопах на глубинах до 0,5–0,7 м преимущественно на илистых и торфянистых грунтах. Встречается чаще предыдущего вида. Пионер заболачивания. Ареал по А.Н. Красновой (1999) охватывает всю Европу, Сибирь, Дальний Восток, Среднюю Азию и прилегающие с юга горные системы. В отличие от предыдущего сравнительно легко сорничает, впоследствии выпадает.



### Литература

1. Аваков Г.С. Новый ископаемый роголистник из олигоцена зайсанской впадины // Докл. АН СССР. 1962. Т. 145. Вып. 1. С. 185–186.
2. Балявечене Ю.Ю. Синтаксоно-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс: Мокслас, 1991. 220 с.
3. Барсегян А.М. Водно-болотная растительность Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1990. 353 с.
4. Барсегян А.М. Водно-болотная флора и растительность Армении: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ереван, 1982. 57 с.
5. Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств. СПб., 1994. 63 с.
6. Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. М.;Л., 1966. Вып. 11(14). С. 162–189.
7. Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация и геоисторические смены формаций таежной зоны СССР // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 3–9.
8. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 186 с.
9. Бобров Е.Г. Об основах флорогенетики М.Г. Попова и о происхождении флоры равнинных пустынь Средней Азии // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 10. С. 1893–1402.
10. Борисова И.В. О понятиях “биоморфа”, “экобиоморфа” и “архитектурная модель” // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1360–1367.
11. Борщов И.Г. Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края // Зап. Акад. наук. Т. 7. № 1. Прилож. СПб., 1865. 190 с.
12. Быков Б.А. Геоботаника. Алма-Ата, 1957. 381 с.
13. Быков Б.А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата, 1967.
14. Быков Б.А. Доминанты растительного покрова СССР. Т. 2/ Алма-Ата, 1962. С. 6-8.
15. Быков Б.А. О происхождении свободно плавающих высших растений // Вестник АН Каз.ССР, 1948. Вып. 2. С. 70–72.
16. Варминг Е. Ойкологическая география растений. М., 1901. — 542с.
17. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 246 с.
18. Васильев В.Н. Реликты и эндемики северо-западной Европы // Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1963. Вып. 4. С. 239-284.

19. Васильев В.Н. Филогения растений на примере семейства Tetraraceae Dumort. // Матер. Пятого Московского совещания по филогении растений. М.: Наука, 1976. С. 22-23.
20. Васильченко И.Т. Род Черда – *Bidens* L. // Флора СССР М., 1959. Т. 25. С. 551–561.
21. Вынаев Г.В. Флорогенетическая структура и фитогенетические связи флоры Белоруссии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1984. 28 с.
22. Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Пг., 1915. 331с.
23. Геоботаническое районирование СССР. М., 1947. 152 с.
24. Голенкин М.И. Победители в борьбе за существование. М.: Сов. наука, 1947. 156 с.
25. Горлова Р.Н. О современном и прошлом распространении *Najas tenuissima* A.Br. // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1960. Т. 15. Вып. 6. С. 60–64.
26. Гринвальд А.Р. Haloragaceae – сляноягодниковые // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья - 95, 1996. С. 322–324.
27. Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа. Т. 1. Баку, 1936. 256 с.
28. Гусев Ю.Д. Hydrocharitaceae Juss. Водокрасовые // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979.
29. Дидух Я.П. Дифференциация фитоценозов горного Крыма и научные основы их охраны: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1987. 44 с.
30. Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма. Киев: Наук. думка, 1992. 256 с.
31. Доброхотова К.В., Ролдугин И.И., Доброхотова О.В. Водные растения. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 191 с.
32. Дорофеев П.И. Ископаемые Potamogeton. Л.: Наука, 1986. 132 с.
33. Дорофеев П.И. К систематике ископаемых наяд подрода *Caulinia* (Willd.) Aschers. // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 3. С. 385–394.
34. Дробов В.П. К послетретичной флоре Донской области // Тр. СПб. об-ва естествоисп., 1908. XXXVII, 3. — С. 1-5.
35. Иванов Л. Наблюдения над водной растительностью озерной области // Тр. пресновод. биол. ст. импер. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. СПб., 1901. Т. 1. С. 1–146.
36. Ильинский А.П. Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Главного ботан. сада. 1921. Т. 20. № 2. С. 161–166.
37. Ископаемые цветковые растения СССР. Magnoliaceae – Eucornaceae. Л.: Наука, 1974. Т.1., 190 с.

38. Карандеева М.В. Геоморфология европейской части СССР. М., 1957. 314 с.
39. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
40. Козловская Н.В., Парфенов В.И. Хорология флоры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 312 с.
41. Колесникова Т.Д. Современное и прошлое распространение видов р. *Najas* в СССР и их значение для палеографии четвертичного периода // Ботан. журн. 1965. Т. 50. № 2. С. 182–190.
42. Корелякова И.Л. Водная растительность русла и водоемов приоточной системы верхнего течения Днепра // Укр. ботан. журн. 1963. Т. 20. № 2. С. 80–87.
43. Кошкарлова В.Л. Современное и прошлое распространение некоторых видов высших растений в Сибири // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. конф., посвящ. памяти Л.М. Черепнина. Красноярск, 1991. С. 30.
44. Краснов А.Н. Основы земледелия. Харьков, 1899. Вып. 4. Ч. 1. 499 с.
45. Краснова А.Н. Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов Европейской России (на примере Северо-Двинской водной системы): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1996. 32 с.
46. Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск, 1999. 200 с.
47. Криштофович А.Н. Каталог растений ископаемой флоры СССР // Палеонтология СССР. М.; Л.: АН СССР, 1941. 566 с.
48. Криштофович А.Н. Палеоботаника: Л: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
49. Кузьмичев А.И. Гидрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 215 с.
50. Кузьмичев А.И. Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Ретроспективный указатель научной литературы. Издание второе, дополненное. (1853–2001 гг.). Рыбинск, 2002. 272 с.
51. Кузьмичев А.И., Краснова А.Н. Миниатюрные травы отелей. К структуре и истории формирования флористического комплекса пойменного наноэфемеретума // Биология внутр. вод. 2001. № 2. С. 22–25.
52. Кутова Т.Н. География водных растений в пределах СССР // Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 18–19.

53. Лисицына Л.И. О флоре озер Калининской области // Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 25–28.
54. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. Киев: Наук. думка, 1993. 436 с.
55. Марков К.К., Величко А.А. Четвертичный период (ледниковый период - антропогенный период) М., 1967. Т. 3. 440 с.
56. Марков К.К., Лазукова Г.И., Николаев В.А. Четвертичный период . М., 1965. Т. 1., 371 с., Т. 2. 434 с.
57. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 187 с.
58. Мосякин С.Л. Рід *Bidens* L. (Asteraceae) у флорі УРСР // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 63–64.
59. Мязметс А.А. О нахождении сибирского арктического вида рдеста *Potamogeton subretusus* Hagstr. (Potamogetonaceae) в Большеземельской тундре // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 250–251.
60. Негру А.Г. Ископаемые плоды Ruppiaceae и Potamogetonaceae из бугловских отложений Молдавии // Ботан. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1300–1305.
61. Нейбург М.Ф. Ископаемая растительность Зайсанской котловины. Природа, 1928. № 11. С. 1006–1007.
62. Никитин П.А. Об ископаемых семенах *Aldrovanda* L. et *Hydrocharis morsus-ranae* L. // Зап. Воронеж. с.-х. ин-та. Воронеж, 1927а. Т. 7. С. 3–5.
63. Никитин П.А. Об ископаемых семенах *Aldrovanda* // Зап. Воронеж. с.-х. ин-та. Воронеж, 1927б. Т. 8. С. 7.
64. Ниценко А.А. О фитоценотипах // Ботан. журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 797–810.
65. Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Л., 1981. 376 с.
66. Паутова И.А., Шмидт В.М., Паутов А.А., Постовалова Г.Г. Высшие водные растения озера Селигер. Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1987. Вып. 2. № 10. С. 40–44.
67. Пачоский Й.К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921. 346 с.
68. Пидопличко И.Г. О ледниковом периоде // Возникновение и развитие учения о ледниковом периоде. Киев, 1946. Вып. 1. 172 с.
69. Пидопличко И.Г. Палеогеография юга Украины во вторую половину плиоценовой эпохи // Тез. докл. научн.-техн. конф. по геологии и генезису киммерийских железных руд Азово-Черноморской рудной провинции. К., 1964. С. 11–14.

70. Пидопличко И.Г., Молявко Г.И. К вопросу о ледниковом периоде // Тез. докл. Второго Всесоюз. геогр. съезда по секции физ. геогр. Л., 1947. С. 10-12.
71. Пидопличко И.Г., Ракина Е.Ф. К изучению кучурганских песков // Природная обстановка и фауны прошлого. К., 1972. Вып. 6. С. 122-131.
72. Поплавская Г.И. Экология растений. М.: Советская наука, 1948. 295 с.
73. Работнов Т.А. Об эколого-биологическом и ценогическом своеобразии видов на примере луговых растений // Естественные кормовые ресурсы СССР. М., 1966. С. 139-153.
74. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
75. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. 1935. № 4. С. 25-42.
76. Ростовцев С.И. Биолого-морфологический очерк рясок. М., 1905. 108 с.
77. Рупрехт Ф.И. Флора Северного Урала. О распространении растений на Северном Урале по результатам географической экспедиции 1847 и 1848 годов. СПб., 1854. 52 с.
78. Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. М.: Советская наука, 1948. 448 с.
79. Сагалаев В.А. Флора степей и пустынь юго-востока Европейской России, ее генезис и современное состояние: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 42 с.
80. Сакало Д.И. Экологическая природа степной растительности Евразии и ее происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. Вып. 4. С. 407-425.
81. Саксонов С.В. Концепция, задачи и основные подходы регионального флористического мониторинга в целях охраны биологического разнообразия Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тольятти, 2001. 36 с.
82. Самылина В.А. Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР. Л.: Наука, 1974. 56 с.
83. Свириденко Б.Ф. Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1987. 17 с.
84. Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 677-687.
85. Свириденко Б.Ф. Эколого-динамическая организация растительного покрова водоемов Северного Казахстана: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2001. 34 с.

86. Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. М., 1967. 202 с.
87. Славгородский А.В. Структура гидрофильной флоры и растительности Окско-Донской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2001. 21 с
88. Страхов Н.М. Основы исторической геологии. М., 1948. Ч 1. 256 с.
89. Сукачев В.П., Маковецкая М. К послетретичной флоре Тульской губернии. Изв. Бот. сада. 1907. № 2. С. 73–74.
90. Танфильев Г.И. Доисторические степи Европейской России // Землеведение. СПб., 1896. Кн. 2. С. 70–92.
91. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.
92. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. Т. 1. М.; Л.: АН СССР, 1956. 488 с.
93. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 145 с.
94. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.:Наука, 1966. 611 с.
95. Федченко Б.А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. М., 1949. Т. 2. С. 311–338
96. Филин В.Р. О трахеальных элементах хвоща // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 4. С. 75-86.
97. Холкина О.В. Изучение биоморфологических особенностей калужницы болотной (*Caltha palustris*) в условиях Владимирской области // Современные проблемы естествознания: Матер. междунар. научно-практической конф. молодых ученых. Владимир, 2001. С. 42-44.
98. Цвелев Н.Н. Тарасеае Dum. // Флора Восточной Европы С.Пб: Мир и семья - 95, 1996. С.
99. Цвелев Н.Н. О видах подрода *Coleogeton* рода *Potamogeton* (Potamogetonaceae) в Северо-Западной России // Ботан. журн. 1996. Т. 83. № 7. С. 88.
100. Шапаренко К.К. История сальвиний // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. Л., 1956. Вып. 2. С. 5–44.
101. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Проблема фитоцено типов // Ботан. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 977–989.
102. Шенников А.П. Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с.
103. Шилова Н.В. Приспособления вечнозеленых кустарников к условиям севера. Л.: Наука, 1967. 62 с.
104. Щербаков А.В. Атлас флоры водоемов Тульской области. М.: Рус.университет, 1999. 45 с.

105. Юрова Э.А. Миниатюрные травы отмелей пресных водоемов // Бот. журн., 1998. Т.83. N 10. С. 58-65.
106. Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 13–28.
107. Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3–22.
108. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 236 с.
109. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1991. 80 с.
110. Andersson G. Ueber das fossile Vorkommen der *Brasenia purpurea* Mich. in Russland und Danemark // Bihang kt. Svenska Vet. Acad. Handl. 1896. Bd 22. Afd. 3. № 1.
111. Casper S.I., Krausch H.-D. Pteridophyta und Anthophyta // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena: , 1981. Bd 24. T. 2. S. 406–810.
112. Casper S.I., Krausch H.-D. Pteridophyta und Anthophyta// Su?wasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fisher Verlag, 1980. Bd 23. T. 1. S. 1–405.
113. Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zurich, 1918. Bd 63. S. 293–493.
114. Hejny S. Okologiske Charakteristik der Wasser und Sumpflanzen in den slovakischen Tiefebene. Bratislava: Vyd-vo SAV, 1960. 492 S.
115. Reichenbach H.G. Icones Florae Germanicae et Helveticae. Lipsiae, 1854. V.16. 88 p.
116. Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. L., 1967. 610 p.
117. WAGENITZ G. BIDENS L. // HEGI G. ILLUSTRIERTE FLORA VON MITTELEUROPA. AUFL. BERLIN; HAMBURG, 1979. BD 6. T. 3. S. 219–237.

УДК 581.524.3

*Е.Г. Крылова, А.И. Кузьмичев*

## **СТРУКТУРА И СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ОЗЕР НЕКРАСОВСКОЙ ПОЙМЫ**

### **Введение**

При образовании Горьковского водохранилища проектом предусматривалось сохранение от затопления ценных в сельскохозяйственном и историко-культурном отношении земель левобережной поймы Волги в Некрасовском районе Ярославской области. С этой целью была построена дамба с насосными станциями, откачивающими излишек вод в рядом расположенное водохранилище, подводящие каналы, плотина и другие сооружения. В зоне инженерной защиты, кроме сенокосов и пастбищ, оказались и пойменные озера общей площадью 1188 га. Число озер от 1 га и более согласно кадастровому описанию (Фортунов, Московский, 1970) составляет 36. Имеется также много озер площадью менее 1 га. По отношению к элементам поймы водоемы разделяются на 3 группы; собственно пойменные, занимающие центральную часть поймы; притеррасные; расположенные основной частью в пределах первой надпойменной (боровой) террасы. Озера разные по площади. Самыми большими являются Яхробольское - 328 га, Великое - 203 га, Согожское - 205 га. Последнее частично осушено и состоит из изолированных плесов. Площадь от 40 до 100 га имеют озера Кухольное, Искробольское, Шачебольское. Остальные имеют площадь от 1 до 32 га. Водоемы отличаются незначительными глубинами - не более 1-1,5 м., пояса растительности, обусловленные нарастанием глубин, отсутствуют. Ее распределение имеет пятнисто-мозаичный характер. Исключение представляют озера Шачебольское, Ешка и немногие другие, расположенные в пределах боровой террасы, где глубины достигают 6-7,2 м. Грунты пойменных и притеррасных озер в большинстве торфянистые, часто переходящие в глубокие сапропели, водоемов, заходящих вглубь надпойменной террасы - песчаные и песчано-илистые. До образования Горьковского водохранилища и создания системы инженерной защиты поймы вместе с озерами ежегодно заливалась в весенние паводки. Под влиянием аллювиального режима происходило развитие растительности пойменных водоемов. После заполнения водохранилища этот экологический фактор был снят и пойменные водоемы стали интенсивно зарастать и заболачиваться. В связи с этим научный и практический интерес представляет изучение структуры и динамики растительного покрова водоемов, вышедших из-под влияния аллювиального режима. Сведения о флоре пойменных озер верхнего течения р. Волги немногочисленны (Калинина, 1940; Кузьмичев и др. 1990 ).



### **Материал и методика**

Цель работы состояла в выявлении структуры растительного покрова и направленности сукцессий растительности. Количество геоботанических описаний составляет более 400. Список видов водоемов Некрасовской поймы составлен по материалам полевых исследований автора и с использованием данных полевых исследований 1985 г. А.И.Кузьмичева и А.Н.Красновой. В работе объем гидрофильной флоры принят в интерпретации А.Н.Красновой (1999), И.Ю.Ершова (1998). Эти авторы подходят к гидрофильной флоре с точки зрения современной сравнительной флористики, выделяя в ее составе комплексы гидрофитона, гигрофитона, палюдифитона, псаммофитона, пратофитона, дримофитона. В анализируемую эколого-ценотическую выборку вошли все виды гидрофитона (плавающие и погруженные формы), гигрофитона (воздушно-водные) и наиболее гидрофильные виды остальных комплексов. Экобиоморфологическая структура флоры озер, учитывая непостоянство водной среды, рассмотрена в понятиях и терминах чешского исследователя Гейны (Hejny, 1960). Согласно этой классификации с учетом адаптаций видов к различным экофазам выделено 6 типов и 10 групп экобиоморф. Гидроморфные виды произрастают в условиях водной среды, геломорфные - на илистых берегах, гелогигроморфные - на сплавинах. Для гидрогеломорфных видов необходимы местообитания с переменным режимом обводнения, со сменой экофаз от гидрофазы до лимозной и наземной. Гигроморфные виды проходят смену экофаз от литоральной до наземной и обратно.

Эколого-топологическая дифференциация флоры представляет традиционную проблему, решаемую разными подходами и методами. В современной сравнительной флористике разработана система понятий и терминов, отражающих пространственную структуру растительного покрова, элементарную единицу которой представляют парциальные флоры (ПФ) (Юрцев, Семкин, 1980; Юрцев, 1982). ПФ соответствует наименьшей структурной единице ландшафта - микроэкотопу и представляет собой совокупность популяций растений, обладающих сходными адаптивными признаками, образующих определенные эколого-ценотические общности на основе экологического соответствия с естественными условиями их произрастания. Парное сравнение всей совокупности изученных ПФ позволяет выявить иерархические отношения между изученными флорами, выделить флоры с наиболее самобытным набором видов. Выделение, типификацию и обозначение ПФ проводили на основании собственных наблюдений с учетом типов местообитаний, а также имеющихся в литературе разработок (Краснова, 1999; Кузьмичев и др. 1998; Юрцев, 1998). По данным первичной матрицы таксономического анализа флоры составлены матрица абсолютных и относительных мер сходства. Сравнение ПФ проводили по коэффициенту сходства Жаккара (Василевич, 1960):

$$K = (N_{A+B} / N_A + N_B - N_{A+B}) \cdot 100\%,$$

где  $N_{A+B}$  - количество общих видов;  $N_A$  - количество видов флоры А;  $N_B$  - количество видов флоры В. По результатам матрицы сходства методом средней связи с помощью кластерного анализа построена дендрограмма (Айвазян и др., 1974). На основе матрицы абсолютных мер сходства построена матрица мер включения (Семкин, Комарова, 1977). По данным матрицы мер включения методом выделения наиболее сильных связей построен ориентированный граф включения.

При выделении синтаксонов использованы флористические критерии франко-швейцарской школы Браун-Бланке. Для выяснения направленности сукцессий использованы опорные данные А.И.Кузьмичева и А.И.Красновой, собранные в 1985 г. и кратко изложенные в работе 1990 г. (Кузьмичев и др., 1990), а также фрагментарные сведения Н.В.Чижикова (1956).

#### **Конспект флоры**

##### **EGUISETOPSIDA**

##### **EGUISETACEAE L.C. RICHARD EX DC.**

*Equisetum fluviatile* L. Встречается в прибрежьях всех озер, за исключением Согожского, Изогнутого, Копыто. Растет на глубинах от 0,2 до 1,3 м полосами, пятнами, куртинами, кольцами. Грунты песчаные и илисто-торфянистые. Высота до 1,2-1,4 м. Считается индикатором мезо-евтрофных зарастающих участков проточных водоемов с колебанием уровня воды, а также экотопов, где происходят начальные процессы заболачивания. Доминант; субдоминант в сообществах *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Один из самых распространенных видов на изученных озерах. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболачивающихся и заливаемых побережий, урезом, открытых прибрежий, микропонижений, старых и молодых сплавин, заливов. Охтогидрофит. Ареал голарктический.

##### **POLYPODIOPSIDA**

##### **THELYPTERIDACEAE PICHI SERMOLLI**

*Thelypteris palustris* Schott. Отмечен в небольшой примеси в сообществах *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973 на озере Искробольском и некоторых других. Грунты преимущественно торфянистые. Высота 0,3-0,5 м. Индикатор заболачивания водоемов. Нечасто встречающийся папоротник. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом, связанным с комплексом палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий и старых сплавин. Улигинозофит. Ареал голарктический.

##### **MAGNOLIOPSIDA**

##### **NYMPHAEACEAE SALISB.**

*Nuphar lutea* (L.) Smith. Встречается на всех озерах за исключением Согожского. Растет на глубинах от 0,5 до 2 м полосами, пятнами, нередко формирует монодоминантные сообщества. Грунты преимущественно сапропелевые и глубокие торфянистые. Считается индикатором мезо-евтрофных пресных вод с колебанием уровня воды, прибрежных участков с небольшим течением и илистыми донными отложениями. Доминант; субдоминант в ценозах *Elodeetum canadensis* Eggler 1933, *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933, *Potametum natantis* Soo 1927, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Nymphaetum candidae* Miljan 1958, *Potametum compressi* Tomasz. 1979. Широко распространенный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона, являющийся своеобразной эмблемой самого типологического комплекса. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Аэрогидатофит. Ареал евразийский бореальный.

*Nuphar pumila* (Timm) DC. Встречается на озерах Шачебольском, Большом Козловском и Малом Козловском. Растет на глубинах от 0,6 до 1,5 м. Грунты илистые и песчано-илистые. Индикатор олиготрофных, мезотрофных и евтрофных пресных, богатых кислородом и слабопрогреваемых вод с колебанием уровня воды и отложениями сапропеля. Отмечен единично в сообществах *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Nymphaetum candidae* Miljan 1958. Нечасто встречающийся на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Аэрогидатофит. Ареал евразийский бореальный.

*Nymphaea candida* J. Presl. Встречается на озерах Студенец, Яхробольском, Большом Козловском, Малом Козловском, Шачебольском, Великом, Старом Куреевском. Растет на глубинах от 0,7 до 2 м. Грунты илистые и песчано-илистые. Индикатор евтрофных пресных заболачивающихся замкнутых водоемов с колебанием уровня воды с илисто-торфянистыми донными отложениями. Доминант; субдоминант в сообществах *Elodeetum canadensis* Eggler 1933, *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939. Обычный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона, являющийся своеобразной эмблемой самого типологического комплекса. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Аэрогидатофит. Ареал евразийский бореальный.

#### CERATOPHYLLACEAE S.F. GRAY

*Ceratophyllum demersum* L. Встречается на всех озерах. Растет на глубинах от 0,2 до 2 м. Грунты илистые, торфянистые и илисто-песчаные. Иногда занимают всю толщу воды, образуя «подводные дуга». Считается индикатором евтрофных водоемов с участками значительного антропогенного евтрофирования с органо-минеральными донными отложениями и сильно щелочной реакцией воды. Доминант; субдоминант в сообществах *Elodeetum canadensis* Eggler 1933, *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan

1933, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Potametum natantis* Soo 1927, *Hydrocharietum morsus-ranae* Van Langend 1935, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939. Один из самых распространенных для исследованных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Эугидатофит. Ареал евразийский.

#### RANUNCULACEAE JUSS.

*Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. Отмечен на озерах Шачебольском и Большом Козловском. Растет на глубинах от 0,7 до 1 м. Грунты песчаные и илисто-песчаные. Индикатор евтрофных пресных вод с щелочной реакцией и илистыми донными отложениями, богатыми соединениями кальция. Субдоминант в сообществах *Potametum perfoliati* (W.Koch 1926) Pass. 1965 и *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990. Вид не массовый для изученных озер. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Аэрогидатофит. Ареал евразийский.

*Caltha palustris* L. Встречается в прибрежьях озер Студенец, Мостовного, Бабий рог. Грунты илистые и торфяно-илистые. Высота 0,2-0,5 м. Отмечен в сообществах *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх.1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Нечасто встречающийся на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий и микропонижений. Пелохтотерофит. Ареал голарктический.

*Ranunculus acris* L. Изредка встречается по сырым берегам озер Яхробольского, Ешки, Искробольского, Великого в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Ареал евразийский бореальный.

*Ranunculus repens* L. Встречается в прибрежьях почти всех озер. Не-высокое растение. Обычный для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезом. Трихогидрофит. Ареал евразийский бореальный.

*Ranunculus sceleratus* L. Отмечен в прибрежьях озер Великого и Яхробольского. Грунты торфянистые и илисто-торфянистые. Высота 0,1-0,6 м. Отмечен в небольшой примеси в сообществах *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973. Нечасто встречающийся на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий и микропонижений. Пелохтотерофит. Ареал голарктический.

#### CARYOPHYLLACEAE JUSS.

*Myosoton aquaticum* (L.) Moench. Встречается на заливаемых берегах озер Искробольского и Мостовного, доходя до глубины 0,2-0,4 м. Растет на илистых грунтах. Высота 0,3-0,8 м. Отмечен единично в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937. Редкий на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом, связанным с комплексом дримофитона. Отмечен в парциальных флорах заливаемых побережий и микропонижений. Эвохтофит. Ареал евразийский неморальный.

*Stellaria crassifolia* Ehrh. Отмечен в прибрежье озера Искробольского в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937. Высота 0,1-0,25 м. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Трихогигрофит. Ареал голарктический циркумбореальный.

*Stellaria palustris* Retz. Встречается в прибрежьях озер Ешки, Великого в сообществах воздушно-водной растительности. Высота 0,2-0,3 м. Сравнительно не частый на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезом. Трихогигрофит. Ареал евразийский неморальный.

#### POLYGONACEAE JUSS.

*Persicaria amphibia* (L.) S.F.Gray. Встречается на всех озерах за исключением Ешки, Согожского и мелких озер-старич. Растет на глубинах до 1,5 м. Грунты илистые и песчаные. Считается индикатором местообитаний с высокой степенью турбулентности воды, участков начальной фазы развития экотона вода - суша. Доминант; субдоминант в сообществах *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx.1937, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973. На наших озерах один из самых распространенных видов. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, открытых прибрежий, микропонижений и заливов. Аэрогидатофит. Ареал голарктический.

*Persicaria hydropiper* (L.) Spach. Встречается по сырым берегам озер Беловского, Яхробольского, Большого Козловского, Малого Козловского, Великого, Кухольного. Грунты илистые. Иногда растет в неглубокой (до 0,3 м) воде. Высота 0,3-0,5 м. Единично или в небольшой примеси отмечен в сообществах *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939. Обычный для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экото-

пами заболоченных и заливаемых побережий, микропонижений. Пелохтотерофит. Ареал европейский неморальный.

*Persicaria lapathifolia* (L.) S.F.Gray. Отмечен по сырым заиленным берегам озер Яхробольского, Шачебольского, Ешки, Искробольского, иногда в неглубокой (до 0,15-0,2 м) воде. Высота 0,5-0,8 м. Отмечен единично в сообществах *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937. Нечасто встречающийся на исследованных озерах вид. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и микропонижений. Пелохтотерофит. Ареал голарктический.

*Persicaria maculata* (Rafin.) A. et D.Love Встречается в прибрежьях озер Яхробольского, Искробольского, Великого, иногда в неглубокой (до 0,1-0,15 м) воде. Грунты илистые. Высота 0,3-0,6 м. Отмечен единично в сообществах *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973. На изученных озерах встречается изредка. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий. Пелохтотерофит. Ареал голарктический.

*Persicaria minor* (Huds.) Opiz Отмечен в прибрежье озера Яхробольского. Иногда растет в неглубокой воде. Грунты илистые. Высота 0,15-0,4 м. Встречается пятнами в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Нечастый для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и микропонижений. Улигинозофит. Ареал евразийский.

*Rumex aquaticus* L. Растет на сплавинах и мелководьях озер Большого Козловского, Малого Козловского, Шачебольского, Ворино, Отноги, Студенец, Мостовного. Иногда встречается в неглубокой воде. Грунты торфянистые. Высота 0,8-2 м. Сопутствующий вид в сообществах *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973. Вид редкий для исследованных озер. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезом. Трихогигрофит. Ареал евразийский бореальный.

*Rumex confertus* Willd. Встречается в прибрежьях озер Яхробольского, Ешки. Высота 0,9-1,5 м. Растет единично в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937. На изученных озерах отмечен изредка. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезом. Ареал европейский неморальный.

*Rumex hydrolapathum* Huds. Встречается в прибрежьях озера Мостовного. Иногда растет в неглубокой (до 0,5 м) воде. Грунты илисто-

торфянистые. Высота 1-2 м. Считается индикатором участков прибрежных зон с постоянным подтоплением, илисто-торфянистых отложений и заболачивающихся участков. Входит единично в сообщества *Eguisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Не частый для изученных озер вид. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий, урезом и открытых прибрежий. Улигинозофит. Ареал европейский.

#### BRASSICACEAE BURNETT

*Rorippa amphibia* (L.) Bess. Отмечен в прибрежьях озер Великого, Студенец, Мостовного. Растет в неглубокой (до 0,4 м) воде. Высота 0,5-1 м. Грунты илистые. Индикатор мелководных заболачивающихся участков водоемов с непостоянным уровнем воды. Растет пятнами в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх.1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Не массовый для исследованных озер вид. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, открытых прибрежий, микропонижений и заливов. Гидроохтофит. Ареал евразийский.

*Rorippa palustris* (L.) Bess. Встречен в прибрежье озера Великого. Иногда растет в неглубокой (до 0,2 м) воде. Грунты илисто-торфянистые и илистые. Высота 0,5-0,7 м. Отмечен разреженно в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх.1937. Не массовый на изученных озерах вид. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом, микропонижений и заливов. Трихогигрофит. Ареал плейстоценовый.

#### PRIMULACEAE VENT.

*Lysimachia nummularia* L. Встречен в прибрежьях озер Студенец, Ешки, Кухольного. Грунты торфянистые и илистые. Образует лежачие побеги длиной 0,3-0,6 м. Растет единично в сообществах *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Не частый на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом и микропонижений. Трихогигрофит. Ареал европейский.

*Lysimachia vulgaris* L. Встречается в прибрежьях озер Студенец, Ешки, Кухольного, Отноги, Яхробольского. Грунты торфяно-илистые. Высота 0,6-1 м. Индикатор заболачивающихся участков с постоянным снижением уровня воды, торфонакопления. Единично или пятнами отмечен в сообществах *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх.1937. Обычный для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом, микропонижений и старых сплавин. Улигинозофит. Ареал евразийский неморальный.

*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. Встречается в прибрежьях озер Большого Козловского, Малого Козловского, Отноги. Иногда растет в неглубокой (до 0,2 м) воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,3-0,7 м. Индикатор заболачивающихся берегов, пониженных участков с торфянистыми отложениями. Единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх.1937, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939. Не массовый для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, микропонижений и старых сплавин. Улигинозофит. Ареал голарктический.

ROSACEAE JUSS.

*Comarum palustre* L. Встречается в прибрежьях озер Яхробольского, Ешки, Великого, Искробольского, Студенец, Мостовного, Отноги, Переделицких водоемов, Бабий рог, Ворино. Реже отмечается в неглубокой (до 0,2 м) воде. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Образует лежачие или приподнятые побеги высотой 0,3-1 м. Индикатор заболачивающихся участков с торфянистыми отложениями и колебанием уровня воды. Растет рассеянно или небольшими пятнами в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R. Тх.1937. Обычный на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, заливов, старых и молодых сплавин. Улигинозофит. Ареал циркумбореальный.

*Filipendula denudata* (Presl) Fritsch. Встречается в прибрежьях озер Искробольского, Согожского. Высота 0,8-1,5 м. Отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх.1937, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931. Нечасто встречающийся на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса дримофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Охтогидрофит. Ареал европейский неморальный.

*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. Встречается в прибрежьях озер Студенец, Мостовного, Круглого, Отноги, Становище. Высота 0,5-1,8 м. Отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931. Обычный, но не массовый на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Охтогидрофит. Ареал евразийский неморальный.

FABACEAE LINDL.

*Lathyrus palustris* L. Встречается в прибрежьях озер Студенец, Мостовного, Отноги, Бабий рог. Грунты торфяно-илистые. Высота до 1 м. Растет единично в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Редкий для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры яв-



ляется факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий и урезов. Улигинозофит. Ареал голарктический.

#### LYTHRACEAE JAUME (J. St.-Hil.)

*Lythrum salicaria* L. Встречается в прибрежьях озер Яхробольского, Ешки, Великого, Кухольного, Искробольского, Мостовного, Студенец, Изогнутого, Отноги, Бабий рог, Круглого. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,6-0,9 м. Индикатор местообитаний с непостоянным уровнем воды, заболачивающихся евтрофных водоемов. Единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx.1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973. Обычный для исследованных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезов и старых сплавин. Улигинозофит. Ареал плюрирегиональный.

#### ONAGRACEAE JUSS.

*Epilobium adenocaulon* Hausskn. Встречен однажды на берегу озера Нового Куреевского. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,25-1 м. Редкий на изученных озерах вид. Адвентивное включение. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезов. Улигинозофит. Ареал североамериканский.

*Epilobium palustre* L. Встречается в прибрежьях всех озер за исключением Беловского, Согожского, Переделицких водоемов. При разливах оказывается на глубинах до 0,8 м. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,15-0,5 м. В качестве сопутствующего вида входит в сообщества *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx.1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939. Обычный для исследованных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезов и старых сплавин. Улигинозофит. Ареал циркумбореальный.

*Epilobium roseum* Schreb. Прибрежье озера Ешка в зарослях влаголюбивого разнотравья. На изученных озерах встречается редко. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса дримофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезов. Ареал евразийский неморальный.

#### HALORAGACEAE R. BR.

*Myriophyllum spicatum* L. Встречается в озерах Ешка, Искробольское на глубинах от 0,4 до 1,8 м. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Индикатор евтрофных, подверженных сильному антропогенному евтрофированию водоемов, с высоким содержанием минеральных веществ, песчано-глинистых донных отложений. Отмечен в сообществах *Stratiotetum*

aloidis (Nowinski 1930) Miljan 1933, Nupharetum luteae Beljavetchene 1990, Nymphaetum candidae Miljan 1958, Ceratophylletum demersi (Soo 1928) Eggler 1933. Не частый на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых прибрежий и заливов. Аэрогидатофит. Ареал голарктический.

*Myriophyllum verticillatum* L. Встречен в озере Великом. Растет на глубинах от 0,4 до 1,5 м. Грунты илистые. Индикатор евтрофных водоемов с колебанием уровня воды, мощных илисто-песчаных донных отложений, богатых азотистыми соединениями. Отмечен в сообществах Stratiotetum aloidis (Nowinski 1930) Miljan 1933, Potametum perfoliati (W.Koch 1926) Pass.1965. Редкий для изученных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых прибрежий и заливов. Аэрогидатофит. Ареал голарктический, осложненный дизъюнкциями.

#### HIPPURIDACEAE LINK

*Hippuris vulgaris* L. Встречен на заливаемых прибрежьях озера Яхробольского. Иногда растет в воде на глубинах 0,5-0,6 м. Грунты песчано-илистые. Индикатор заболачивающихся евтрофных водоемов с колебанием уровня воды, участков с интенсивным отложением ила. Вкраплениями отмечен в сообществах Stratiotetum aloidis (Nowinski 1930) Miljan 1933, Ceratophylletum demersi (Soo 1928) Eggler 1933. Обычный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых прибрежий и микропонижений. Гидроохтофит. Ареал евразийский.

#### APIACEAE LINDL.

*Cicuta virosa* L. Встречается в прибрежьях озер Беловского, Большого Козловского, Малого Козловского, Ешки, Искробольского, Студенец, Мостовного. Растет по урезу и на глубинах до 0,5 м. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,6-1,5 м. Индикатор заболоченных участков, понижений с торфянистыми отложениями. Единично отмечен в сообществах Caricetum gracilis (Almquist 1929) R.Tx. 1937, Glycerietum maximae Hueck 1931, Typhetum latifoliae G.Lang 1973, Equisetetum fluviatilis Steffen 1931. Обычный на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, открытых прибрежий, молодых сплавин и заливов. Улигинозофит. Ареал евразийский.

*Oenanthe aquatica* (L.) Poir. Встречается в прибрежьях озер Студенец, Мостовного, Изогнутого, Круглого, Шехромского, Куреевских водоемов. Иногда растет в неглубокой (до 0,4 м) воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,5-1,5 м. При массовом развитии индикатор мощных болотных отложений, участков с колебанием уровня воды. Отмечен в качестве сопутствующего вида в сообществах Caricetum gracilis (Almquist 1929) R.Tx. 1937, Typhetum latifoliae G.Lang 1973. Обычный, но не массовый на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парци-

альных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, открытых прибрежий, микропонижений и заливов. Гидроохтофит. Ареал евразийский.

*Sium latifolium* L. Встречается по сырым берегам и урезам озер Старого Куреевского, Нового Куреевского, Искробольского, Мостовного, Отноги, Становище, Копыто, Бабьего рога. Иногда встречается в неглубокой (до 0,4 м) воде. Грунты илистые. Высота 0,30-1,2 м. Индикатор мезо-евтрофных водоемов с колебанием уровня воды, илисто-глинистых отложений, участков с продолжительным затоплением. Единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Широко распространенный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезов, микропонижений и старых сплавин. Гидроохтофит. Ареал евразийский.

#### MENYANTHACEAE DUM.

*Menyanthes trifoliata* L. Встречается на заливаемых прибрежьях озер Мостовного, Искробольского, озер-стариц. Иногда растет в неглубокой (до 0,4 м) воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,15-0,3 м. Индикатор участков интенсивного заболачивания пониженных территорий с постоянным подтоплением. Доминант. В качестве сопутствующего вида входит в сообщества *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Обычный на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры факультативный компонент комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, сплавин и заливов. Улигинозофит. Ареал циркумбореальный.

#### RUBIACEAE JUSS.

*Galium palustre* L. Встречается в прибрежьях и по урезам озер Большого Козловского, Малого Козловского, Великого, Кухольного, Искробольского, Студенец, Изогнутого, Отноги, Ворино, Круглого, Шехромского. Иногда растет в неглубокой (до 0,3 м) воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,3-0,7 м. Образует второй ярус в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973. Широко распространенный на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры факультативный компонент комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезов, микропонижений, сплавин и заливов. Улигинозофит. Ареал циркумбореальный.

*Galium uliginosum* L. Заболоченные берега озера Ешка в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Высота 0,15-0,4 м. Редкий для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры факультативный компонент комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, микропонижений и сплавин. Улигинозофит. Ареал евразийский бореальный.

#### VALERIANACEAE BATSCH

*Valeriana officinalis* L. Встречается на приозерных лугах и в разреженных зарослях кустарников озер Ешка, Кухольного, Студенец, Мостовного, Становище, Круглого. Грунты илистые. Высота 0,4-1,5 м. Единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Обычный на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Ареал европейский неморальный.

#### SOLANACEAE JUSS.

*Solanum dulcamara* L. Сырые и заболоченные берега озера Искробольского. Иногда растет в неглубокой (до 0,6 м) воде. Грунты илисто-торфянистые, позднее обсыхающие. Высота 0,3-1,8 м. Отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973. Вид не массовый для изученных озер. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса дримофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезов. Улигинозофит. Ареал европейский (паневропейский) неморальный.

#### LENTIBULARIACEAE RICH.

*Utricularia vulgaris* L. Встречен на одном из Переделицких водоемов в виде больших пятен, занимающих всю поверхность. Растения цвели и создавали яркий красочный аспект. Глубины не превышали 0,6-0,8 м. Грунты илисто-торфянистые. Индикатор евтрофных и мезоевтрофных водоемов в сторону повышения трофности, илистых, илисто-песчаных, илисто-торфянистых и торфянистых донных отложений. Субдоминант в сообществах *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933. Нечасто встречающийся на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий, микропонижений и заливов. Эугидатофит. Ареал голарктический.

#### LAMIACEAE LINDL.

*Lycopus europaeus* L. Встречается в прибрежьях и по урезам озер Яхробольского, Большого Козловского, Малого Козловского, Кухольного, Искробольского, Студенец, Мостовного, Изогнутого, Копыто, Отноги. При разливах оказывается в неглубокой (до 0,7 м) воде. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,3-0,9 м. В качестве сопутствующего вида отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973. Довольно распространенный и обычный на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезов и сплавин. Улигинозофит. Ареал евразийский бореальный.

*Mentha arvensis* L. Встречен в прибрежье и по урезу озера Яхробольского. Иногда растет в неглубокой (до 0,2 м) воде. Грунты илистые. Высота 0,15-0,45 м. В незначительной примеси отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Редкий на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий. Улигинозофит. Ареал евразийский неморальный.

*Scutellaria galericulata* L. Встречается в прибрежьях и по урезам озер Большого Козловского, Малого Козловского, Искробольского, Студенец, Мостовного, Изогнутого, Круглого, Копыто, Бабьего рога, Становище, Куреевских. Иногда встречается в неглубокой (до 0,4 м) воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,15-0,6 м. Единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Обычный на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом и сплавином. Улигинозофит. Ареал евразийский неморальный.

*Stachys palustris* L. Встречается в прибрежьях и по урезам озер Большого Козловского, Малого Козловского, Студенец, Мостовного, Изогнутого. Иногда растет в неглубокой (до 0,5 м) воде. Грунты преимущественно илистые. Высота 0,3-1 м. Единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Equisetum fluviatile* Steffen 1931. Для изученных озер обычный вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом и сплавином. Улигинозофит. Ареал евразийский бореальный.

#### SCROPHULARIACEAE JUSS.

*Limosella aquatica* L. Встречается в прибрежьях озер Яхробольского, Шачебольского, Ешки, Великого. Иногда растет в неглубокой (до 0,1 м) воде. Грунты преимущественно илистые. Высота 0,05-0,2 м. Не массовый на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Тенагофит. Ареал голарктический с расширенным современным распространением.

*Veronica longifolia* L. Встречается в прибрежьях и по урезам почти всех озер. Высота 0,4-1,5 м. Отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Обычный на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий. Улигинозофит. Ареал евразийский бореальный.

#### CALLITRICHACEAE LINK

*Callitriche cophocarpa* Sendtner. Встречен на затишных участках озера Старого Куреевского. Грунты илистые. Растет на глубинах от 0,2 до 0,6 м. Индикатор проточных водоемов с песчаными отложениями. Редкий для исследованных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий, микропонижений и заливов. Тенагофит. Ареал евразийский неморальный.

*Callitriche hermaphrodita* L. Встречен на озере Ешка на глубинах 0,3-0,6 м. Грунты илисто-песчаные. Индикатор мезо-, ев-, олиготрофных мелких незагрязненных водоемов с непостоянным уровнем воды и песчаными отложениями. Образует подводные луговинки в сообществах *Elodeetum canadensis* Eggler 1933. Редкий на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий, микропонижений и заливов. Тенагофит. Ареал циркумбореальный.

*Callitriche palustris* L. Встречен на озерах Великое, Старое Куреевское на глубинах до 0,3 м. Грунты илистые. Индикатор мелких евтрофных водоемов с песчаными грунтами. Субдоминант в сообществах *Elodeetum canadensis* Eggler 1933. Не массовый на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий, микропонижений и заливов. Тенагофит. Ареал голарктический.

#### ASTERACEAE DUM.

*Bidens cernua* L. Встречается в побережьях озер Яхробольского, Большого Козловского, Малого Козловского, Ешки, Переделицких водоемов, Студенец, Копыто, Круглого, Шехромского. Иногда растет в неглубокой (до 0,2 м) воде. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,1-0,5 м. Единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937, *Typhetum latifoliae* Soo 1973, *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939. Обычный для изученных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, микропонижений и сплавин. Пелохтотерофит. Ареал циркумбореальный.

*Bidens radiata* Thuill. Встречается в побережьях озер Яхробольского, Великого, Кухольного, Искробольского, Студенец. Иногда растет в неглубокой (до 0,4 м) воде. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,15-0,6 м. Сопутствующий вид в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Обычный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Пелохтотерофит. Ареал евразийский.

*Bidens tripartita* L. Встречается в побережьях и по урезам всех озер. Иногда растет на глубине до 0,7 м на илистых и илисто-торфянистых грунтах. Высота 0,15-0,75 м. Субдоминант в сообществах *Caricetum gracilis*

(Almquist 1929) R.Tx.1937, Typhetum latifoliae G.Lang 1973, Glycerietum maximae Hueck 1931, Phragmitetum communis (Gams 1927) Schmale 1939, Butometum umbellati (Konczak 1968) Philippi 1973, Sparganietum erecti Roll 1938. Часто встречающийся на изученных озерах вид. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий, урезом, микропонижений, славин и заливов. Пелохтотерофит. Ареал плейстоценовый.

*Gnaphalium uliginosum* L. Растет небольшими пятнами в прибрежьях озер Яхробольского, Ешки, Искробольского. Не массовый на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Ареал евразийский бореальный.

*Parnassia palustris* (L.) Ledeb. ex Reichenb. Ledeb. Встречается в прибрежьях почти всех озер в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937. Высота 0,2-1,2 м. Обычный на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Ареал евразийский бореальный.

#### LILIOPSIDA

#### BUTOMACEAE L.C.RICH.

*Butomus umbellatus* L. Встречается в прибрежьях озер Беловского, Яхробольского, Шачебольского, Ешки, Великого, Кухольного, Искробольского, Согожского, Копыто, Ворино. Растет на глубинах от 0,2 до 1 м. Грунты песчаные и илистые. Высота 0,4-1,5 м. Индикатор слабощелочных и слабоминерализованных грунтов, колебаний уровня воды, антропогенного евтрофирования. Доминант; субдоминант в сообществах *Elodeetum canadensis* Egger 1933, *Polygonetum amphibiae* Soo 1927. Обычный на изученных озерах вид. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий, открытых прибрежий и заливов. Гидрохтофит. Ареал евразийский неморальный.

#### ALISMACEAE VENT.

*Alisma plantago-aquatica* L. Встречается в прибрежьях озер Яхробольского, Большого Козловского, Малого Козловского, Ешки, Великого, Искробольского, Студенец, Мостовного, Изогнутого, Бабьего рога, Ворино. Растет на глубинах от 0,1 до 1 м. Грунты илистые и торфянистые. Высота 0,1-0,7 м. Индикатор евтрофных водоемов с понижающимся уровнем воды с мощными илистыми отложениями. Также развивается на участках прибрежий и в понижениях рельефа, подверженных пастбищной дигрессии. Субдоминант в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx.1937, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Nuphar etum luteae* Beljavetchene 1990. Обычный на исследованных озерах вид. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, открытых

прибрежий, микропонижений, сплавин и заливов. Гидроохтофит. Ареал голарктический.

*Sagittaria sagittifolia* L. Встречается в прибрежьях всех озер за исключением Согожского, Кухольного, Мостовного, Становища. Растет на глубинах от 0,1 до 1,3 м. Грунты илистые. Высота 0,3-1 м. Индикатор евтрофных и сильно загрязненных вод, водоемов с илистыми или глинистыми донными отложениями, кислой или нейтральной реакцией среды. Доминант; субдоминант в сообществах *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973, *Elodeetum canadensis* Egger 1933. Отмечен в ценозах *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973, *Potametum perfoliati* (W.Koch 1926) Pass.1965, *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933, *Sparganietum erecti* Roll 1938. Обычный для исследованных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых прибрежий и заливов. Гидроохтофит. Ареал евразийский неморальный.

#### HYDROCHARITACEAE JUSS.

*Elodea canadensis* Michx. Встречен во всех озерах на глубинах от 0,2 до 2 м. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Индикатор участков умеренного антропогенного влияния с нейтральной и слабощелочной реакцией, высоким содержанием кальция. Доминант; субдоминант в сообществах *Sagittarietum sagittifolii* Zub 1994, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939, *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933, *Ceratophylletum demersi* (Soo 1928) Egger 1933. В качестве сопутствующего вида отмечен в сообществах *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Hydrocharitetum morsus-ranae* Van Langend 1935. Широко распространенный на изученных озерах вид. Адвентивное включение. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых прибрежий, микропонижений и заливов. Эугидатофит. Ареал североамериканский.

*Hydrocharis morsus-ranae* L. Встречен во всех озерах, за исключением Старого Куреевского и Нового Куреевского. Чаще приурочен к затишным участкам с глубинами от 0,2 до 1,5 м. Грунты илистые, торфянистые и песчано-илистые. Индикатор защищенных от ветра и волнения замкнутых евтрофных водоемов с мощными донными отложениями, богатыми органикой. Диагностический вид начальных стадий зарастания водоемов с постоянным уровнем воды. Доминант; субдоминант в сообществах *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933, *Ceratophylletum demersi* (Soo 1928) Egger 1933, сопутствующий вид в сообществах *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Elodeetum canadensis* Egger 1933, *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939. Обычный на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых прибрежий, мик-



ропоний и заливов. Аэрогидатофит. Ареал евразийский неморальный.

*Stratiotes aloides* L. Встречен на всех озерах, за исключением Беловского, Старого Куреевского, Нового Куреевского на глубинах от 0,2 до 1,7 м. Грунты илистые, торфянистые, реже песчано-илистые. Индикатор мезоевтрофных замкнутых водоемов с глубокими донными отложениями, богатыми органикой, заболачивающихся участков, слабого и среднего антропогенного влияния. Доминант; субдоминант в сообществах *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Ceratophylletum demersi* (Soo 1928) Eggler 1933, *Elodeetum canadensis* Eggler 1933, *Potametum natantis* Soo 1927, сопутствующий вид в сообществах *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Hydrocharitetum morsus-ranae* Van Langend. 1935, *Potametum perfoliati* (W.Koch 1926) Pass. 1965. Широко распространенный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Аэрогидатофит. Ареал европейский (паневропейский) неморальный.

#### POTAMOGETONACEAE DUM.

*Potamogeton berchtoldii* Fieb. Встречен на озере Изогнутом на глубине до 0,7 м в сообществах погруженной растительности. Грунты илистые. Редкий для исследованных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Эугидатофит. Ареал евразийский.

*Potamogeton compressus* L. Встречен в озерах Студенец, Изогнутом, Беловском, Яхробольском, Ешка, Великом, Кухольном, Искробольском, Большом Козловском, Малом Козловском, Шачебольском на глубинах от 0,2 до 1,7 м. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Индикатор евтрофных и мезоевтрофных водоемов с илистыми донными отложениями и колебанием уровня воды. Доминант; субдоминант в сообществах *Elodeetum canadensis* Eggler 1933, в виде вкраплений отмечен в сообществах *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Potametum perfoliati* (W.Koch 1926) Pass. 1965, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Sagittarietum sagittifolii* Zub 1994, *Sparganietum erecti* Roll 1938. Обычный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Эугидатофит. Ареал голарктический.

*Potamogeton friesii* Rupr. Встречен в озере Шачебольском на глубинах от 0,7 до 1,6 м. Грунты песчано-илистые и илистые. Индикатор водоемов с колебанием уровня воды, илистых донных отложений. Отмечен пятнами в сообществах *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Nymphaetum candidae* Miljan 1958. Редко встречающийся на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий. Эугидатофит. Ареал голарктический.

*Potamogeton lucens* L. Встречен в озерах Яхробольском, Великом, Кухольном на глубинах от 0,3 до 1,6 м. Грунты илистые. Индикатор мезо-евтрофных водоемов, слабокислых и сильнощелочных донных отложений. Обычный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Эугидатофит. Ареал евразийский.

*Potamogeton natans* L. Встречен в озерах Яхробольском, Большом Козловском, Малом Козловском, Великом, Кухольном, Искробольском, Студенец, Беловском, Ешка, Шехромском, Становище на глубинах от 0,6 до 1,7 м. Грунты илистые. Индикатор мезо-, евтрофных водоемов с высоким содержанием органических веществ. Субдоминант в сообществах *Elodeetum canadensis* Eggler 1933, *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, единично отмечен в сообществах *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931. Обычный для исследованных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Аэрогидатофит. Ареал голарктический.

*Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch. Встречен в озерах Шачебольском, Ешка, Согожском на глубине 0,8-0,9 м. Грунты песчано-илистые. Индикатор мезо-евтрофных водоемов с колебанием уровня воды, илисто-торфянистых донных отложений, водоемов, богатых соединениями железа. Растет в виде вкраплений в сообществах *Stratiotetum aloidis* (Nowinski 1930) Miljan 1933, *Potametum perfoliati* (W.Koch 1926) Pass. 1965. На изученных озерах встречается изредка. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий. Эугидатофит. Ареал голарктический.

*Potamogeton pectinatus* L. Встречен в озерах Яхробольском, Большом Козловском, Малом Козловском, Шачебольском, Ешка, Великом, Студенец, Согожском, Кухольном, Новом и Старом Куреевских на глубинах от 0,2 до 2 м. Грунты илисто-песчаные. Индикатор водоемов с высокой степенью жесткости воды, процессов влияния сточных вод. Доминант; встречается в сообществах *Elodeetum canadensis* Eggler 1933, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Potametum perfoliati* (W.Koch 1926) Pass. 1965, *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973. Один из самых распространенных на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Эугидатофит. Ареал плейстоценовый.

*Potamogeton perfoliatus* L. Встречен во всех больших озерах, за исключением Согожского и Кухольного на глубинах от 0,4 до 2 м. Грунты илистые. Индикатор водоемов с высоким содержанием карбонатов, илисто-песчаных донных отложений, а также замкнутых мезоевтрофных водоемов и водоемов, загрязненных тяжелыми металлами. Доминант; единично входит в сообщества *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931,

*Elodeetum canadensis* Eggler 1933, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Polygonetum amphibii* Soo 1927. Широко распространенный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий и заливов. Эугидатофит. Ареал пюлорирегionalный.

*Potamogeton pusillus* L. Встречен в озерах Студенец, Беловском, Ку-хольном на глубине до 0,7 м. Грунты илистые. Индикатор евтрофных во-доемов с илистыми и илисто-торфянистыми донными отложениями. Вхо-дит в сообщества *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990. На изученных озерах встречается изредка. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами от-крытых побережий и заливов. Эугидатофит. Ареал голарктический.

*Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht. Встречен в озерах Ешка, Яхробольском, Шачебольском на глубинах 0,7-1,2 м. Грунты илистые. Ин-дикатор пресноводных водоемов с колебанием уровня воды, песчаных, песчано-илистых отложений. В небольшой примеси отмечен в сообще-ствах погруженных гидрофитов. На исследованных озерах встречается из-редка. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связан-ных с экотопами открытых побережий и заливов. Эугидатофит. Ареал евразийский.

#### ZANNICHELLIACEAE DUM.

*Zannichellia palustris* L. Встречен в озерах Великом и Ешка на глу-бинах до 0,5 м. Грунты илисто-песчаные. Индикатор слабосолоноватых водоемов с постоянным уровнем воды, илистых донных отложений, участ-ков со слабым поверхностным волнением. Отмечен в сообществах *Scirpetum lacustris* Schmale 1939. На изученных озерах встречается изредка. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий. Эугидатофит. Ареал голарктический.

#### IRIDACEAE JUSS.

*Iris pseudacorus* L. Встречается в прибрежьях озер Беловского, Ша-чебольского, Ешки, Старого Куреевского, Нового Куреевского, Изогнуто-го. Иногда растет куртинами, полосами в неглубокой от 0,2 до 0,6 м воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 1-1,1 м. Индикатор заболачивающих-ся участков водоемов с илисто-торфянистыми отложениями, отличающих-ся умеренным антропогенным евтрофированием и отсутствием загрязне-ния. Субдоминант в сообществах *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Обыч-ный на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, микропонижений и сплавин. Улигинозофит. Ареал евразийский немо-ральный.

#### JUNCACEAE JUSS.

*Juncus articulatus* L. Встречен в прибрежьях и по урезу озера Шаче-больского. Высота 0,2-0,6 м. Отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Редкий на изученных озерах вид. В составе

гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезов. Тенагофит. Ареал голарктический.

*Juncus bufonius* L. Встречен в прибрежье озера Ешки. Иногда растет в неглубокой до 0,1 м воде. Грунты песчаные и илисто-песчаные. Высота 0,1-0,6 м. Не массовый для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Пелохтофит. Ареал циркумбореальный.

*Juncus compressus* Jacq. Встречается в прибрежьях озер Яхробольского, Великого, Копыто, Шехромского. Иногда растет в неглубокой (до 0,05-0,15 м) воде. Грунты песчаные и песчано-илистые. Высота 0,15-0,5 м. Не часто встречающийся на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Трихогигрофит. Ареал евразийский бореальный.

#### CYPERACEAE JUSS.

*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla. Встречен в прибрежье озера Великого. Иногда растет в неглубокой (до 0,2-0,4 м) воде. Грунты илистые и песчаные. Высота 0,5-1 м. Индикатор олиго-мезотрофных водоемов с кислой и нейтральной реакцией грунтов. Плотные заросли индицируют глубокие илистые отложения. Отмечен в сообществе *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R.Tx. 1937. На изученных озерах встречается изредка. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, открытых прибрежий и заливов. Гидроохтофит. Ареал голарктический (в Европейской части с оптимумом в лесостепных и степных областях).

*Carex acuta* L. Встречается в прибрежьях всех озер. Иногда растет в мелкой (до 0,1 м) воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,4-1,2 м. Выдерживает умеренный выпас. Доминант; субдоминант в сообществах *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Sagittarietum sagittifolii* Zub 1994, *Sparganietum erecti* Roll 1938, *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939. Один из самых распространенных на изученных озерах вид. Компонент гигрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезов, микропонижений и сплавин. Эвохтофит. Ареал евразийский бореальный.

*Carex aquatilis* Wahl. Экологически на более глубоких местах замещает предыдущий вид, отличаясь от него более светлой окраской. Встречается по урезам и в прибрежьях озер Ешки, Кухольного, Старого Куреевского, Нового Куреевского, Изогнутого, Отноги, Студенец. Иногда растет в неглубокой (от 0,3 до 0,7 м) воде. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,5-1,5 м. Отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R.Tx. 1937, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Typhetum*

*latifoliae* G. Lang 1973. Обычный на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом, открытых прибрежий, микропонижений и сплавин. Эвохтофит. Ареал циркумбореальный, приближающийся к арктическо-бореальному (высокобореальный).

*Carex diandra* Schrank. Встречен в прибрежье озера Становище. Иногда оказывается в неглубокой (до 0,4 м) воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,3-0,8 м. Отмечен вкраплениями в сообществах *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931. На изученных озерах встречается редко. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и сплавин. Улигинозофит. Ареал плюрирегиональный.

*Carex pseudocyperus* L. Встречается по сырым берегам почти всех озер, за исключением Шачебольского, Старого Куреевского, Нового Куреевского. Иногда растет в неглубокой (от 0,1 до 0,7 м) воде. Грунты торфянистые и илисто-торфянистые. Высота 0,5-0,7 м. Индикатор мезотрофных замкнутых водоемов с илисто-песчаными отложениями, начальных стадий зарастания водоемов. Субдоминант в сообществах *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R.Тх. 1937, встречается единично в сообществах *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973, *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Широко распространенный на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, микропонижений и сплавин. Улигинозофит. Ареал голарктический.

*Carex rostrata* Stok. Встречается в прибрежьях почти всех озер, за исключением Яхробольского, Большого Козловского, Шачебольского, Согожского. Иногда растет на глубинах 0,2-0,6 м. Грунты торфянистые и илисто-торфянистые. Высота 0,3-1 м. Индикатор олиго-, мезо-, евтрофных водоемов с илисто-торфянистыми отложениями, кислых почв, бедных соединениями кальция и магния с высоким содержанием фосфора и железа в грунтах. В качестве сопутствующего вида отмечен в сообществах *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Typhetum latifoliae* G.Lang 1973, *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R.Тх. 1937. Обычный на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, микропонижений и сплавин. Эвохтофит. Ареал голарктический.

*Carex vesicaria* L. Встречается в прибрежьях озер Шачебольского, Ешки, Великого, Кухольного, Старого Куреевского, Нового Куреевского, Искробольского, Студенец, Беловского, Мостовного. Иногда растет в неглубокой (до 0,6 м) воде. Грунты илисто-торфянистые. Высота 0,6-1 м. Индикатор мезо-, евтрофных водоемов со значительным колебанием уров-

ня воды и илисто-торфянистыми отложениями, временно промываемых избыточно увлажненных понижений. Субдоминант в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, в небольшой примеси отмечен в сообществах *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Обычный на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, микропонижений и сплавин. Эвохтофит. Ареал евразийский.

*Carex vulpina* L. Встречен в прибрежьях Переделицких водоемов в сообществах *Sparganietum erecti* Roll 1938. Грунты торфяно-илистые. Высота 0,4-1 м. Индикатор участков подтопления и аккумуляции илистых наносов. Редкий для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Охтогидрофит. Ареал евразийский.

*Cyperus fuscus* L. Встречен в прибрежьях озер Ешки, Яхробольского, Искробольского. Грунты песчаные и илистые. Высота 0,05-0,3 м. Не массовый для изученных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезом. Тенагофит. Ареал евразийский неморальный.

*Eleocharis acicularis* (L.) Roem et Schult. Встречается почти во всех озерах на глубинах от 0,1 до 0,8 м. Грунты песчаные и супесчаные. Может образовывать подводные луговинки. Высота 0,02-0,2 м. Индикатор нарушенных субстратов. Обычный на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий, урезом, открытых прибрежий, микропонижений и заливов. Тенагофит. Ареал голарктический с ценотическим оптимумом в бореальных областях.

*Eleocharis mamillata* Lindb. Отмечен на озере Мостовном, где растет пятнами в сообществах воздушно-водной растительности на илисто-песчаных грунтах. Высота 0,1-0,5 м. Редкий для исследованных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом, открытых прибрежий, микропонижений и заливов. Тенагофит. Ареал евразийский.

*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. Встречен в прибрежьях и по урезу озер Мостовного, Студенец, Копыто, Ешки, Старого Куреевского, Нового Куреевского. Растет на глубинах от 0,1 до 0,7 м. Грунты илистые и илисто-песчаные. Высота 0,1-0,5 м. Индикатор местообитаний с резким колебанием уровня воды и участков с нарушенной поверхностью субстрата, а также незагрязненных водоемов. Отмечен в сообществах *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Sagittarietum sagittifolii* Zub 1994, *Butometum umbellati*

(Konczak 1968) Philippi 1973. На изученных озерах обычный вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом, открытых прибрежий, микропонижений и заливов. Гидроохтофит. Ареал голарктический.

*Scirpus lacustris* L. Встречается в прибрежьях всех водоемов, за исключением малых озер-старичков. Растет на глубине от 0,2 до 1,5 м. Грунты плотные илистые и илисто-песчаные. Высота 0,5-2,5 м. Индикатор мезо-, евтрофных водоемов с колебанием уровня воды и слабым течением, илисто-песчаных отложений. Доминант; субдоминант в сообществах *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973, *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931. Один из самых распространенных на изученных озерах видов. Компонент гидрофитона, являющийся своеобразной эмблемой самого типологического комплекса. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, открытых прибрежий, микропонижений и заливов. Охтогидрофит. Ареал евразийский неморальный.

*Scirpus radicans* Schkuhr. Встречается в прибрежьях озер Беловского, Согожского, Великого, Кухольного, Студенец, Мостовного. Растет на глубинах от 0,1 до 0,7 м. Грунты плотные илистые. Высота 0,4-1,2 м. В качестве сопутствующего вида отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R.Тх. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973. Обычный на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий. Гидроохтофит. Ареал евразийский неморальный.

*Scirpus sylvaticus* L. Встречен в прибрежье озера Беловского в виде разреженных куртин в сообществах *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R.Тх. 1937. Иногда растет в неглубокой (до 0,05-0,1 м) воде. Высота 0,4-1,2 м. Не часто встречающийся на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса дриомфитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий. Охтогидрофит. Ареал евразийский неморальный.

#### POACEAE BARNHART

*Agrostis stolonifera* L. Встречается почти на всех озерах. Иногда растет на глубинах от 0,2 до 0,8 м в сообществах *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973, *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R.Тх. 1937, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Грунты илисто-песчаные. Высота 0,15-0,5 м. Широко распространенный на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом, микропонижений, сплавин и заливов. Трихогидрофит. Ареал евразийский.

*Alopecurus aequalis* Sobol. Встречен на озере Изогнутом. Может расти на глубинах до 0,7 м. Грунты илистые. Высота 0,2-0,4 м. Индикатор

участков снижения уровня воды, а также отмелей. В качестве сопутствующего вида отмечен в сообществах *Glycerietum maximae* Hueck 1931. На исследованных озерах встречается изредка. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий, урезом и заливов. Тенагофит. Ареал евразийский бореальный.

*Alopecurus geniculatus* L. Встречен по сырым берегам озер Яхробольского, Искробольского, Великого. Иногда растет в неглубокой (до 0,4 м) воде. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,1-0,4 м. Единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Не массовый для исследованных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий. Пелохтотерофит. Ареал евразийский бореальный.

*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth. Встречен в прибрежьях озер Согожского, Яхробольского, Великого, Круглого, Отноги, Мостовного, Куреевских. Грунты илистые, илисто-торфянистые, торфянистые. Растет пятнами в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931. Высота 0,4-1,3 м. Не часто встречающийся на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, микропонижений. Улигинозофит. Ареал евразийский бореальный.

*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn. Mey. et Scherb. Встречен в прибрежье озера Ешки. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Растет пятнами в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973. Высота 0,3-1 м. Редкий на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий. Улигинозофит. Ареал циркумбореальный.

*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. Встречен в прибрежьях озер Великого, Согожского в небольшой примеси в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,3-0,4 м. Не часто встречающийся на исследованных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий. Ареал голарктический.

*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. Встречен в прибрежьях и по урезам озер Яхробольского, Великого, Ешки. Иногда растет в неглубокой (от 0,1 до 0,4 м) воде. Грунты преимущественно песчаные и илисто-песчаные. Высота 0,15-1 м. Не часто встречающийся на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса псаммофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экото-



пами заливаемых побережий и урезов. Пелохтотерофит. Ареал евразийский неморальный.

*Elytrigia repens* (L.) Nevski. Вблизи урезов некоторых озер. Высота 0,4-1,3 м. Грунты илисто-песчаные, песчаные, реже - торфянистые. В качестве сопутствующего вида отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937. Довольно обычный для района исследований вид, однако не частый в прибрежьях изученных озер. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий и урезов. Ареал евразийский.

*Glyceria fluitans* (L.) R.Br. Встречен в прибрежьях озер Беловского, Великого, Старого Куреевского, Нового Куреевского на глубинах от 0,1 до 0,8 м. Грунты илистые. Высота 0,2-1 м. Индикатор олиго-мезотрофных водоемов, участков резкого понижения уровня воды, экотопов с кислой реакцией и бедных органическими веществами донных отложений. Отмечен пятнами в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx.1937, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Potametum perfoliati* (W.Koch 1926) Pass.1965. Обычный для исследованных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами микропонижений. Гидроохтофит. Ареал голарктический.

*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. Встречается в прибрежьях всех озер, за исключением Переделицких, Мостовного. Растет на глубинах от 0,2 до 1,2 м. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,9-2 м. Индикатор мезо-, евтрофных водоемов с колебанием уровня воды с илисто-песчаными донными отложениями. Отличается устойчивостью к соединениям ртути и хлора. Доминант; субдоминант в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973, *Sparganietum erecti* Roll 1938, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939. Широко распространенный на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий, урезов, открытых прибрежий, микропонижений, сплавин и заливов. Охтогидрофит. Ареал евразийский неморальный. Занесен в Северную Америку.

*Leersia oryzoides* (L.) Sw. Встречен по сырым берегам озер Яхробольского, Шачебольского, Ешки, Искробольского, Великого. Иногда растет в неглубокой (до 0,4 м) воде. Грунты илистые. Высота 0,3-1 м. В незначительной примеси или единично отмечен в сообществах *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Tx. 1937. На изученных озерах встречается изредка. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезов и микропонижений. Пелохтотерофит. Ареал голарктический.

*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. Встречается в прибрежьях выше уреза почти на всех озерах, за исключением Переделицких, Ешки, не-

которых озер- стариц. Иногда растет в неглубокой (от 0,1 до 0,6 м) воде. Грунты песчаные, песчано-илистые, илистые и илисто-торфянистые. Высота 0,5-2 м. Индикатор участков водоемов с непостоянным уровнем воды. Формирует смешанные сообщества с *Glycerietum maximae* Hueck 1931, *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973. Обычный для изученных озер вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом. Эвохтофит. Ареал голарктический.

*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Встречается в прибрежьях почти всех озер, за исключением Искробольского, Старого Куреевского, Нового Куреевского, малых озер- стариц. Растет на глубинах от 0,1 до 1,5 м. Грунты илистые и илисто-песчаные. Высота 1-4 м. Вид широкой экологии и фитоценологии. Доминант; субдоминант в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931. Один из самых широко распространенных на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона, являющийся своеобразной эмблемой самого типологического комплекса. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом, открытых прибрежий, микропонижений, сплавин и заливов. Охтогидрофит. Ареал плейрирегиональный.

*Poa palustris* L. Встречается в прибрежьях всех озер. Грунты преимущественно илистые и илисто-торфянистые. В небольшой примеси или единично отмечен в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937. Высота 0,3-1 м. Обычный на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса пратофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных и заливаемых побережий, урезом и сплавин. Охтогидрофит. Ареал евразийский.

*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. Встречен на мелководье озера Беловского в сообществах *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973 на глубине 0,5 м. Грунты илистые. Высота 0,80-2 м. Не часто встречающийся на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых прибрежий. Охтогидрофит. Ареал голарктический.

*Zizania aquatica* L. Встречен в прибрежьях озер Великого и Шачебольского. Отмечен единично в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937 на глубине 0,3 м. Грунты илистые. Высота 1-2 м. Введен в культуру. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых прибрежий. Охтогидрофит. Ареал североамериканский.

#### ARACEAE JUSS.

*Calla palustris* L. Встречается на озерах Студенец, Мостовное. Иногда растет в неглубокой (до 0,5 м) воде. Грунты преимущественно торфя-

нистые, реже - илесто-торфянистые. Высота 0,15-0,3 м. Индикатор евтрофных и ацидотрофных водоемов с незначительным колебанием уровня воды, илесто-торфянистых и торфянистых донных отложений. Отмечен единично в сообществах *Caricetum gracilis* (Almquist 1929) R.Тх. 1937, *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Не массовый на изученных озерах вид. В составе гидрофильной флоры является факультативным компонентом комплекса палюдофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами сплавин и заливов. Улигинозофит. Ареал голарктический.

#### LEMNACEAE S.F.GRAY

*Lemna minor* L. Встречается в защищенных заливах и микропонижениях всех озер, иногда на открытой акватории. Растет под пологом воздушно-водных растений, местами плотным ковром покрывая большие площади. Грунты илистые, илесто-торфянистые, торфянистые. Индикатор мезо-, евтрофных замкнутых или слабопроточных водоемов с илесто-песчаными донными отложениями. Доминант; субдоминант в сообществах *Stratiotetum aloidis* (Novinski 1930) Miljan 1933. Широко распространенный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий, микропонижений, сплавин и заливов. Аэрогидатофит. Ареал евразийский.

*Lemna trisulca* L. Встречается во всех озерах на мелководьях защищенных от ветра и волнения заливов, в микропонижениях, реже на открытой акватории. Формирует «подводные луга» на глубинах до 1-1,5 м. Грунты преимущественно глубокие илистые и илесто-торфянистые. Индикатор мезоевтрофных незагрязненных водоемов, илесто-торфяных донных отложений. Доминант; субдоминант в сообществах *Stratiotetum aloidis* (Novinski 1930) Miljan 1933, *Potametum perfoliati* (W.Koch 1926) Pass. 1965, *Elodeetum canadensis* Eggler 1933, *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Ceratophylletum demersi* (Soo 1928) Eggler 1933. Обычный на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий, микропонижений, сплавин и заливов. Эугидатофит. Ареал плейстоценовый.

*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Встречается в затопленных участках всех озер с глубинами 1-1,5 м. Грунты илистые и илесто-торфянистые. Вместе с *Lemna minor* формирует сообщества *Lemno-Spirodeletum polyrrhizae* W.Koch 1954. Может покрывать большие площади. Индикатор водоемов с сильным антропогенным евтрофированием. Широко распространенный на изученных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий, микропонижений, сплавин и заливов. Аэрогидатофит. Ареал плейстоценовый.

#### SPARGANIACEAE RUDOLPHI

*Sparganium emersum* Rehm. Встречается в прибрежьях озер Ешки, Великого, Старого Куреевского, Нового Куреевского, Согожского, Пере-

делицких водоемах, Беловского, Шехромского на глубинах от 0,7 до 1,5 м. Грунты илистые. Высота 0,3-0,5 м. Индикатор участков с постоянным поверхностным подтоплением, мезо-, евтрофных водоемов с колебанием уровня воды, илисто-песчаных донных отложений. Субдоминант в сообществах *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Sagittarietum sagittifolii* Zub 1994. Обычный для изученных озер вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами открытых побережий, микропонижений и заливов. Гидроохтофит. Ареал голарктический.

*Sparganium erectum* L. Встречается в прибрежьях всех озер, за исключением Беловского, Яхробольского, Кухольного. Растет на глубинах от 0,2 до 1,5 м. Грунты илистые, реже песчаные. Высота 0,2-1,5 м. Индикатор участков с постоянным подтоплением, мезо-, евтрофных водоемов с колебанием уровня воды, илисто-песчаных отложений. Доминант; субдоминант в сообществах *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990, *Elodeetum canadensis* Egger 1933, *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Широко распространенный на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заливаемых побережий, урезов, открытых побережий, сплавин и заливов. Охтогидрофит. Ареал евразийский неморальный.

#### TYPHACEAE JUSS.

*Typha latifolia* L. Встречается в прибрежьях всех озер, кроме Копыто, Отноги. Растет на глубинах от 0,1 до 1,1 м. Грунты илистые и илисто-торфянистые. Высота 1-3 м. Индикатор заболоченных участков, мезо-, евтрофных водоемов с колебанием уровня воды в широких пределах, илисто-торфянистых отложений. Доминант; субдоминант в сообществах *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931, *Glycerietum maximae* Hueck 1931. Один из самых распространенных на исследованных озерах вид. Компонент гидрофитона. Отмечен в парциальных флорах, связанных с экотопами заболоченных побережий, урезов, открытых побережий, микропонижений, сплавин и заливов. Охтогидрофит. Ареал голарктический.

#### TRAPACEAE DUM.

*Trapa natans* L. Субфосильный орех, плававший в поверхностном слое воды, был обнаружен на озере Искробольском. Занос исключается. Реликт атлантического оптимума, когда этот вид распространился в более северные районы, включая Карелию. Под влиянием последующей бореализации климата выпал из состава флоры.

#### Анализ флоры

Рассматриваемая эколого-ценотическая выборка флоры изученных озер включает 120 видов, относящихся к 38 семействам и 73 родам. Сосудистых споровых 2 вида, однодольных и двудольных соответственно 57 и 61 видов, т.е. их соотношение близкое 1:1. Комплекс гидрофитона

(Hydrophyton) (Ершов, 1998; Краснова, 1996; Новосад, 1992) соответствующий «водному ядру» в понимании В.М.Катанской (Катанская, 1981), В.Н.Тихомирова и А.В.Щербакова (Тихомиров, Щербаков, 1993), представленный погруженными и плавающими формами, включает 29 видов. Ведущим семейством выступает Potamogetonaceae - 10 видов, остальные 8 семейств - Nymphaeaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae и др. представлены 1-3 видами. Комплекс гигрофитона (Hygrophyton) включает 34 вида воздушно-водных растений, относящихся к сем. Роасеae, Сурегасеae, Polygonaceae. Этот и предшествующий комплексы представлены полностью, т. е. включают все виды, встречающиеся в данных экотопах. Комплекс палюдофитона (Paludophyton) включает 15 видов, приуроченных к заболачивающимся побережьям и сплавинам. К комплексу псаммофитона (Psammophyton) относятся 14 видов, экогенетически связанных с сырыми приозерными и временно затопляемыми песками. Комплекс пратофитона (Pratophyton) включает 23 вида, связанные с приозерными заливаемыми на короткое время лугами. Дримофитон (Drymophyton) включает 5 видов, связанных с лесными сообществами на избыточно увлажненных экотопах. Перечисленные 4 комплекса неполные, включают только наиболее гидрофильные виды.

ТАБЛИЦА 1

Экобиоморфологическая структура флоры  
пойменных озер Верхней Волги

Тип экобиоморф	Число видов	Группа экобиоморф	Число видов
Гидроморфные	26	Эугидатофиты	14
		Аэрогидатофиты	12
Гидрогеломорфные	8	Тенагофиты	8
Геломорфные	32	Гидроохтофиты	13
		Охтогидрофиты	13
		Эвохтофиты	6
Гелогигроморфные	26	Улигинозофиты	26
Гигроморфные	8	Трихогигрофиты	8
Гигромезоморфные	12	Пелохтофиты	1
		Пелохтотерофиты	11

Экобиоморфологическая структура флоры изученных озер рассмотрена в понятиях и терминах чешского исследователя С.Гейны (Hejny, 1960), ранее апробированной в работах Д.В.Дубыны, Ю.Р.Шеляг-Сосонко (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989), А.Н.Красновой (Краснова, 1996), И.Ю.Ершова (Ершов, 1998) и других.

Как видно из таблицы 1, тип гидроморфных эковиоморф, включающий 26 видов представлен группами эугидатофитов и аэрогидатофитов. К первым (14 видов) относятся растения, весь жизненный цикл которых связан с гидрофазой и литоральной фазой; в лимозной фазе быстро отмирают (*Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris* и др.). Растения второй группы (12 видов) растут в воде, но имеют контакт с воздухом, выдерживают лимозную фазу, образуют наземные формы (*Nuphar lutea*, *Persicaria amphibia* и др.).

Тип гидрогеломорфных эковиоморф (8 видов) представлен тенагофитами, у которых прорастание и вегетация приходятся на литоральную фазу, генеративное размножение - на лимозную, обсеменение - на наземную (*Limosella aquatica*, *Callitriche palustris* и др.).

Тип геломорфных эковиоморф, включающий 32 вида дифференцирован на группы гидроохтофитов, охтогидрофитов и эвохтофитов. Первая (13 видов) включает растения, для которых оптимальной является литоральная фаза. Они также выдерживают лимозную и начало наземной фазы (*Rorippa amphibia*, *Hippuris vulgaris* и др.). Вторая группа (13 видов) включает растения, у которых короткая гидрофаза, длинная литоральная и лимозная и короткая наземная фазы (*Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris* и др.). Третья группа (6 видов) - растения, у которых жизненный цикл связан с прибрежной и болотной экофазами, гидрофаза и наземная экофаза короткие (*Carex acuta*, *Phalaroides arundinacea* и др.).

Остальные типы эковиоморф (гелогигроморфные, гигроморфные, гигромезоморфные) насчитывают 46 видов. К гелогигроморфным относятся улигинозофиты (26 видов) - растения болотных местообитаний, короткое время связанные с прибрежной экофазой и длительное - с болотной и наземной экофазами (*Cicuta virosa*, *Menyanthes trifoliata* и др.). К гигроморфным (8 видов) относятся трихогигрофиты - большая часть вегетационного периода проходит в болотной и наземной экофазах. Они способны развиваться в условиях кратковременного затопления и полного осушения (*Ranunculus repens*, *Rorippa palustris* и др.). К гигромезоморфным относятся группы пелохтофитов и пелохтотерофитов. В первую группу входят растения, которые проходят полный цикл развития в болотной экофазе, в гидрофазе находятся в состоянии анабиоза, прибрежную экофазу переносят кратковременно (*Juncus bufonius*). Ко второй группе (11 видов) относятся растения, жизненный цикл которых проходит в болотной и наземной экофазах, незначительное время могут развиваться в прибрежной экофазе (*Caltha palustris*, *Persicaria hydropiper* и др.).

В географической структуре изученной флоры преобладают виды с голарктическим, евразийским и плейстоценовым ареалами (34, 36 и 10 видов соответственно). Зонально-региональные особенности подчеркивают виды с бореальным распространением (*Carex acuta*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Menyanthes trifoliata*, *Callitriche hermaphrodita* и др. - всего 27 видов). С европейским (или паневропейским) типом ареала 8 ви-

дов - *Stratiotes aloides*, *Rumex hydrolapathum*, *Persicaria hydropiper* и др. Неморальных 25 видов - *Callitriche cophocarpa*, *Scirpus radicans*, *Butomus umbellatus*, *Glyceria maxima*, *Sagittaria sagittifolia* и др. Адвентивных видов - 3 (северо-американские *Elodea canadensis*, *Zizania aquatica*, *Epilobium adenocaulon*).

В целом флора озер отражает особенности гидрофильного компонента флоры Верхне-Волжского флористического района с учетом экологии водоемов и антропогенного фактора. Последний обусловил унификацию и синантропизацию гидрофильной флоры, следствием чего явилось преобладание в озерах широкоареальных эвритопных видов, расширяющих ценотические позиции.

### Парциальные флоры

Для водоемов Некрасовской поймы р. Волги выделено девять ПФ:

ПФ 1- заболоченные побережья - начальные стадии заболачивания со слоем торфа 20-30 см, ПФ 2 - заливаемые побережья - участки в полосе разлива вод, ПФ 3 - урезы - экотопы, отличающиеся резким переходом от поверхности водоема к суше, представляют четко выраженный экотон, ПФ 4 - открытые прибрежья со стабильным уровнем и глубинами 0-50 см, ПФ 5 - открытые прибрежья со стабильным уровнем и глубинами 50 см и более, ПФ 6 - микропонижения - небольшие углубления в осушенной полосе побережий, ПФ 7 - старые сплавины - местообитания, характеризующиеся наличием сформировавшегося слоя торфа, ПФ 8 - молодые сплавины - переплетение корневищ с маломощным слоем растительных остатков, ПФ 9 - заливы - затишные участки.

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав парциальных флор озер Некрасовской поймы

Виды	Номера парциальных флор								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	+	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>N. pumila</i> (Timm) DC.	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Nymphaea candida</i> J.Presl	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Ranunculus acris</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>R. repens</i> L.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. sceleratus</i> L.	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>S. palustris</i> Retz.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F.Gray	+	+	-	+	+	+	-	-	+

Виды	Номера парциальных флор								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>P. hydropiper</i> (L.) Spach	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. lapathifolia</i> (L.) S.F.Gray	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. maculata</i> (Rafin.) A. et D. Love	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. minor</i> (Huds.) Opiz	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Rumex aquaticus</i> L.	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. confertus</i> Willd.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	-	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	+	+	-	+	-	+	-	-	+
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	+	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	+	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>L. vulgaris</i> L.	+	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Comarum palustre</i> L.	+	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Filipendula denudata</i> (Presl) Fritsch	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. ulmaria</i> (L.) Maxim.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lathyrus palustris</i> L.	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+	+	-	-	-	+	-	-
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>E. palustre</i> L.	+	+	+	-	-	-	+	-	-
<i>E. roseum</i> Schreb.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>M. verticillatum</i> L.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	-	-	-	+	-	+	-	-	+
<i>Cicuta virosa</i> L.	+	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	+	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Sium latifolium</i> L.	+	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Galium palustre</i> L.	+	+	+	-	-	+	+	+	+
<i>G. uliginosum</i> L.	+	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Valeriana officinalis</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Solanum dulcamara</i> L.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	+	+	-	-	-	+	+	-
<i>Mentha arvensis</i> L.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+	+	-	-	-	+	-	-
<i>Stachys palustris</i> L.	+	+	+	-	-	-	+	-	-
<i>Limosella aquatica</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Veronica longifolia</i> L.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtner	-	-	-	+	-	+	-	-	+
<i>C. hermaphrodita</i> L.	-	-	-	+	-	+	-	-	+
<i>C. palustris</i> L.	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Bidens cernua</i> L.	+	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>B. radiata</i> Thuill.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. tripartita</i> L.	-	+	+	-	-	+	-	+	+
<i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ptarmica cartilaginea</i> Ledeb.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Butomus umbellatus</i> L.	-	+	-	+	+	-	-	-	+



Виды	Номера парциальных флор								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+	-	+	-	+	+	-	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Stratiotes aloides</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>P. compressus</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>P. friesii</i> Rupr.	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. lucens</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>P. natans</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. pectinatus</i> L.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>P. perfoliatus</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>P. pusillus</i> L.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>P. trichoides</i> Cham.et Schlecht.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Zannichellia palustris</i> L.	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Iris pseudacorus</i> L.	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Juncus articulatus</i> L.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>J. bufonius</i> L.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>J. compressus</i> Jacq.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	+	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Carex acuta</i> L.	+	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>C. aquatilis</i> Wahl.	+	+	+	+	-	+	+	-	-
<i>C. diandra</i> Schrank	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>C. pseudocyperus</i> L.	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>C. rostrata</i> Stok.	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>C. vesicaria</i> L.	+	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>C. vulpina</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cyperus fuscus</i> L.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	-	+	+	+	-	+	-	-	+
<i>Eleocharis mamillata</i> Lindb.	+	+	+	+	-	+	-	-	+
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	-	+	-	-	+
<i>Scirpus lacustris</i> L.	+	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>S. radicans</i> Schkuhr	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. sylvaticus</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	+	+	+	-	-	+	+	+	+
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	-	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>A. geniculatus</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>G. maxima</i> (Hartm.) Holmb.	-	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	+	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rausch.	+	+	+	-	-	-	-	-	-

Виды	Номера парциальных флор								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Poa palustris</i> L.	+	+	+	-	-	-	+	+	-
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Zizania aquatica</i> L.	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Calla palustris</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Lemna minor</i> L.	-	-	-	+	+	+	-	+	+
<i>L. trisulca</i> L.	-	-	-	+	+	+	-	+	+
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	-	-	-	+	+	+	-	+	+
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>S. erectum</i> L.	-	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>Typha latifolia</i> L.	+	-	-	+	+	+	+	+	+

Примечание: + - присутствие, — - отсутствие.

Количество видов в каждой ПФ дано в табл.2, наибольшим видовым разнообразием отличаются ПФ 2 - 71 вид, ПФ 9 - 50, ПФ 6 - 49 и ПФ 1 - 49. По степени встречаемости в сложении растительного покрова определялась парциальная активность видов: слабоактивные, с участием в одной-трех ПФ - 79 видов (*Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Caltha palustris* и др.) Это виды со сравнительно узким диапазоном местообитаний. Средне-активных видов, встречающихся в четырех-шести ПФ - 37 (*Persicaria amphibia*, *Rorippa palustris*, *Comarum palustre*, *Cicuta virosa* и др.) Это виды, которые нередко могут образовывать водную и наземную формы, с более широкой амплитудой местообитаний. Высокоактивных видов, участвующих в семи-девяти ПФ - 6 (*Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Agrostis stolonifera*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Typha latifolia*). В большинстве это эвритопные, высококонкурентные виды.

ТАБЛИЦА 3

Матрица абсолютных и относительных мер сходства

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	<b>48</b>	33	22	13	5	31	25	12	15
2	39	<b>70</b>	40	12	5	27	17	9	15
3	33	56	<b>40</b>	9	3	16	14	9	11
4	17	12	12	<b>42</b>	28	23	5	9	37
5	6	5	4	55	<b>37</b>	13	2	7	33
6	48	30	22	34	18	<b>48</b>	17	13	25
7	50	21	26	8	3	29	<b>27</b>	11	8
8	21	11	18	17	14	24	31	<b>19</b>	14
9	18	14	14	67	61	34	11	25	<b>50</b>

Примечание: Над диагональю - абсолютные меры сходства, под диагональю - относительные меры сходства, по диагонали - количество видов в каждой парциальной флоре, 1-9 - номера парциальных флор.

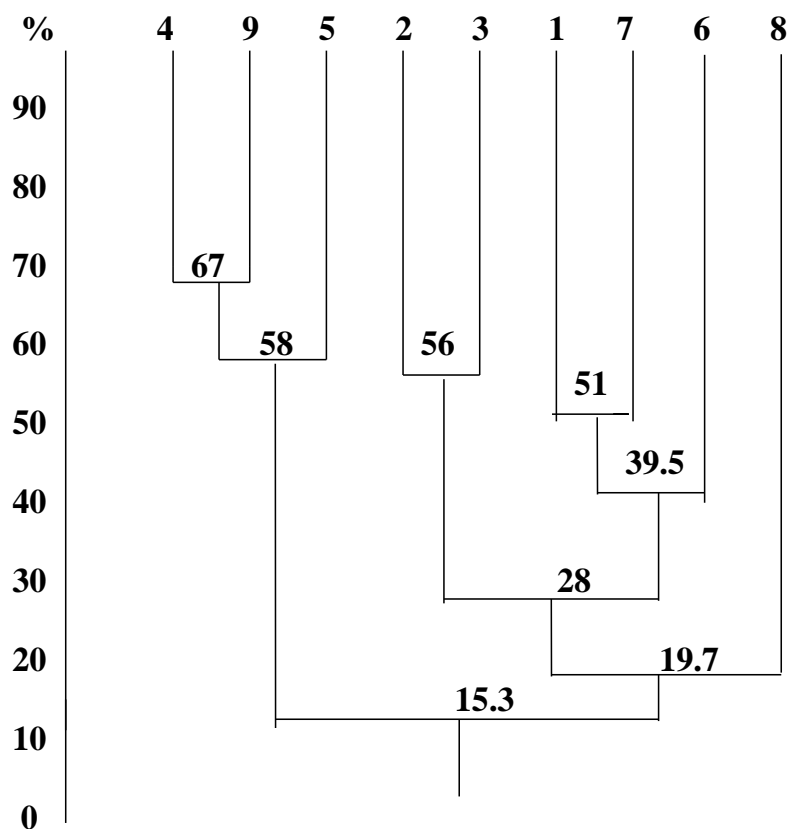


Рис.1. Дендрограмма среднего сходства видового состава парциальных флор Некрасовской поймы

1 - ПФ заболоченных побережий; 2 - ПФ заливаемых побережий; 3 - ПФ урезов; 4 - ПФ открытых побережий со стабильным уровнем и глубинами 0-50 см; 5 - ПФ открытых побережий со стабильным уровнем и глубинами 50 см и более; 6 - ПФ микропонижений; 7 - ПФ старых сплавин; 8 - ПФ молодых сплавин; 9 - ПФ заливов.

Анализ дендрограммы (рис. 1), построенной по данным матрицы абсолютных и относительных мер сходства (табл. 3) показывает, что при уровне сходства 15,3% флора изученных озер образует два класса. Первый соответствует собственно водной флоре в узком понимании - ПФ 4, ПФ5 и ПФ9. Второй класс соответствует болотной флоре - ПФ 1, ПФ2, ПФ3, ПФ6, ПФ7, ПФ8. Связь между ними осуществляется в основном за счет ге-

ломорфных видов с высокой парциальной активностью. В первом классе наибольшую степень сходства (67%) показывают ПФ 4 и ПФ 9, число общих видов составляет 37. Отличие ПФ 4 заключается в наличии типично прибрежных видов *Rumex hydrolapathum*, *Carex aquatilis*, *Scolochloa festuacea* и др. ПФ 9 характеризуется участием *Nuphar pumila*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton compressus*, *P. perfoliatus* и др, предпочитающих глубины, более 50 см. Между ПФ 4 и ПФ 5 степень сходства составляет 58%, общих видов 28. ПФ 5 отличается присутствием *Stratiotes aloides*, *Potamogeton compressus*, *P. friesii*, *P. lucens*, *P. natans* и др. ПФ 4 и ПФ 5 часто контактируют и формируют классический эколого-ценотический ряд растительности. Эти экотопы соответствуют двум флороценотипам: погруженных и плавающих на поверхности воды растений и гидрофильного высокотравья. Их эволюция проходила сопряженно. В целом, ПФ 4, ПФ 5 и ПФ 9 соответствуют экологическому ряду близких местообитаний. ПФ 5 представляет собой обедненный вариант ПФ 4 и ПФ 9, в ней отсутствуют воздушно-водные виды. ПФ 5 характеризуют 2 вида : *Potamogeton friesii* и *P. obtusifolius*. Их развитие на большой глубине объясняется приуроченностью к участкам, богатым мелкодисперсными илистыми отложениями, и способностью к фотосинтезу при слабом освещении.

Второй класс при уровне сходства 19,7% распадается на два подкласса: ПФ 1, ПФ 2, ПФ 3, ПФ 6, ПФ 7 и ПФ 8. При уровне сходства 28% первый подкласс объединяет две группы, количество общих видов достигает 24. В первой группе между ПФ 2 и ПФ 3 уровень сходства 56%, общих 40 видов, в основном это гелогигроморфные виды. Все виды ПФ 3 входят во ПФ 2. Виды, связанные только со ПФ 2 не встречаются в ПФ 3 из-за волнобоя. Между ПФ 1 и ПФ 7 уровень сходства составляет 51%, общих видов, представляющих водно-болотную группировку - 26. Эти ПФ имеют близкие условия увлажнения, минерального питания, аэрации. При уровне сходства 39,5% ПФ 1 объединяется с ПФ 6, общих видов - 32. Виды, характеризующие ПФ 6 (*Myosoton aquaticum*, *Hippuris vulgaris*, *Utricularia vulgaris*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*) для своего развития требуют большей обводненности, в этом и состоит отличие ПФ 1 и ПФ 6 по экологическим условиям. Второй подкласс включает ПФ 8, в ней 19 видов, корневища которых образуют при переплетении плавающий растительный ковер - *Typha latifolia*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* и др. ПФ 8 достаточно обособлена, в субстрате повышено содержание зольных элементов. Более тесная связь наблюдается с ПФ 1, общих видов 12. В основном это гелогигроморфные виды : *Cicuta virosa*, *Galium palustre*, *Menyanthes trifoliata* и др.

ТАБЛИЦА 4

Матрица мер включения

	↓	1	2	3	4	5	6	7	8	9	←
1		100	47	55	31	14	65	93	63	30	
2		69	100	100	29	14	56	63	47	30	
3		46	57	100	21	8	33	52	47	22	
4		27	17	22	100	76	48	19	47	74	
5		10	7	7	66	100	27	7	37	66	
6		64	38	40	55	35	100	63	68	50	
7		52	24	35	12	5	35	100	58	16	
8		25	13	22	21	19	27	41	100	28	
9		31	21	27	88	89	52	30	74	100	

Примечание: стрелками указаны направления включения, 1-9 - номера парциальных флор

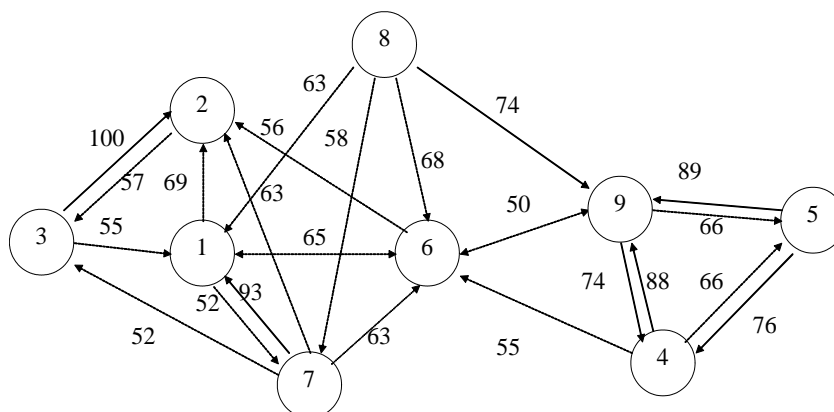


Рис. 2. Ориентированный граф включения парциальных флор. Обозначения те же, что на рис. 1.

Ориентированный граф (рис. 2) построен по данным матрицы мер включения (табл. 4) методом выделения наиболее сильных связей. На дугах ориентированного графа даны значения мер включения ( % ), прямыми стрелками последовательно показаны связи включения меньшей флоры в большую по числу видов, штриховыми стрелками обозначены менее значимые связи. Анализ ориентированного графа включения подтвер-

дил данные, что флора озер образует два класса, но при этом позволил выявить более тонкие связи и соподчиненность между различными ПФ.

В целом для водоемов Некрасовской поймы выделено девять ПФ. Наибольшим видовым разнообразием отличается ПФ 2. Высокоактивных по степени встречаемости в сложении растительного покрова отмечено 6 видов. Флора изученных озер образует два класса: первый соответствует собственно водной флоре, второй - болотной флоре. Используемый метод позволил объективно выделить связи и соподчиненность ПФ озер Некрасовской поймы.

Синтаксономическая структура растительности

Класс Lemnetea R. Tx. 1955

Сообщества, относящиеся к этому классу, часто встречаются на изученных озерах. Наибольшего развития достигают в небольших по площади малых водоемах. В более крупных, из-за частого перемешивания вод вследствие ветра и движения лодок, они приурочены к заливам и защищенным бережьям. Развитию сообществ этого класса благоприятствует увеличивающееся евтрофирование, богатые грунты, незначительные глубины и хорошая прогреваемость. Класс представлен двумя порядками и двумя союзами.

Порядок Lemnetalia R. Tx. 1955

Союз Lemnion minoris R. Tx. 1955

Ассоциация Lemnetum trisulcae Soo 1927

Диагностический вид - *Lemna trisulca* L.

Морфология. Сообщества приурочены к придонным слоям, образуя подобие «подводных лугов» с общим проективным покрытием во всех случаях 100 %. Диагностический вид *Lemna trisulca* имеет участие 60- 90 %. Из других видов с суммарным покрытием 20-30 % отмечены *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*. Ассоциация сложена 5 видами.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Отного, Студенец, Великом, Согожском, Переделицких водоемах, Ешка.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, в открытых бережьях с глубинами от 50 см до 200 см на илистых и торфянистых грунтах.

Динамика. В связи с прогрессирующим заболачиванием и заторфовыванием водоемов, сообщества расширяют занимаемые площади.

Ареал. В целом соответствует ареалу вида. В Европе сообщества представляют характерный элемент растительности мезо-эвтрофных инфра-галинных пресноводных водоемов преимущественно искусственных с илистыми и илисто-песчаными грунтами.

Ассоциация Lemno-Spirodeletum polyrhizae W. Koch. 1954

Диагностические виды - *Lemna minor* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.

Морфология. Сообщества больших площадей не занимают. Общее проективное покрытие достигает 90-100 %. Диагностические виды *Lemna*

*minor*, *Spirodela polyrhiza* встречаются с покрытием от 20 до 50 % каждого. Из других видов отмечены *Lemna trisulca*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Ceratophyllum demersum*.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Студенец, Изогнутом, Мостовном, Великом, Кухольном, Яхробольском, Круглом, Копыто.

Экология. Сообщества отмечены в затишных участках: в заливах, в открытых прибрежьях, не испытывающих волнения с глубинами до 150 см с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. Часто развивается под пологом воздушно-водных растений.

Динамика. Стабильные сообщества. За десятилетний период занимаемые площади изменились незначительно.

Ареал. В европейской части ареала сообщества ассоциации широко распространены на евтрофных водоемах.

Порядок Hydrocharitetalia Rubel 1933

Союз Hydrocharition Rubel 1933

Ассоциация Hydrocharitetum morsus-ranae Van Langend. 1935

Диагностический вид - *Hydrocharis morsus-ranae* L.

Морфология. Сообщества встречаются небольшими пятнами вдоль сплавин, в заводях, узкими прерывистыми полосами вдоль берегов. Занимаемые площади незначительны. Общее проективное покрытие достигает 100 %. Диагностическим видом является *Hydrocharis morsus-ranae* с участием 80-100 %. Из других видов отмечены *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Stratiotes aloides* с суммарным участием 20-30 %. Единично или с покрытием до 2-3 % отмечены *Sagittaria sagittifolia*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*. В состав ассоциации входит 10 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Студенец, Ворино, Козловских, Великом, Беловском, Яхробольском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, в микропонижениях, на мелководье и в открытых прибрежьях на глубине от 20 см до 150 см с илисто-торфянистыми и торфянистыми грунтами.

Динамика. Существенных изменений в занимаемых площадях за период исследований не произошло.

Ареал. В европейской части ареала.

Ассоциация Stratiotetum aloidis (Nowinski 1930) Miljan 1933

Диагностический вид - *Stratiotes aloides* L.

Морфология. В мелких прогреваемых озерах сообщества занимают обширные площади, подавляя развитие остальной растительности, и часто заселяют всю акваторию, образуя на поверхности воды плотные ковры с общим проективным покрытием 90-100 %. Участие диагностического вида *Stratiotes aloides* достигает 60-100 %. Из других видов отмечены *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton*

*perfoliatus*, *Nuphar lutea* с участием каждого до 10 %. В составе ассоциации отмечено 17 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Студенец, Шестая старица, Подкова, Козловских, Шачебольском, Кухольном, Переделицких водоемах, Отнога, Яхробольском, Искробольском, Великом.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, в открытых прибрежьях на глубине от 50 см до 150 см с илисто-торфянистыми грунтами и сапропелем.

Динамика. Происходит расширение площадей и смена сообществ погруженной и плавающей растительности.

Ареал. В европейской части ареала довольно обычные сообщества со сходной экологией и динамикой.

Ассоциация *Ceratophylletum demersi* (Soo 1928) Eggler 1933

Диагностический вид - *Ceratophyllum demersum* L.

Морфология. Сообщества развиваются в толще воды преимущественно в прогреваемых, защищенных от ветра и волнения участках. Встречаются пятнами или полосами и вместе с сообществами других погруженных растений формируют подобие «подводных лугов». Общее проективное покрытие достигает 100 %, участие диагностического вида - *Ceratophyllum demersum* - 80-90 %. Из других видов отмечены *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Hydrocharis morsus-ranae* с суммарным покрытием 10-20 %. В составе ассоциации отмечено 10 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Студенец, Черторойно, Яхробольском, Шачебольском, Великом, Согожском, Ешка, Беловском, Искробольском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, открытых прибрежьях, в толще воды с глубинами от 20 см до 200 см на илистых, торфянистых или илисто-торфянистых грунтах.

Динамика. Имеется тенденция в сторону сокращения занимаемых площадей и вытеснения сообществами нимфейных и телореза.

Ареал. Сообщества - обычный компонент растительности в водоемах Средней и Западной Европы.

Класс Potametea Klika in Klika et Novak 1941

Сообщества свойственны многим озерам и нередко занимают большие площади. Класс представлен порядком Potametalia W. Koch 1926 и двумя союзами.

Порядок Potametalia W. Koch 1926

Союз Potamion (W. Koch 1926) Oberd. 1957

Ассоциация Potametum perfoliati (W. Koch 1926) Pass. 1965

Диагностический вид - *Potamogeton perfoliatus* L.

Морфология. Сообщества образуют неширокие прерывистые полосы или пятна. Больших площадей не занимают. Травостой разреженный. Общее проективное покрытие достигает 20-40 %. Участие диагностического вида составляет 15-30 %. С небольшим участием отмечены *Equisetum*



*fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton compressus*, *P. pectinatus*, *Elodea canadensis*. В составе ассоциации отмечено 15 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Яхробольском, Козловских, Новом Куреевском, Великом, Ешка, Беловском, Шачебольском, Искробольском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, в открытых побережьях на глубинах от 50 см до 200 см с илистыми грунтами.

Динамика. Наблюдается сокращение площадей и вытеснение сообществами нимфейных и телореза.

Ареал. Обычные и широко распространенные на водоемах в европейской части ареала сообщества.

Ассоциация *Potametum pectinati* Carstensen 1955

Диагностический вид - *Potamogeton pectinatus* L.

Морфология. Сообщества формируют большие пятна и широкие полосы в центральной части водоемов и побережьях с общим проективным покрытием 50-100 %. Диагностический вид *Potamogeton pectinatus* достигает участия 60-80 %. Из других видов отмечены *Elodea canadensis*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides* с суммарным покрытием до 20-30 %. В составе ассоциации отмечено 9 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Изогнутом, Яхробольском, Шачебольском, Великом, Ешка.

Экология. Сообщества отмечены на мелководьях, в заливах, в открытых побережьях на глубинах от 30 см до 180 см с илисто-песчаными и илистыми грунтами.

Динамика. В озерах Ешка и Шачебольском сообщества стабильные, на других отмечено незначительное сокращение площадей.

Ареал. В европейской части ареала - самые обычные сообщества для класса экотопов заболачивающихся вод и прибойной песчаной литорали.

Ассоциация *Potametum compressi* Tomasz. 1979

Диагностический вид - *Potamogeton compressus* L.

Морфология. Сообщества образуют пятна, больших площадей не занимают. Общее проективное покрытие составляет 80-100 %, участие диагностического вида 60-90 %. Из других видов с суммарным участием до 10 % отмечены *Elodea canadensis*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton pectinatus*. Ассоциация представлена 6 видами.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Студенец, Козловских, Ешка, Великом, Шачебольском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, в открытых побережьях на глубинах от 50 см до 200 см с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами.

Ассоциация *Elodeetum canadensis* Eggler 1933

Диагностический вид - *Elodea canadensis* Michx.

Морфология. Сообщества образуют большие по площади « подводные луга », реже полосы. Общее проективное покрытие достигает 100 %, диагностического вида - 80-100 %. Из других видов с суммарным участием до 10-20 % встречаются *Nuphar lutea*, *Potamogeton compressus*, *P. natans*, *Stratiotes aloides*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Ceratophyllum demersum*. В составе ассоциации отмечено 14 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Студенец, Изогнутом, Черторойно, Яхробольском, Козловских, Великом, Переделицких водоемах, Ешка, Шехромском, Круглом, Шачебольском, Искробольском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, микропонижениях, в открытых прибрежьях, на мелководьях с глубинами от 20 см до 200 см на илистых и илисто-торфянистых грунтах.

Динамика. В озерах Ешка и Шачебольском сообщества стабильные, в остальных они сменились на смешанные полидоминантные с участием *Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca*.

Ареал. Сообщества распространены в водоемах большей части Европы, включая и европейскую часть бывшего СССР.

Союз Nymphaeion Oberd. 1957

Ассоциация Nymphaetum candidae Miljan 1958

Диагностический вид - *Nymphaea candida* J. Presl

Морфология. Сообщества сплошным ковром покрывают значительные площади акватории озер и мелководные заливы. Общее проективное покрытие колеблется от 40 до 90 %. Диагностический вид *Nymphaea candida* встречается с участием 60-90 %. Из других видов отмечены *Nuphar lutea*, *Batrachium circinatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus - ranae* с суммарным участием от 10 до 30 %. В составе ассоциации отмечено 19 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Большом Козловском, Шачебольском, Великом, Яхробольском, Согожском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, в открытых мелководьях с глубинами от 50 см до 220 см на илистых и илисто-торфянистых грунтах.

Динамика. Пионер начальной стадии заболачивания и заторфывания водоемов ("нимфейный" торф, где основу растительных микроостатков составляют кувшинковые). Однако, на отдельных водоемах ценозы кувшинки чистобелой подавляются интенсивным развитием сообществ телореза.

Ареал. Сообщества широко распространены в северной половине Европейской России. Разреженные угнетенные популяции длительное время могут существовать на болотных системах в остаточных незаторфованных водоемах.

Ассоциация Nupharetum luteae Beljavetchene 1990

Диагностический вид - *Nuphar lutea* (L.) Smith

Морфология. Общее проективное покрытие составляет от 50 до 100 %. Участие диагностического вида варьирует в пределах от 30 до 70-80 %.

Из других видов отмечены *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Potamogeton natans*, *Stratiotes aloides*, *Spirodela polyrhiza* с суммарным участием до 30-40 %. В составе ассоциации отмечено 24 вида.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Студенец, Изогнутом, Отнога, Яхробольском, Козловских, Шачебольском, Куреевских, Искробольском, Великом, Кухольном, Ешка, Беловском, Круглом, Шехромском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, в открытых мелководьях с глубинами от 40 см до 220 см на песчано-илистых и илисто-торфянистых грунтах.

Динамика. Фиксируют конечную стадию заболачивания водоемов, существуют длительно. Существенных изменений в занимаемых площадях за десятилетний период не отмечено, хотя тенденция к их сокращению имеется.

Ареал. Сообщества широко распространены в северной половине Европейской России.

Ассоциация Potametum natantis Soo 1927

Диагностический вид - *Potamogeton natans* L.

Морфология. Сообщества формируют пятна с общим прективным покрытием 50-90 %. Диагностический вид *Potamogeton natans* встречается с участием 30-80 %. Из других видов отмечены *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton compressus* с суммарным покрытием до 10-20 %. В составе ассоциации отмечено 9 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Яхробольском, Большом Козловском, Великом, Кухольном, Искробольском.

Экология. Сообщества отмечены в открытых мелководьях и заливах с глубинами от 40 см до 150 см на илистых и илисто-торфянистых грунтах.

Динамика. На указанных водоемах отмечено некоторое расширение сообществ, что связано с прогрессирующим заболачиванием озер.

Ареал. Сообщества распространены по всей Европе за исключением крайних северных районов. В северной половине европейской России изреженные популяции отмечаются на остаточных водоемах болотных экосистем.

Ассоциация Polygonetum amphibii Soo 1927

Диагностический вид - *Persicaria amphibia* (L.) S.F.Gray

Морфология. Сообщества больших площадей не занимают. Общее проективное покрытие достигает 30-40 %. Диагностический вид *Persicaria amphibia* имеет покрытие от 20 до 40 %. Ярус плавающих и погруженных растений представлен *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Potamogeton perfoliatus*, *Spirodela polyrhiza* с суммарным участием до 10 %. Из воздушно-водных растений встречены *Butomus umbellatus*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*. В составе ассоциации отмечено 10 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Шачебольском, Куреевских, Яхробольском.

Экология. Сообщества отмечены в микропонижениях, заливах, на открытых мелководьях на глубине от 10 до 100 см, на заболоченных и заливаемых побережьях, на старых и молодых сплавинах с илесто-песчаными, илесто-торфянистыми и торфянистыми грунтами.

Динамика. Отмечено расширение площадей в прибрежной зоне водоемов.

Ареал. В европейской части ареала сообщества характерны для водоемов с изменяющимся уровнем, слабопроточных или замкнутых.

Класс Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941

Сообщества свойственны всем озерам. Приурочены к побережьям с глубинами до 20-50 см, преимущественно с торфянистыми грунтами. Класс представлен 3 порядками и 3 союзами.

Порядок Phragmitetalia W. Koch 1926

Союз Phragmition W. Koch 1926

Ассоциация Phragmitetum communis (Gams 1927) Schmale 1939

Диагностический вид - *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Морфология. Общее проективное покрытие составляет 60-100 %, высота травостоя достигает 2,8-3,5 м. Диагностический вид *Phragmites australis* имеет покрытие от 30-50 до 80 %, высота растений до 3,2 м. Формирует куртины, реже полосы и кольца. Из других воздушно-водных видов отмечены *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia*, *Bidens tripartita*, *Alisma plantago-aquatica*. Ярус плавающих и погруженных растений в разреженных сообществах образуют *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nymphaea candida*. Ассоциация сложена 15 видами.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Отного, Подкова, Козловских, Шачебольском, Ешка.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, микропонижениях, на открытых побережьях с глубинами от 20 до 150 см, на старых и молодых сплавинах, на заболоченных и заливаемых побережьях, по урезу воды с песчаными, илистыми, илесто-торфянистыми и торфянистыми грунтами.

Динамика. На большинстве водоемов отмечено расширение площадей.

Ареал. Сообщества широко распространены на евразийском континенте. Ценоотического разнообразия достигают в северной половине, экологический оптимум сдвинут в южную половину.

Ассоциация *Scirpetum lacustris* Schmale 1939

Диагностический вид - *Scirpus lacustris* L.

Морфология. Общее проективное покрытие составляет 40-80 %, высота травостоя до 2,5 м. Диагностический вид *Scirpus lacustris* встречается с участием 40-60 %. Из других видов отмечены *Sparganium erectum*, *Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia*, *Glyceria maxima*, *Carex acuta*. Сильно

разреженный ярус плавающих и погруженных растений с покрытием до 10 % представлен *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides*. В составе ассоциации отмечено 35 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Яхробольском, Козловских, Шачебольском, Новом Куреевском, Искробольском, Кухольном, Ешка, Беловском, Великом, Согожском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, микропонижениях, на открытых побережьях с глубинами от 30 до 200 см, на заболоченных побережьях с илисто-песчаными, илистыми и илисто-торфянистыми грунтами.

Динамика. Сообщества отличаются стабильностью, однако, на водоемах "нимфейного" типа наблюдается сокращение площадей.

Ареал. В евразийской части ареала экологический оптимум сдвинут в лесостепные и степные области.

Ассоциация *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973

Диагностический вид - *Typha latifolia* L.

Морфология. Занимаемые площади незначительны. Общее проективное покрытие колеблется в пределах от 40 до 85 %. Высота травостоя достигает 1,6-1,8 м. Диагностический вид *Typha latifolia* отмечен с участием 40-60 %. Из других видов отмечены *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Bidens tripartita*, *Alisma plantago-aquatica*, *Carex pseudocyperus*, *Epilobium palustre*, *Glyceria maxima*, *Lycopus europeus* с суммарным участием от 5 до 30 %. Нечетко выраженный ярус плавающих растений представлен *Lemna minor*, *Nuphar lutea*, *Spirodela polyrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae* с обилием до 10 %. В составе ассоциации отмечен 31 вид.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Яхробольском, Козловских, Искробольском, Кухольном, Ешка, Отнога, Шачебольском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, микропонижениях, на открытых побережьях с глубинами от 10 до 100 см, на старых и молодых сплавинах, на заболоченных побережьях с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами.

Динамика. По-видимому имеется тенденция в сторону сокращения площадей, особенно со стороны побережий и замещения сообществами *Caricetum gracilis*.

Ассоциация *Glycerietum maximae* Hueck 1931

Диагностический вид - *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.

Морфология. Сообщества обычно формируют прибрежные полосы, на озере Шачебольском - кольцеобразные пятна, на озере Изогнутом - сплавины. Высота травостоя достигает 1,6-1,8 м, общее проективное покрытие составляет от 40 до 90 %. Диагностический вид *Glyceria maxima* встречается с участием 40-60 %. В травостое отмечены также *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Bidens tripartita*, *Carex pseudocyperus*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europeus*, *Typha latifolia*. В ярусах плавающих и погруженных видов встречаются *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*,

*Hydrocharis morsus-ranae*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*. В составе ассоциации отмечен 31 вид.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Яхробольском, Шачебольском, Новом Куреевском, Ешка, Беловском, Изогнутом.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, микропонижениях, на открытых прибрежьях с глубинами от 20 до 150 см, на молодых сплавинах, на заливаемых побережьях, по урезу воды на песчаных, илисто-песчаных и илисто-торфянистых грунтах.

Динамика. В прибрежьях отмечено сокращение площадей с заменой на сообщества *Caricetum gracilis*.

Ассоциация *Sparganietum erecti* Roll 1938

Диагностический вид - *Sparganium erectum* L.

Морфология. Сообщества образуют подобие полуколец или изогнутых коротких полос, сменяемых сообществами камыша. Высота травостоя достигает 1,3 м, общее проективное покрытие составляет от 40 до 70 %. Участие диагностического вида *Sparganium erectum* колеблется от 20 до 50 %. Из других видов отмечены *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton compressus* с суммарным покрытием не более 20 %. В составе ассоциации отмечено 8 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Яхробольском, Новом Куреевском, Искробольском, Кухольном, Шачебольском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, на открытых мелководьях с глубинами от 20 до 100 см, на молодых сплавинах, на заливаемых побережьях, по урезу воды с илисто-песчаными и илисто-торфянистыми грунтами.

Динамика. На отдельных водоемах отмечено некоторое расширение площадей.

Ассоциация *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973

Диагностический вид - *Butomus umbellatus* L.

Морфология. Сообщества встречаются в виде изреженных куртин, реже полосами вдоль прибрежий. Высота травостоя не превышает 1,2-1,5 м. Общее проективное покрытие колеблется в значительных пределах - от 35 до 90 %, диагностического вида *Butomus umbellatus* - от 30 до 60 %. Отмечены также *Sagittaria sagittifolia*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*, *Persicaria amphibia*, с незначительным участием встречены *Spirodela polyrhiza*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Potamogeton pectinatus*. В составе ассоциации отмечено 18 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Яхробольском, Шачебольском, Искробольском, Кухольном, Беловском, Новом Куреевском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, на открытых прибрежьях с глубинами от 10 до 120 см, на заливаемых побережьях с песчаными и илисто-песчаными грунтами.

Динамика. Отмечается сокращение площадей сообществ.

Ареал. Ценоотический ареал в общем соответствует географическому с наибольшим разнообразием в зоне широколиственных лесов.

Ассоциация *Equisetum fluviatile* Steffen 1931

Диагностический вид - *Equisetum fluviatile* L.

Морфология. Сообщества широко распространены в виде куртин, полос, колец. Иногда встречаются сплавины. Общее проективное покрытие колеблется от 50 до 100 %, высота травостоя от 1,2 до 2 м. Участие диагностического вида *Equisetum fluviatile* составляет 50-80 %. Из других видов отмечены *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia* с суммарным покрытием до 10 %. Ярусы плавающих и погруженных растений образуют *Lemna minor*, *Stratiotes aloides*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Spirodela polyrrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton perfoliatus*. В составе ассоциации отмечено 26 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Яхробольском, Козловских, Шачебольском, Искробольском, Кухольном, Великом, Ешка, Согожском.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, микропонижениях, на открытых мелководьях с глубинами от 10 до 50 см, на старых и молодых сплавинах, на заболоченных и заливаемых побережьях, по урезу воды с песчано-илистыми, илисто-торфянистыми и торфянистыми грунтами.

Динамика. На отдельных участках водоемов отмечено некоторое расширение площадей.

Ареал. На евразийском континенте - пионер заболачивающихся водоемов с ценоотическим разнообразием в лесных районах.

Порядок *Magnocaricetalia* Pign. 1953

Союз *Magnocaricion* W. Koch 1926

Ассоциация *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R.Tx. 1937

Диагностический вид - *Carex acuta* L.

Морфология. Сообщества часто занимают большие площади. Травостой имеет высоту до 0,9-1,1 м с общим проективным покрытием 60-70 %. Участие диагностического вида *Carex acuta* составляет 50-60 %. Из других видов отмечены *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Lythrum salicaria* и некоторые другие с суммарным участием 10-20 %. Ассоциация сложена 25 видами.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Великом, Беловском, Круглом, Шехромском, Отнога, Искробольском, Яхробольском, Ешка.

Экология. Сообщества отмечены в микропонижениях, на открытых мелководьях с глубинами до 50 см, на старых сплавинах, на заболоченных и заливаемых побережьях, по урезу воды на илистых и илисто-торфянистых грунтах.

Динамика. Отмечается расширение площадей вследствие прогрессирующего заболачивания водоемов.

Ареал. На евразийском континенте наибольшие площади сообществ связаны с зоной темнохвойных лесов.

Союз *Cicution virosae* Hejny em. Segal in Westh. et Den Held 1969

Ассоциация *Menyanthemum trifoliatum* Grigorjev et Solm. 1987

Диагностический вид - *Menyanthes trifoliata* L.

Морфология. Сообщества физиономически отличаются от окружающей растительности и имеют вид небольших пятен или полос вдоль сплавин. Высота травостоя 50-60 см, общее проективное покрытие 80-90 %, диагностического вида до 60 %. Из других видов отмечены *Carex pseudocyperus*, *Typha latifolia*, *Carex acuta* и некоторые другие с суммарным покрытием до 30 %. Ассоциация сложена 15 видами.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Ворино, Искробольском, Мостовном.

Экология. Сообщества отмечены в заливах на глубине до 30 см, на старых и молодых сплавинах, на заболоченных побережьях с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами.

Динамика. Пионер заболачивания водоемов, не выдерживающий однако конкуренции. На Некрасовских озерах развитие сообществ подавляется *Stratiotes aloides* и другими ценотически более активными видами. За период с 1985 по 1997-1998 гг. площади сообществ существенно не изменились.

Ареал. В умеренных областях Европы чаще на верховых и переходных болотах по элементам внутриболотной гидрографической сети, по окраинам сплавин.

Порядок *Oenanthe aquatica* Hejny in Kopecky et Hejny 1965

Союз *Oenanthe aquatica* Hejny 1948 ex Neuhausl. 1959

Ассоциация *Sagittaria sagittifolia* Zub 1994

Диагностический вид - *Sagittaria sagittifolia* L.

Морфология. Сообщества куртинного типа. Высота травостоя достигает 0,8-0,9 м, общее проективное покрытие - 30-60 %. Участие диагностического вида *Sagittaria sagittifolia* составляет 30-50 %. Из других видов с участием до 10 % в травостое отмечены *Butomus umbellatus*, *Typha latifolia*. Из плавающих и погруженных видов встречаются *Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton compressus*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*. В составе ассоциации отмечено 9 видов.

Распространение. Сообщества встречаются в озерах Шачебольском, Беловском, Ешка, Искробольском, Яхробольском, Великом.

Экология. Сообщества отмечены в заливах, на открытых побережьях с глубинами от 10 до 100 см на песчаных и илистых грунтах.

Динамика. На отдельных участках некоторое сокращение площадей компенсируется расширением на других.

В целом синтаксономическая структура озер отражает общие черты состава растительности пойменных озер Верхней Волги до затопления. Это видно из сравнительного анализа наших данных с результатами иссле-



дования авторов, работавших на Средней и Верхней Волге в других районах.

### Сукцессии растительности озер

Завершающей фазой развития всех пойменных водоемов является их постепенное заболачивание и заторфовывание. Факт этот общеизвестный, вошедший в учебные пособия (Алехин, 1951; Марков, 1955; Сукачев, 1926; и др.) Не представляют исключения и озера Некрасовской поймы, на что указывают их грунты, сложенные залежами торфов и сапропелей. Озера Великое, Кухольное, Согожское, Искробольское и другие окружены болотами евтрофного типа, начавшими формироваться в голоцене. Однако болотообразовательный процесс в поймах рек в условиях аллювиального режима носит замедленный характер. После создания Горьковского водохранилища и обвалования пойменных угодий, болотообразование на изученных водоемах активизировалось и стало проходить по ускоренной схеме, аналогом которой может быть зарастание и заболачивание внепойменных водоемов. Однако интенсивность и структура зарастания и заболачивания водоемов Некрасовской поймы неодинаковы и их можно разделить на следующие типы :

1. Большие по площади собственно пойменные и притеррасные озера - Яхробольское ( с плесом Исадским), Великое, Искробольское, сохранившийся плес Согожского зарастают по типу т.н. смешанного зарастания в понимании Г.К.Корсакова и А.А.Смиренского(1956) с участием комплекса разных сообществ. Сама картина зарастания имеет довольно сложную структуру, представленную у прибрежий поясами, на остальной акватории - пятнами, куртинами, кольцами сообществ гидрофитов. При этом границы между ними выражены довольно четко и носят резкий характер. Растительность покрывает водную поверхность не полностью, образуя свободные участки в виде протоков и плесов. Воздушно-водная растительность представлена чаще сообществами *Phragmitetum australis*, *Scirpetum lacustris*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae*, *Sparganietum erecti*, *Equisetetum fluviatilis*, формирующими полупогруженные и несколько реже надводные сплавины. Интенсивное развитие сплавин на озерах Некрасовской поймы представляет их особенность и объясняется характером грунтов, где преобладают торфянистые сильно разжиженные сапропели, затрудняющие, или исключают возможность укоренения растений. Надводные сплавины характерны для защищенных экотопов - глухих заливов, подветренными участками прибрежий и др. Часто они сложены неассоциированными группировками с участием *Typha latifolia*, *Carex pseudocyperus*, *Bidens cernua*, *Phalaroides arundinacea*, *Thelypteris palustris*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Agrostis stolonifera* и других. Полупогруженные сплавины сложены каким-либо одним доминирующим видом из группы воздушно-водных растений, чаще тростником и камышом озерным, образующими куртины, массивные заросли и нередко формирующие кольца, на

распространение которых неоднократно указывалось в литературе (Матюк, 1960; Потапов, 1960; Экзерцева, 1972). Площади этих сообществ увеличились в основном в прибрежных и затишных участках. В центральной части плесов из-за ветра и движения лодок они расширились незначительно. В комплексе с пятнами сообществ воздушно-водной растительности встречается плавающая и погруженная растительность. Наибольшие площади заняты сообществами *Stratiotetum aloides*, *Nymphaetum candidae*, *Nupharetum lutei*, имеющими тенденцию к расширению площадей, что видно из сравнения результатов исследований 1985 и 1997 гг. Особенно активно захватывает новые площади *Stratiotes aloides*, формируя почти чистые сообщества и вытесняя и угнетая погруженную растительность, представленную сообществами *Ceratophylletum demersi*, *Elodeetum canadensis*. По сравнению с 1985 г. площади последних увеличились незначительно.

2. Малые по площади водоемы центральной части поймы с незначительными глубинами. По сравнению с 1985 г. через 12 лет они почти полностью заросли. В структуре растительности неизменно доминирует *Stratiotes aloides* с примесью *Ceratophyllum demersum*. Иногда встречаются пятна кувшинковых, прежде занимавшие большие площади. Озера окружены надвигающимися болотами с преобладанием в травяном покрове *Carex acuta*.

3. Озера речного типа, заходящие в пределы бортовой террасы, отличающиеся крутыми берегами, минеральными грунтами и глубинами до 5-6 м. К ним отнесены Ешка, Шачебольское, Новое Куреевское, Старое Куреевское. Существенных изменений из-за больших глубин в структуре и площадях растительности не произошло, за исключением мелководных участков, где несколько расширились площади сообществ кувшинковых и телореза.

### **Заключение**

Структура растительного покрова озер левобережной поймы Волги (Некрасовский район Ярославской области) является типичной для водоемов этой геоморфологической группы. Ее развитие до зарегулирования шло в направлении медленной и постепенной смены гидрофильных сообществ водно-болотными и болотными. После образования Горьковского водохранилища и обвалования поймы озера вышли из-под влияния аллювиального режима, что активизировало процессы прогрессивного зарастания и заболачивания. Доминируют сообщества *Scirpetum lacustris*, *Phragmitetum australis*, *Equisetetum fluviatilis*, *Nymphaetum candidae*, *Nupharetum lutei*, *Stratiotetum aloides*, имеющие тенденцию к расширению площадей.

### Литература

1. Айвазян С.А., Бежаева З.И., Староверов О.В. Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. 240 с.
2. Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. М., 1951
3. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 230 с.
4. Дубына Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Плавни Причерноморья. Киев: Наукова думка. 1989. 272 с.
5. Ершов И.Ю. Структура флоры озер Валдайской возвышенности // Биология внутренних вод. №1.1998. С.5-13.
6. Калинина А.В. Некоторые закономерности распределения растительных группировок в водоемах Молого-Шекснинского междуречья// Труды БИН АН СССР. Сер. Ш.-М.-Л. 1940. Вып. 4. С. 387-396
7. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука. 1981. 187 с.
8. Краснова А.Н. Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов европейской России ( на примере Северо-Двинской водной системы): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Спб. 1996. 32с.
9. Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск. 1999. 200 с.
10. Корсаков Г.К., Смиренский А.А. Зарастающие водоемы и их использование для ондатроводства М.,1956.
11. Кузьмичев А.И., Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В., Трусов Б.А., Краснова А.Н., Артеменко В.И., Лапиров А.Г., Ляшенко Г.Ф. Флора и растительность озер Ярославской области.// Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.,1990
12. Марков М.В. Общая геоботаника. М., 1962.
13. Марков М.В., Беляева В.В., Попова Н.К. Растительность водоемов пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР// Учен. зап. Казанского ун-та 1955, т.115, кн. 5.
14. Матюк И.С. Некоторые типы тростниковых зарослей в дельте р. Волги // Ботанический журнал 1960, т. 45, №11.
15. Потапов А.А. Кольцевидные и барьерные заросли водных растений // Природа,1960, №12.
16. Кузьмичев А.И., Краснова А.Н., Ершов И.Ю. Структура парциальных флор водоемов Русской равнины // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. 1998. Т.2. С. 214.

17. Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона. Киев: Наукова думка 1992. 278 с.
18. Сукачев В.Н. Растительные сообщества. Л., 1926.
19. Семкин Б.И., Комарова Т.А. Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуэмы на Чукотке) // Ботан. журн. 1977. Т. 62. № 1. С 54-63.
20. Тихомиров В.Н., Щербаков А.В. О некоторых подходах к анализу информации по региональным флорам водоемов // Водн. растит. внутр. водоемов и кач-во их вод. Петрозаводск. 1993. С. 66-67.
21. Фортунатов М.А., Московский Б.Д. Озера Ярославской области: Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики // Озера9. Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
22. Чижииков Н.В. Озера Ярославской области и их значение для сельского хозяйства // Краевед. зап. Ярослав. обл. краевед. музея. Ярославль, 1956. Вып.1.
23. Экзерцева В.В. Манник большой (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.) на волжских водохранилищах (биологические, экологические, фитоценологические исследования) // Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М. 1972.
24. Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологич. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3-22.
25. Юрцев Б.А. Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. 1998. Т.2. С. 184.
26. Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706-1718.
27. Hejny S. Okologiske Charakteristik der Wasser und Sumpflanzen in den slowakischen Tiefebene (Donau- und Teissgebiet). Bratislava: Vyd-vo SAV, 1960. 489s.

УДК 591.9 (285.2)

*А.Н. Краснова, А.И. Кузьмичев*

## **СТРУКТУРА ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Шекснинское водохранилище - самое северное из каскада промышленных водоемов бассейна Волги. Несмотря на фрагментарную ботаническую изученность водоема, фактологическая основа для широкого круга ботаников остается недоступной. Между тем для флористов, фитоценологов ценность представляют “Конспекты”, “Продромусы”. Этот пробел заполняют авторы этой публикации, работавшие на Шекснинском водохранилище с 1983 по 1995 гг.

Конспект флоры Шекснинского водохранилища.

Ricciaceae — Риччиевые

*Riccia Micheli* — Риччия

*Riccia fluitans* L. — Риччия плавающая

В заболачивающихся заливах на мелководьях.

Sphagnaceae Dum. — Сфагновые

*Sphagnum* L. — Сфагнум

*Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. — Сфагнум обманчивый

На подтопленных верховых и переходных болотах в Сизьменском расширении.

*S. magellanicum* Brid. — Сфагнум магелланский

На подтопленных верховых болотах.

Amblystegiaceae G. Roth — Амблистегиевые

*Amblystegium* Loeske — Амблистегий

*Amblystegium riparium* B. S. G. — Амблистегий прибрежный

В прибрежьях на подтапливаемых болотах.

Drepanocladaceae — Дрепанокладиевые

*Drepanocladus* G. Roth — Дрепанокладус

*Drepanocladus sendtneri* (Schimp.) Warnst. — Дрепанокладус Зенднера

В прибрежьях на подтапливаемых болотах.

Fontinalaceae — Фонтиналиевые

*Fontinalis* Hedw. — Фонтиналис

*Fontinalis hypnoides* Hartm. — Фонтиналис гипновидный  
У причалов на камнях, сваях, древесине.

Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb. — Плауновые  
*Lycopodium* L. — Плаун  
*Lycopodium complanatum* (L.) Holub — Плаун сплюснутый  
Подтопленные лесные опушки прибрежий оз. Белое.

Equisetaceae Rich. ex DC. — Хвощевые  
*Equisetum* L. — Хвощ  
*E. fluviatile* L. — Хвощ речной  
Приозерные участки по р. Сизьма; Мондома (нижний русловой плес).

*E. hyemale* L. — Хвощ зимующий  
Подтопленные участки к северу от о. Розбуй.

*Equisetum palustre* L. — Хвощ болотный  
Только на приозерных болотных массивах, изредка в полосе разливов водохранилища.

*E. sylvaticum* L. — Хвощ лесной  
Подтопленные лесные участки у дер. Сосновый Бор.

Aspidiaceae Mett. ex Frank — Щитовниковые, Аспидиевые  
*Dryopteris* Adans. — Щитовник  
*Dryopteris cristata* (L.) A. Gray — Щитовник гребенчатый  
Подтопленные лесные участки, среди кустарников.

Thelypteridaceae Pichi - Sermollii — Телиптерисовые  
*Thelypteris* Schimidel — Телиптерис  
*Thelypteris palustris* Schott — Телиптерис болотный  
Лесные подтопленные участки устья р. Ковжи, сплавинах.

Typhaceae Juss. — Рогозовые  
*Typha* L. — Рогоз  
*Typha angustifolia* L. — Рогоз узколистный  
Устьевые участки р. Ковжи, р. Шексны у Горицкого монастыря.

*T. latifolia* L. — Рогоз широколистный  
В воде у пристаней, бытовых и рыбацких помостов, верхней полосе затопления Сизьменского расширения.

Sparganiaceae Rudolphi — Ежеголовниковые  
*Sparganium* L. — Ежеголовник

*Sparganium emersum* Rehm. — Ежеголовник всплывающий  
Затопленные устья рек Шолы, Ковжи, Сизьменское расширение.

*S. erectum* L. — Ежеголовник прямой  
В устье р. Ковжи, Сизьменское расширение.

Potamogetonaceae Dumort. — Рдестовые

Potamogeton L. — Рдест

*Potamogeton berchtoldii* Fieb. — Рдест Берхтольда  
В старицах, отшнурованных от водохранилища.

*P. compressus* L. — Рдест сплюснутый  
В заливах и старицах — Нижний речной плес; у дер. Сосновый Бор; песчаные карьеры; о-в Розбуй; Сизьменское расширение; у пристани Талицы; верховье р. Сизьмы; оз. Белое; к северу от пос. Липин Бор; р. Куность; в устье р. Ковжи.

*P. gramineus* L. — Рдест злаковый  
В заливах и старицах устье р. Ковжи, Сизьменском расширении.

*P. gramineus* f. *fluviatilis* Fries  
Заливах и старицах, устье р. Ковжи; у дер. Сосновый Бор.

*P. gramineus* f. *paucifolius* (Opiz) Fisch.  
В заливах и старицах, устье р. Ковжи.

*P. gramineus* L. x *P. lucens* L. (= *P. zizii* Mert. et Koch) — Рдест Зизи  
В заливах к сев. от пос. Липин Бор; по р. Мондоме, р. Куности; р. Шола; устье р. Ковжи.

*P. friesii* Rupr. — Рдест Фриза  
У пристани Липин Бор.

*P. lucens* L. — Рдест блестящий  
Средний русловой плес; левобрежная пойма р. Шексны к сев. от Гориц; о-в Розбуй, оз. Белое к сев. от дер. Липин Бор; по р. Мондоме, р. Куность; устье р. Ковжи.

*P. natans* L. — Рдест плавающий  
Нижний речной участок у дер. Сосновый Бор; против Гориц; выше Талиц по р. Сизьме; устье р. Ковжи; Ковжа у дер. Устьяново.

*P. obtusifolius* Mert. & Koch — Рдест туполистный  
Устьевой участок р. Шола.

*P. pectinatus* L. — Рдест гребенчатый  
Нижний речной участок; Сизьменское расширение; Иванов Бор; берег р.  
Шексны; против Гориц; Липин Бор; р. Шола.

*P. pectinatus f. laxus* Tiscl.  
Сизьменское расширение у Талицы, песчаная литораль у о. Розбуй.

*P. perfoliatus* L. — Рдест пронзеннолистный  
Нижний речной участок, у дер. Сосновый Бор; выше Талиц по р. Сизьме;  
Липин Бор; левобережная пойма Шексны; к сев. от Гориц, против Гориц;  
устьевой участок р. Ковжи (боковая).

*P. praelongus* Wulf. — Рдест длиннейший  
Выше Талиц, по р. Сизьме; устье р. Ковжи.

*P. thrichoides* Cham. & Schlecht. — Рдест волосовидный  
По р. Сизьме; р. Шоле; устье р. Ковжи.

Zannichelliaceae Dumort. — Цанникеллиевые  
*Zannichellia* L. — Цанникеллия  
*Zannichellia palustris* L. — Цанникеллия болотная  
Илистый берег у дер. Устьяново.

Juncaginaceae L.C. Rich. — Ситниковидные  
*Triglochin* L. — Триостренник  
*Triglochin palustre* L. — Триостренник болотный  
Влажные участки по р. Сизьме в районе Талиц.

Alismataceae Vent. — Частуховые  
*Alisma* L. — Частуха  
*Alisma jusepczukii* Tzvel. — Частуха Юзепчука  
Илистые отмели. Нижний русловой плес.

*A. lanceolatum* With. — Частуха ланцетолистная  
Илистый берег у дер. Устьяново.

*A. plantago-aquatica* L. — Частуха подорожниковая  
Песчаные и илистые грунты у Гориц на берегу Шексны; 65 км к северу от  
о. Розбуй; устье р. Ковжи; нижний речной участок.

*Sagittaria* L. — Стрелолист  
*Sagittaria sagittifolia* L. — Стрелолист обыкновенный  
Заиленные пески в устье р. Ковжи (боковой), в неглубокой воде прибре-



жий.

Butomaceae Rich. — Сусаковые  
*Butomus* L. — Сусак  
*Butomus umbellatus* L. — Сусак зонтичный  
Отмели водохранилища, не часто.

Hydrocharitaceae Juss. — Водокрасовые  
*Elodea* Michx. — Элодея  
*Elodea canadensis* Michx. — Элодея канадская  
У пристани Горицы; левобережная пойма р. Шексны к сев. от Гориц;  
Оз. Белое; к сев. от дер. Липин Бор; р. Куность; устье р. Ковжи.

*Hydrocharis* L. — Водокрас  
*Hydrocharis morsus-ranae* L. — Водокрас лягушачий  
Небольшие заливы в устье р. Ковжи (боковая), Сизьменское расширение  
в заболоченных водах.

*Stratiotes* L. — Телорез  
*Stratiotes aloides* L. — Телорез алоэвидный  
О-в Розбуй; устье р. Ковжи; Сизьменское расширение.

Poaceae Barnhart — Злаковые  
*Agrostis* L. — Полевица  
*Agrostis canina* L. — Полевица собачья  
Заболоченные берега, иногда на старых сплавинах.

*A. stolonifera* L. — Полевица побегообразующая  
На песчаных косах водохранилища, заболоченных побережьях, иногда в  
неглубокой воде, в осочниках.

*Alopecurus* L. — Лисохвост  
*Alopecurus aequalis* Sobol. — Лисохвост короткоостный  
В полосе литорали о-ва Розбуй; нижний речной плес; устье р. Ковжи в не-  
глубокой воде.

*A. arundinaceus* Poir. — Лисохвост тростниковидный  
Заболоченные берега оз. Белое.

*A. geniculatus* L. — Лисохвост коленчатый  
Сырые заболоченные луга в устье р.р.Ковжи, Мондомы, Сизьмы.

*Anthoxanthum* L. — Пахучеколосник  
*Anthoxanthum odoratum* L. — Пахучеколосник душистый

На слегка подтапливаемых водохранилищем лесных опушках.

*Calamagrostis* Adans. — Вейник

*A. canescens* (Web.) Roth — Вейник седеющий

В пойменных зарослях кустарников.

*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., C.A.Mey. & Scherb. — Вейник незамеченный

На сырых и подтопленных водохранилищем лугах.

*C. phragmitoides* C. Hartm. — Вейник тростниковидный

На сырых и подтопленных водохранилищем лугах среди кустарников.

*Dactylis* L. — Ежа

*Dactylis glomerata* L. — Ежа сборная

Повсеместно на прибрежных лугах высокого уровня, иногда подтопленных.

*Deschampsia* Beauv. — Щучка

*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. — Щучка дернистая

На подтопленных лугах.

*Elytrigia* Desv. — Пырей

*Elytrigia repens* (L.) Nevski — Пырей ползучий

На подтопленных лугах, опушках.

*Festuca* L. — Овсяница

*Festuca pratensis* Huds. — Овсяница луговая

Влажные пески в устье р. Мондомы на прибрежных лугах.

*Glyceria* R. Br. — Манник

*G. fluitans* (L.) R. Br. — Манник плавающий

Сырые берега в прибрежной зоне водохранилища; нижний русловой плес.

*G. maxima* (C. Hartm.) Holmb. — Манник большой

В прибрежной зоне водохранилища; р. Сизьма в районе Талиц.

*Phalaroides* N. M. Wolf — Двукисточник

*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. — Двукисточник тростниковый

На подтопленных лугах, в полосе осочников.

*Phleum* L. — Тимофеевка

*Phleum pratense* L. — Тимофеевка луговая

На прибрежных слабо подтопляемых лугах.

*Phragmites* Adans. — Тростник

*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. — Тростник южный, обыкновенный

Повсеместно, на побережьях, отмелях, у урезов.

*Poa* L. — Мятлик

*Poa palustris* L. — Мятлик болотный

Заболоченные берега в полосе осочников.

*P. trivialis* L. — Мятлик обыкновенный

В зарослях ольхи серой в устье р. Куность.

*Scolochloa* Link — Тростянка

*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link — Тростянка овсяницеvidная

В прибрежной зоне оз. Белое, на отмелях водохранилища.

*Zizania* L. — Цицания

*Zizania aquatica* L. — Цицания водная

Берега водохранилища в устье р. Ковжи.

Cyperaceae Juss. — Осоковые

*Bolboschoenus* (Aschers.) Palla — Клубнекамыш

*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla — Клубнекамыш морской

Изредка на мелководьях у пристаней.

*Carex* L. — Осока

*Carex acuta* L. — Осока острая

На заболоченных берегах оз. Белое; на мелководьях. Формирует пояс осочника.

*C. appropinquata* Schum. — Осока своеобразная

На заболоченных и подтопляемых лесных участках оз. Белое, прибрежных болотах.

*C. caespitosa* L. — Осока дернистая

На влажных и подтопляемых прибрежных лугах, прибрежных евтрофных болотах.

*C. cinerea* Poll. — Осока пепельно-серая

На заболоченных и подтопляемых лесных участках, заболоченных лугах.

*C. diandra* Schrank — Осока двутычинковая

На прибрежных болотах, заболоченных лугах.

*C. elongata* L. — Осока удлиненная  
На подтопленных лесных участках.

*C. flava* L. — Осока желтая  
На сырых и заболоченных берегах оз. Белое.

*C. hirta* L. — Осока коротковолосистая  
На песчаных косах, сырых песчаных побережьях.

*C. juncella* (Fries) Th. Fries — Осока ситничек  
На заболоченных лугах.

*C. lasiocarpa* Ehrh. — Осока волосистоплодная  
На подтопленных прибрежных болотах.

*C. leporina* L. — Осока заячья  
На подтопленных лесных опушках у оз. Белое.

*C. nigra* (L.) Reichard — Осока черная  
На прибрежных заболоченных лугах.

*C. pseudocyperus* L. — Осока ложносытевидная  
На сплавинах, в полосе осочников, прибрежных подтопленных лиственных лесах.

*C. rhynchophysa* C.A. Mey. — Осока вздутоносая  
На заболоченных лугах, приречных подтопленных болотах.

*C. rostrata* Stokes — Осока вздутая,бутыльчатая  
На заболоченных участках в поймах подтопленных рек, прибрежных болотах.

*C. vesicaria* L. — Осока пузырьчатая  
На заболоченных прибрежных лугах.

*C. vulpina* L. — Осока лисья  
На заболоченных участках в поймах подтопленных рек на песчаных и супесчаных грунтах.

*Eleocharis* R. Br. — Болотница, Ситняг  
*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. — Болотница игольчатая  
На неглубоких мелководьях с песчаными и супесчаными грунтами.

*E. palustris* L. — Болотница болотная  
Повсеместно на отмелях водохранилища, в неглубокой литорали.

*Scirpus* L. — Камыш  
*Scirpus lacustris* L. — Камыш озерный  
На открытых и полужакрытых побережьях, отмелях, мелководьях. Повсеместно.

*S. radicans* Schkuhr — Камыш укореняющийся  
Влажные и подтопленные ольшаники, влажные и сырые пески на побережьях.

*S. sylvaticus* L. — Камыш лесной  
Влажные и подтопленные ольшаники.

*Eriophorum* L. — Пушица  
*Eriophorum latifolium* Норре — Пушица широколистная  
Заболоченные и подтопленные лесные участки у оз. Белое.

Araceae Juss. — Ароидные  
*Calla* L. — Белокрыльник  
*Calla palustris* L. — Белокрыльник болотный  
На заболоченных участках к северу от о. Розбуй — 65 км; нижний русловой плёс. Затопленные прибрежные леса и болота.

Lemnaceae S.F. Gray — Рясковые  
*Lemna* L. — Ряска  
*Lemna minor* L. — Ряска малая  
На всех участках, в небольшом количестве.

*L. trisulca* L. — Ряска трехраздельная  
Во всех водоемах повсеместно; устье р. Ковжи, Сизьменское расширение. Массово развивается в заболоченных водах.

*Spirodela* Schleid. — Многокоренник  
*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. — Многокоренник обыкновенный  
Часто в неглубоких защищенных экотопах.

Juncaceae Juss. — Ситниковые  
*Juncus* L. — Ситник  
*Juncus articulatus* L. — Ситник членистый  
На сырых и влажных участках, у причалов, на сырых отмелях.

*J. bufonius* L. — Ситник жабий

Повсеместно на сырых отмелях.

*J. compressus* Jacq. — Ситник сплюснутый  
На сырых и подтопленных водохранилищем лугах в пойме р. Мондомы.

*J. conglomerates* L. — Ситник скученный  
Сырые участки водохранилища в устье р. Ковжи.

*J. filiformis* L. — Ситник волосовидный  
Сырые и заболоченные участки у оз. Белое.

*Luzula* DC. — Ожика  
*Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. — Ожика многоцветковая  
Сырые, заболоченные участки у оз. Белое.

Iridaceae Juss. — Касатиковые, Ирисовые  
*Iris* L. — Ирис  
*Iris pseudacorus* L. — Ирис ложноаировый  
Сырые участки к сев. от о-ва Розбуй, подтопленные ольшаники.

Salicaceae Mirb. — Ивовые  
*Salix* L. — Ива  
*Salix caprea* L. — Ива козья  
Сырые берега у о-ва Розбуй.

*S. cinerea* L. — Ива пепельная  
Подтопленные водохранилищем устьевые участки рек Сизьмы, Ковжи,  
Мондомы, Кунось. Часто.

*S. pentandra* L. — Ива пятичичиная  
Подтопленные водохранилищем устьевые участки рек Сизьмы, Ковжи,  
берега о-ва Розбуй.

*S. phylicifolia* L. — Ива филиколистная  
В кустарниках — нижний русловой плес; у дер. Иванов Бор.

*S. triandra* L. — Ива трехчичиная  
В зарослях кустарников на подтопленных водохранилищем устьевых  
участках у дер. Липин Бор; на побережьях оз. Белое.

Betulaceae S. F. Gray — Березовые  
*Alnus* L. — Ольха  
*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. — Ольха клейкая  
В подтопленных прибрежных лесах, у дер. Липин Бор; устье Ковжи.

*A. incana* (L.) Moench — Оляха серая  
По сырым и заболоченным прибрежным лесам, в зарослях кустарников.

*Betula* L. — Береза  
*Betula humilis* Schrank — Береза приземистая  
На подтопленных травяно-моховых клюквенных болотах.

*B. pubescens* Ehrh. — Береза пушистая  
На участках приозерных лесных мезотрофных болот нижнего приплотинного плеса.

Cannabaceae Endl. — Коноплевые  
*Humulus* L. — Хмель  
*Humulus lupulus* L. — Хмель выющийся  
В сырых приозерных подтопленных лесах у дер. Липин Бор; устье р. Ковжи.

Urticaceae Juss. — Крапивные  
*Urtica* L. — Крапива  
*Urtica dioica* L. — Крапива двудомная  
Прибрежные сероольшаники по р. р. Мондоме, Ковже у дер. Устьяново; выше пристани Талицы по р. Сизьме.

Aristolochiaceae Juss. — Кирказоновые  
*Asarum* L. — Кирказон  
*Asarum europaeum* L. — Кирказон европейский  
На слегка подтопленных водохранилищем лесных опушках оз. Белое. Не часто.

Polygonaceae Juss. — Гречишные  
*Bistorta* Hill — Бисторта  
*Bistorta major* S.F. Gray — Горец змеиный, Раковые шейки  
На заболоченных лугах побережий с выклинивающимися водами.

*Persicaria* Hill — Персикария  
*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray — Персикария земноводная, горец земноводный  
Мелководья, влажные и сырые участки по р. Сизьма в районе Талиц; устье р. Ковжи; на затишных участках против Гориц.  
*P. amphibia* L. f. *aquatica* Leyss. — К сев. от дер. Липин Бор; о-в Розбуй.

*P. hydropiper* (L.) Spach — Персикария перечная, горец перечный  
Иногда на сырых отмелях.

*P. lapathifolia* (L.) S.F. Gray — Персикария щавелелистная  
На сырых отмелях водохранилища.

*P. minor* (Huds.) Opiz — Персикария малая, горец малый  
На сырых отмелях о-ва Розбуй; в устье р. Ковжи.

*Polygonum* L. — Горец  
*Polygonum aviculare* L. — Горец птичий  
На временно сырых отмелях о-ва Розбуй; в устье р. Ковжи.

*Rumex* L. — Щавель  
*R. acetosa* L. — Щавель кислый  
На сырых приозерных отмелях, лугах, у причалов и пристаней Липин Бор;  
р. Мондома.

*R. aquaticus* L. — Щавель водный  
На сырых отмелях в осочниках по р. Куность.

*R. confertus* Willd. — Щавель конский  
На сырых приозерных отмелях, лугах, у причалов и пристаней Липин Бор;  
р. Мондома.

*R. hydrolapathum* Huds. — Щавель  
На сырых отмелях у дер. Устьяново.

*R. longifolius* DC. — Щавель длиннолистный  
На сырых отмелях и среди кустарников.

*R. maritimus* L. — Щавель приморский  
На сырых отмелях в устье р. Ковжи.

*R. obtusifolius* L. — Щавель туполистный  
На сырых отмелях.

*R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. — Щавель ложносолончаковый  
На сырых отмелях, чаще у уреза воды оз. Белое, р. Мондома.

Caryophyllaceae Juss. — Гвоздичные  
*Cerastium* L. — Ясколка  
*Cerastium holosteoides* Fries — Ясколка дернистая  
Отмели в прирусловой части р. Куность.



*Coronaria Hill* — Горицвет  
*Coronaria flos-cuculi* (L.) R. Вг. — Горицвет кукушкин  
Среди сырых кустарников, на послелесных лугах.

*Myosoton Moench* — Мягковолосник  
*Myosoton aquaticum* (L.) Moench — Мягковолосник водный  
На влажных местах оз. Белое к сев. от пос. Липин Бор, в полосе осочников.

*Psammophiliella Ikonn.* — Псаммофилиелла  
*Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn. — Псаммофилиелла постенная  
На влажных местах оз. Белое к сев. от пос. Липин Бор.

*Sagina L.* — Мшанка  
*Sagina nodosa* (L.) Fenzl — Мшанка узловатая  
На влажных песках в устье р. Ухтома.

*S. procumbens L.* — Мшанка лежачая  
На влажных местах подтопленных водохранилищем.

*Saponaria L.* — Мыльнянка  
*Saponaria officinalis L.* — Мыльнянка лекарственная  
На влажных местах в устье р. Ухтома.

*Scleranthus L.* — Дивала  
*Sceleranthus annuus L.* — Дивала однолетняя  
На сырых песчаных местах у причалов Мегра, Кунось.

*S. perennis L.* — Дивала многолетняя  
На влажных местах у дер. Ухтома, Липин Бор.

*Stellaria L.* — Звездчатка  
*Stellaria crassifolia Ehrh.* — Звездчатка толстолистная  
Сырые прибрежья водохранилища в полосе осочников.

*S. graminea L.* — Звездчатка злаковая  
Сырые места против Гориц.

*S. palustris Retz.* — Звездчатка болотная  
На влажных и сырых местах в устье р. Ковжи; р. Сизьмы; у пристани Та-  
лицы; к сев. от о-ва Розбуй; сырые места у дер. Липин Бор; нижний рус-  
ловой плес.

*Nymphaeaceae Salisb.* — Кувшинковые

*Nuphar* Smith — Кубышка

*N. lutea* (L.) Smith — Кубышка желтая

В протоках и заводях р. Куность; р. Ковжа у дер. Устьяново; устье Ковжи;  
р. Сизьма в районе Талиц; р. Шола.

*N. pumila* (Timm) DC. — Кубышка малая

В устье подтопленной р. Ковжи. Редко.

*Nymphaea* L. — Кувшинка

*N. candida* J. & C. Presl — Кувшинка белоснежная

В заливах и заводях р. Ковжи у дер. Устьяново; р. Сизьма в р-не Талиц.

Ceratophyllaceae S.F. Gray — Роголистниковые

*Ceratophyllum* L. — Роголистник

*Ceratophyllum demersum* L. — Роголистник погруженный

В прибрежье оз. Белое; к сев. от пос. Липин Бор; устье р. Ковжи.

Ranunculaceae Juss. — Лютиковые

*Batrachium* (DC.) S.F. Gray — Шелковник, Водяной лютик

*Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach — Шелковник, Водяной лютик жест-  
колистный

В затишных участках подтопленных водохранилищем рек Шексны, Сизь-  
мы, Куность, Мондомы, Ковжи.

*B. trichophyllum* (Chaix) Bosch — Шелковник, Водный лютик волосистый

Заболачивающиеся участки мелководий в Сизьменском расширении.

*Caltha* L. — Калужница

*Caltha palustris* L. — Калужница болотная

На заболоченных берегах оз. Белое, прибрежных подтопленных лесных  
участках, болотах, заболоченных лугах.

*Ranunculus* L. — Лютик

*Ranunculus acris* L. — Лютик едкий

Сырые и заболоченные прибрежья.

*R. flammula* L. — Лютик жгучий

На заболоченных берегах оз. Белое, отмелях.

*R. gmelinii* DC. — Лютик Гмелина

На заболоченных берегах оз. Белое, сырых отмелях.

*R. lingua* L. — Лютик длиннолистный

На сырых и влажных берегах, приозерных лугах и болотах, нередко на сплавине.

*R. repens* L. — Лютик ползучий

На сырых и влажных берегах, приозерных лугах и болотах.

*R. reptans* L. — Лютик стелющийся

На сырых и влажных берегах, приозерных лугах и болотах, в неглубокой воде.

*R. sceleratus* L. — Лютик ядовитый

На сырых и влажных берегах, приозерных лугах и болотах. Повсеместно.

*Thalictrum* L. — Василистник

*Thalictrum flavum* L. — Василистник желтый

Подтопленные луга в устье р. Ковжи.

*Th. simplex* L. — Василистник простой

На подтопленных лугах в устьях рек Мондомы, Ковжи.

Brassicaceae Burnett — Капустные

*Cardamine* L. — Сердечник

*Cardamine pratensis* L. — Сердечник луговой

На сырых местах, подтопленных прибрежных лугах, среди кустарников.

*Erysimum* L. — Желтушник

*Erysimum cheiranthoides* L. — Желтушник обыкновенный

На сырых местах прибрежий водохранилища.

*Rorippa* Scop. — Жерушник

*Rorippa amphibia* (L.) Bess. — Жерушник земноводный

На сырых местах, в неглубокой воде прибрежий у дер. Липин Бор, Ухто-ма.

*R. austriaca* (Crantz) Bess. — Жерушник австрийский

В сообществах торфянистых и заболоченных лугов, среди кустарников.

*R. palustris* (L.) Bess. — Жерушник болотный

На сырых заболоченных и торфянистых лугах.

*R. sylvestris* (L.) Bess. — Жерушник лесной

На сырых местах, в зарослях кустарников.

Parnassiaceae S.F. Gray — Белозоровые  
Parnassia L. — Белозор  
*Parnassia palustris* L. — Белозор болотный  
Влажные и заболоченные торфянистые подтопленные луга у Сизьменского расширения.

Grossulariaceae DC. — Крыжовниковые  
Ribes L. — Смородина  
*Ribes pubescens* (C. Hartm.) Hedl. — Смородина пушистая  
Устье р. Изольницы у дер. Поповка; по р. Шексне выше Череповца; в ольшаниках.

Rosaceae Juss. — Розоцветные  
Comarum L. — Сабельник  
*Comarum palustre* L. — Сабельник болотный  
На заболоченных и подтопленных водохранилищем лугах, евтрофных болотах у оз. Белое.

Filipendula Mill. — Лабазник  
*Filipendula denudata* (J. & C. Presl) Fritsch — Лабазник голый  
На заболоченных участках лугов, в зарослях ольхи серой, ив, среди кустарников у старых заброшенных пристаней, бытовых и рыбацких помостов. Часто.

*F. ulmaria* (L.) Maxim. — Лабазник вязолистный  
На заболоченных участках лугов, в зарослях ольхи серой, среди кустарников у заброшенных пристаней, бытовых и рыбацких помостов. Часто.

Geum L. — Гравилат  
*Geum rivale* L. — Гравилат речной  
На сырых участках среди кустарника в устье Сизьмы.

Padus Mill. — Черемуха  
*Padus avium* Mill. — Черемуха обыкновенная  
На сырых местах в прибрежных зарослях кустарников и ольшаников. Часто.

Potentilla L. — Лапчатка  
*Potentilla anserina* L. — Лапчатка гусиная  
Повсеместно в верхней полосе разливов на песчаных и илистых грунтах.

*Potentilla erecta* (L.) Raeusch. — Лапчатка прямостоящая, калган  
На приозерных торфянистых и замоховелых лугах. Довольно часто.

Fabaceae Lindl. — Бобовые

*Lathyrus* L. — Чина

*Lathyrus palustris* L. — Чина болотная

Часто встречается на заболоченных берегах среди кустарников, в полосе осочников.

*Trifolium* L. — Клевер

*Trifolium pratense* L. — Клевер луговой

На слегка подтопленных прибрежных лугах.

Polygalaceae R. Br. — Истодовые

*Polygala* L. — Истод

*Polygala amarella* Crantz — Истод горький

Сырые луга у пристаней Камешник, Ухтома.

Callitrichaceae Link — Болотниковые

*Callitriche* L. — Болотник

*C. hermaphrodita* L. — Болотник обоеполый

На неглубоких местах с песчаными грунтами.

*C. palustris* L. — Болотник болотный

В прибрежьях на обнаженных сырых грунтах и в неглубокой воде.

Elatinaceae Dumort. — Повойничковые

*Elatine* L. — Повойничек

*Elatine hydropiper* L. — Повойничек перечный

На мелководьях с песчаными грунтами.

Lythraceae J.St.-Hil. — Дербенниковые

*Lythrum* L. — Дербенник

*Lythrum salicaria* L. — Дербенник иволистный, Плакун - трава

Часто в поясе осочников по всем прибрежьям.

*Peplis* L. — Бутерлак

*Peplis portula* L. — Бутерлак портулаковый

На песчаных и илистых отмелях водохранилища.

Onagraceae Juss. — Кипрейные

*Epilobium* L. — Кипрей

*Epilobium hirsutum* L. — Кипрей мохнатый

На влажных местах в устье р. Ковжи.

*E. palustre* L. — Кипрей болотный

На влажных местах в устье р.р. Ковжи; Шола; о-в Розбуй в полосе осоч-

ников.

*E. roseum* Schreb. — Кипрей розовый  
На сырых местах. Редко.

Haloragaceae R. Br. — Сланоягодниковые  
*Myriophyllum* L. — Уруть  
*Myriophyllum spicatum* L. — Уруть колосистая  
На участках левобережной поймы р. Шексны к сев. от Гориц; устье р. Ковжи (боковой); нижний русловой плес у дер. Анисимово, выше Сизьменского расширения. В заболоченных заливах.

Hippuridaceae Link — Хвостниковые  
*Hippuris* L. — Хвостник, Водяная сосонка  
*Hippuris vulgaris* L. — Хвостник обыкновенный, в.с. обыкновенная  
В воде на дне образует довольно густые пятна к северу от о-ва Розбуй 65 км; по р. Сизьме.

Apiaceae Lindl. — Сельдерейные  
*Angelica* L. — Дудник  
*Angelica sylvestris* L. — Дудник лесной  
В подтопленных прибрежных лесах и среди кустарников.

*Cicuta* L. — Вех  
*Cicuta virosa* L. — Вех ядовитый  
На заболоченных берегах оз. Белое, Сизьменского расширения.

*Heracleum* L. — Борщевик  
*Heracleum sibiricum* L. — Борщевик сибирский  
На подтопленных водохранилищем лесных участках, оз. Белое.

*Heracleum sosnovskyi* Manden. — Борщевик Сосновского  
На заиленном участке берега у причала Горицы.

*Oenanthe* L. — Омежник  
*Oenanthe aquatica* (L.) Poir. — Омежник водяной  
На мелководьях Сизьменского расширения.

*Peucedanum* L. — Горичник  
*Peucedanum palustre* (L.) Moench — Горичник болотный  
На заболоченных берегах повсеместно, кроме нижнего руслового плёса.

*Seseli* L. — Жабрица

*Seseli libanotis* (L.) Koch — Жабрица порезниковая  
На берегах рек Ковжа, Куность, Мегра, Ухтома.

*Sium* L. — Поручейник  
*Sium latifolium* L. — Поручейник широколистный  
Часто в полосе осочников.

*Pyrolaceae* Dumort. — Грушанковые  
*Pyrola* L. — Грушанка  
*P. chlorantha* Sw. — Грушанка зеленоцветная  
На подтапливаемых водохранилищем лесных участках — левобережная  
пойма р. Шексны к северу от Гориц.

*Pyrola rotundifolia* L. — Грушанка круглолистная  
На подтопленных водохранилищем лесных участках — левобережная  
пойма р. Шексны, к северу от Гориц.

*Ericaceae* Juss. — Вересковые  
*Calluna* Salisb. — Вереск  
*Calluna vulgaris* (L.) Hull — Вереск обыкновенный  
На подтопленных участках к северу от о-ва. Розбуй, 65 км.

*Vacciniaceae* S. F. Gray — Брусничные  
*Oxycoccus* Hill — Клюква  
*Oxycoccus palustris* Pers. — Клюква болотная  
На прибрежных верховых болотах.

*Vaccinium* L. — Брусника  
*Vaccinium vitis-idaea* L. — Брусника  
На подтопленных участках лесов к северу от о-ва. Розбуй, 65 км.

*Primulaceae* Vent. — Первоцветные  
*Androsace* L. — Проломник  
*Androsace filiformis* Retz. — Проломник нитевидный  
На влажных местах у пристаней Горицы, Талицы, Липин Бор, Белозерск.

*Lysimachia* L. — Вербейник  
*Lysimachia nummularia* L. — Вербейник монетчатый, Луговой чай  
Повсеместно на подтапливаемых прибрежных лугах.

*L. vulgaris* L. — Вербейник обыкновенный  
Часто в полосе осочников.

*Naumburgia* Moench — Наумбургия

*Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichenb. — Наумбургия кистецветная  
В старицах, канавах у воды — нижний русловой плес; устье р. Ковжи; к северу от о-ва. Розбуй, 65 км.

Menyanthaceae Dumort. — Вахтовые  
*Menyanthes* L. — Вахта  
*Menyanthes trifoliata* L. — Вахта трехлистная  
На подтопленных сплавинах оз. Белое; Сизьменское расширение.

Convolvulaceae Juss. — Вьюнковые  
*Calystegia* R.Br. — Повой  
*Calystegia sepium* (L.) R.Br. — Повой заборный  
В прибрежных зарослях кустарников, у урезов.

*Convolvulus* L. — Вьюнок  
*Convolvulus arvensis* L. — Вьюнок полевой  
На приречных и приозерных лугах высокого уровня.

Polemoniaceae Juss. — Синюховые  
*Polemonium* L. — Синюха  
*Polemonium caeruleum* L. — Синюха голубая  
На подтопленных водохранилищем лесных участках.

Boraginaceae Juss. — Бурачниковые  
*Myosotis* L. — Незабудка  
*Myosotis caespitosa* C. F. Schultz — Незабудка дернистая  
На приозерных заболоченных лугах, подтопленных водохранилищем у уреза воды, в осочниках.

*M. scorpioides* L. — Незабудка болотная  
На приозерных заболоченных лугах подтопленных водохранилищем.

Lamiaceae Lindl. — Яснотковые  
*Glechoma* L. — Будра  
*Glechoma hederacea* L. — Будра плющевидная  
На сырых местах среди кустарников у дер. Липин Бор.

*Lycopus* L. — Зюзник  
*Lycopus europaeus* L. — Зюзник европейский  
На влажных местах к сев. от о-ва Розбуй, 65 км, у уреза воды, в поясе осочников.

*Mentha* L. — Мята



*Mentha arvensis* L. — Мята полевая  
На сырых местах у причалов; на влажных местах к сев. от о-ва Розбуй, 65 км.

*Prunella* L. — Черноголовка  
*Prunella vulgaris* L. — Черноголовка обыкновенная  
На участках подтопленных пойменных лугов высокого уровня.

*Origanum* L. — Душица  
*Origanum vulgare* L. — Душица обыкновенная  
На лесных участках подтопленных водохранилищем; левобережная пой-  
ма р. Шексны к сев. от Гориц.

*Scutellaria* L. — Шлемник  
*Scutellaria galericulata* L. — Шлемник обыкновенный  
В полосе ольшаника в заливе р. Мегра, у уреза воды.

*Stachys* L. — Чистец  
*Stachys palustris* L. — Чистец болотный  
В поясе осочников, у уреза воды.

*S. wolgensis* Wilensky — Чистец волжский  
На влажных местах.

*Solanaceae* Juss. — Пасленовые  
*Solanum* L. — Паслен  
*Solanum dulcamara* L. — Паслен сладко-горький  
Сырые подтопленные пойменные луга, среди кустарников, у уреза воды.

*Scrophulariaceae* Rudolphi — Норичниковые  
*Linaria* Mill. — Лянянка  
*Linaria vulgaris* Mill. — Лянянка обыкновенная  
На сырых лесных и луговых участках левобережной части поймы р.  
Шексны к северу от пристани Горицы.

*Odontites* Ludw. — Зубчатка  
*Odontites vulgaris* Moench — Зубчатка обыкновенная  
На подтопленных водохранилищем лесных опушках у оз. Белое, в поясе  
осочников.

*Pedicularis* L. — Мытник  
*Pedicularis palustris* L. — Мытник болотный  
Сырые заболоченные участки левобережной поймы р. Шексны, к северу  
от пос. Горицы; у дер. Липин Бор.

*Scorophularia* L. — Норичник  
*Scorophularia nodosa* L. — Норичник узловатый  
Сырые заросли кустарников у пристаней.

*Veronica* L. — Вероника  
*V. anagallis-aquatica* L. — Вероника ключевая  
Сырые песчаные отмели у оз. Белое.

*V. beccabunga* L. — Вероника поручейная  
Сырые подтопленные пойменные луга по р. Мондома.

*V. longifolia* L. — Вероника длиннолистная  
Сырые подтопленные пойменные луга по р. Мондома.

*V. scutellata* L. — Вероника щитковая  
Сырые слегка подтопленные пойменные луга.

*Lentibulariaceae* Rich. — Пузырчатковые  
*Utricularia* L. — Пузырчатка  
*Utricularia intermedia* L. — Пузырчатка средняя  
В мочажинах, на прибрежных обводненных участках у пос. Иванов Бор; к сев. от о-ва Розбуй, 65 км.

*U. vulgaris* L. — Пузырчатка обыкновенная  
В мочажинах, на прибрежных участках устье р. Ковжи, по р. Сизьме; выше Талиц по р. Сизьме.

*Plantaginaceae* Juss. — Подорожниковые  
*Plantago* L. — Подорожник  
*Plantago lanceolata* L. — Подорожник ланцетолистный  
На сырых участках лугов, подтопленных лесов, среди кустарников у оз. Белое.

*P. media* L. — Подорожник средний  
На влажных местах у причалов; на сырых лугах.

*Rubiaceae* Juss. — Мареновые  
*Galium* L. — Подмаренник  
*Galium palustre* L. — Подмаренник болотный  
На сырых и переувлажненных устьев рек Сизьмы, Мондомы, Куности, Ковжи,

*G. ruprechtii* Pobed. — Подмаренник Рупрехта

На сырых лугах.

*G. uliginosum* L. — Подмаренник топяной  
На сырых лесных участках подтопленных водохранилищем оз. Белое,  
приозерных болотах.

Valerianaceae Batsch — Валериановые  
*Valeriana* L. — Валериана  
*Valeriana officinalis* L. — Валериана лекарственная  
Сырые кустарники у дер. Липин Бор.

Dipsacaceae Juss. — Ворсянковые  
*Knautia* L. — Короставник  
*Knautia arvensis* (L.) Coult. — Короставник полевой  
На прибрежных лугах высокого уровня.

*Succisa* Hall. — Сивец  
*Succisa pratensis* Moench — Сивец луговой  
На подтопленных лугах среднего и низкого уровня.

Campanulaceae Juss. — Колокольчиковые  
*Campanula* L. — Колокольчик  
*Campanula patula* L. — Колокольчик раскидистый  
Сырой луг у пристани Камешник.

*C. glomerata* L. — Колокольчик скученный  
На слегка подтопленных лесных полянах у оз. Белое.

Asteraceae Dumort. — Астровые  
*Achillea* L. — Тысячелистник  
*A. millefolium* L. — Тысячелистник обыкновенный  
На сырых местах левобережной поймы Шексны к северу от Гориц; у дер.  
Иванов Бор.

*Anthemis* L. — Пупавка  
*Anthemis tinctoria* L. — Пупавка красильная  
На подтопленных водохранилищем лесных опушках у оз. Белое, на при-  
брежных лугах высокого уровня.

*Bidens* L. — Черда  
*Bidens cernua* L. — Черда поникшая  
На сырых участках в устье р. Ковжи, отмелях.

*B. radiata* Thuill. — Черда лучистая, радиальная

На сырых и переувлажненных участках в устье р. Ковжи.

*B. tripartita* L. — Черда трезраздельная  
На сырых местах у причалов, в неглубокой воде, песчаных отмелях.

*Centaurea* L. — Василек  
*Centaurea jacea* L. — Василек луговой  
На подтопленных лугах.

*C. phrygia* L. — Василек фригийский  
На подтопленных лесных участках у оз. Белое.  
*C. scabiosa* L. — Василек шероховатый  
На подтопленных лесных участках у оз. Белое.

*Cirsium* Mill. — Бодяк  
*Cirsium arvense* (L.) Scop. — Бодяк полевой  
На сырых участках по всем побережьям.

*C. oleraceum* (L.) Scop. — Бодяк огородный  
На пойменных участках подтопленных рек.

*C. palustre* (L.) Scop. — Бодяк болотный  
На сырых участках пойм подтопленных рек.

*Crepis* L. — Скерда  
*Crepis paludosa* (L.) Moench — Скерда болотная  
В устье р. Ковжи, на сырых лугах.

*Gnaphalium* L. — Сушеница  
*Gnaphalium uliginosum* L. — Сушеница топяная  
В полосе разливов на сырых местах, отмелях.

*Inula* L. — Девясил  
*Inula britannica* L. — Девясил британский  
На сырых участках в устье р. Ковжи, прибрежных лугах среднего и низкого уровня.

*Lactuca* L. — Латук  
*Lactuca sibirica* (L.) Maxim. — Латук сибирский  
На влажных и сырых участках.

*Leontodon* L. — Кульбаба  
*Leontodon autumnalis* L. — Кульбаба осенняя  
На подтапливаемых прибрежных лугах.

*Omalotheca* Cass. — Омалотека  
*Omalotheca sylvatica* (L.) Sch. Bip et F. Schultz  
(*Gnaphalium sylvaticum* L.) — Омалотека лесная  
На влажных и сырых участках по р. Шексне выше Череповца.

*Petasites* Hill — Белокопытник  
*Petasites spurius* (Retz.) Reichenb. — Белокопытник ложный  
На песчаных отмелях, после спада воды.

*Ptarmica* Hill — Птармика, Чихавка  
*Ptarmica cartilaginea* (Ledeb.) Ledeb. — Птармика хрящеватая  
На сырых участках в устье р. Ковжи.

*P. vulgaris* L. — Птармика обыкновенная  
На сырых участках в устье р. Ковжи;

*Tussilago* L. — Мать-и-Мачеха  
*Tussilago farfara* L. — Мать-и-Мачеха обыкновенная  
На сырых обнаженных грунтах, приречных осыпях.

*Senecio* L. — Крестовник  
*Senecio tataricus* Less. — Крестовник татарский  
На сырых затапливаемых пойменных лугах, устьях рек.

Продромус гидрофильной растительности Шекснинского водохранилища

Сообщ. Fontinalitetum hypnoides

K. Lemnetea R. Tx. 1955

П. Lemnetalia R. Tx. 1955

С. Lemnion Tx. 1955

Acc. Lemnetum trisulcae Soo 1927

Acc. Lemno-Spirodeletum polyrhizae W. Koch 1954

П. Hydrocharitetalia Rubel 1933

С. Hydrocharition Rubel 1933

Acc. Stratiotetum aloides Pass. 1964

Acc. Ceratophylletum demersi (Soo 1928) Eggler 1933

K. Potametea Klika in Klika et Novak 1941

П. Potametalia W. Koch 1926

С. Potamion lucentis (W. Koch 1926) Pass. 1966

Acc. Potametum perfoliati W. Koch 1926 em. Pass. 1964

Acc. Myriophylletum spicati Soo 1927

Acc. Potametum lucentis Hueck 1931

Acc. Potametum pectinati Carstensen 1955

Acc. Potametum natantis Soo

С. Nymphaeion Oberd. 1957

Acc. Nymphaeetum candidae Miljan 1958

Acc. Nupharetum lutei Beljavetchene 1990

Acc. Polygonetum amphibii Soo 1927

K. Phragmitetea R. Tx. et Preising

П. Phragmitetalia W. Koch 1926

С. Phragmition W. Koch 1926

Acc. Phragmitetum communis W. Koch 1926

Acc. Scirpetum lacustris Schmale 1939

Acc. Glycerietum maximae Hueck 1931

Acc. Scolochloetum festucaceae Mirkin et al. 1985

Acc. Butometum umbellati (Konczak 1968) Philippi 1973

Acc. Sparganietum erecti Roll 1938

Acc. Typhetum angustifoliae Pignatti 1953

Acc. Typhetum latifoliae G. Lang 1973

П. Oenanthetalia aquaticae Hejny in Kopecky et Hejny 1965

С. Oenanthion aquaticae Hejny 1948 em Neuhausl 1959

Acc. Eleocharitetum palustris Ubriszy 1948

П. Magnocaricetalia Pignatti 1953

С. Magnocaricion Koch 1926

Acc. Equisetetum fluviatilis Steffen 1931

Acc. Caricetum gracilis Almquist 1929 R. Tx. 1932

- K. Littorelletea uniflora Br.-Bl. et R. Tx. 1943  
П. Littorelletalia uniflora W. Koch 1926  
С. Eleocharition acicularis Pietch 1966 em. Dierss. 1975  
Acc. Eleocharitetum acicularis W. Koch 1926 em. Oberd.  
1957

#### Характеристика синтаксонов

Сообщество Fontinalitetum hypnoides. Фитоценозы имеют вид “подводных лугов”, приуроченных к глубинам 1-1,5 м, преимущественно на торфянистых грунтах в заболачивающихся участках заливов под защитой берегов на Сизьменском расширении. Общее проективное покрытие (ОПП) достигает 100 %, участие доминанта – 90-95 %. Из других видов в небольшой примеси отмечены *Lemna trisulca*, *Typha latifolia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton perfoliatus* и др. Указанное сообщество для Шексинского водохранилища и всего каскада волжских водохранилищ – необычное. До образования водохранилища нынешнее Сизьменское расширение представляло обширную заболоченную низину с обилием гипергигрофильного *Fontinalis hypnoides* Hartm. Сообщества этого вида впервые отмечались в 1984-1987 гг., впоследствии площади их расширились.

Ассоциация Lemnetum trisulcae. Сообщества часто имеют вид “подводных лугов”, развивающихся на глубинах до 1.0-1.5 м на илисто-торфянистых и торфянистых грунтах. Характерны для класса экотопов заболоченных и заболачивающихся вод в верховьях глухих заливов, преимущественно в Сизьменском расширении и Приплотинном плесе. ОПП составляет от 35-40 % до 90-100 %, участие доминанта от (25)30 до 80 %. Из других видов с участием 2-3 %, реже 5-10 % отмечены *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Nymphaea candida*, *Stratiotes aloides*, *Spirodela polyrhiza*.

В первые годы после образования водохранилища *Lemna trisulca* представлял массовый вид, что характерно для водоемов индустриального типа. В последующие годы происходило прогрессирующее сокращение площадей. В последующем занимаемые площади стабилизировались, хотя в отдельные годы возможны всплески массового развития.

Acc. Lemno-Spirodelletum polyrhizae. Сообщества пятнами или небольшими полосами отмечены в заливах с замедленным течением преимущественно на участках с глубинами 30-60 см с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. ОПП составляет 70-80 %, участие характерного вида 40-60 %. С участием до 5-7 % отмечены *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*, в подводном ярусе – *Lemna trisulca*. Сколько-нибудь заметных площадей сообщества не занимают и их роль в зарастании водохранилища второстепенная.

Acc. Stratiotetum aloides. Встречается в аналогичных условиях, что и две предыдущие. Сообщества приурочены к заливам на месте затоплен-

ных устьевых участков рек, прежде впадавших в Шексну и Белое озеро. Физиономически формируют тип “подводных лугов”. В период исследований плавающие формы телореза отмечались редко. Преобладающие глубины – 1.5-1.7 м. Грунты илистые и илисто-торфянистые с макроостатками древесины. ОПП достигает 100 %, участие доминанта от 25-30 % до 80 (90) %. Постоянными компонентами выступают *Lemna trisulca* (5-20 %), *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton perfoliatus* и немногие другие с участием каждого до 1-3 %. В первые годы существования водохранилища телорез не отмечался. В последующие годы происходило массовое развитие вида.

Акц. *Ceratophyllum demersi*. Сообщества приурочены к защищенным от ветра и волнения участкам со слабым течением с торфянистыми и торфянисто-илистыми грунтами на глубинах до 1.5-2.0 м. Сообщества имеют вид небольших пятен. ОПП достигает 100 %, участие доминанта 70-80 (90) %. Из других видов отмечены *Potamogeton perfoliatus* (7-10 %), *Lemna trisulca* (5-7 %), *Myriophyllum spicatum* (до 1 %) и немногие другие. После заполнения водохранилища сообщества ассоциации были широко распространены и занимали значительные площади. В последующие годы они стали сокращаться.

Акц. *Potametum perfoliati*. Сообщества характерны для всех участков водохранилища, где занимают экотопы с замедленным течением и илистыми и илисто-торфянистыми грунтами на глубинах от 30 (40) см до 0.9-1.0 м. ОПП составляет от 20-25 % до 70-80 %, участие доминанта 40-70 %. Из других видов отмечены *Lemna trisulca* (5-10 %), *Myriophyllum spicatum* (3-10 %), *Sagittaria sagittifolia* (до 5 %), *Potamogeton pectinatus* (до 5 %) и др. Роль и значение сообществ *Potamogeton perfoliati* в структуре растительности после заполнения водохранилища возрастала, что связано с широкой экологической пластичностью вида.

Акц. *Myriophylletum spicati*. Сообщества занимают закрытые от ветра и волнения участки в верховьях заливов, затопленных устьев рек. Грунты преимущественно торфянистые. Преобладающие глубины – до 1.0-1.5 м. ОПП достигает 100 %, участие доминанта ориентировочно от 30-40 % до 70-80 %. Из других видов часто встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca* с участием по 20-30 % каждого, реже – *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton perfoliatus*, *Fontinalis hypnoides*. Значительных площадей сообщества не занимают.

В первые годы существования водохранилища сообщества *Myriophylletum spicati* были преобладающими. В последующем их площади сокращались. В настоящее время они стабилизировались и приурочены к участкам, экологически оптимальным для развития вида и проявления ценоотической активности.

Акц. *Potametum lucentis*. Сообщества отмечены на всех участках водохранилища преимущественно на экотопах с замедленным течением. Грунты илистые и илисто-песчаные. Максимальные глубины составляют



до 1.0-1.5 м. ОПП достигает 60-80 %, участие доминанта – 55-80 %. Почти постоянным компонентом выступает *Potamogeton perfoliatus* (5-15 %), *Fontinalis hypnoides* (3-5 %). Единично и не во всех описаниях отмечены *Sagittaria sagittifolia*, *Lemna trisulca*. В течение всех лет исследований значительных колебаний в изменении занимаемых площадей не отмечалось.

Акц. Potamametum pectinati. Сообщества распространены по мелководьям водохранилища, хотя больших площадей не занимают. Типичные местообитания – песчаная прибойная литораль с глубинами до 40-60 см, где преобладают одно- мало видовые сообщества. Они отмечены у острова Розбуй и на речных участках. Другой тип местообитаний – неглубокие заболочивающиеся воды с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. ОПП достигает – 55-80 %, участие характерного вида – 50-80 %. В небольшой примеси – до 5-10 % отмечены *Potamogeton perfoliatus*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Eleocharis acicularis*, единично – *Sagittaria sagittifolia*, *Ceratophyllum demersum*, *Alisma plantago-aquatica*.

Акц. Potametum natantis. Сообщества характерны для затишных участков литорали в верховых заливах с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами и глубинами до 0.9-1.0 м. ОПП составляет от 50 до 80 %, участие доминанта – 30-70 %. Часто в небольшой примеси встречаются *Lemna trisulca*, *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum* с суммарным покрытием до 10-15 %. В течение периода исследований отмечена тенденция к расширению площадей ценозов.

Акц. Nymphaetum candidae. Сообщества распространены в основном в затишных заболочивающихся участках Сизьменского расширения и устьевого участка Ковжи. Грунты илисто-торфянистые и торфянистые, иногда перекрытые сильно заиленными песками. Преобладающие глубины 0.9-1.5 м. ОПП составляет 65-75 %, участие доминанта 55-65 %. Единично или в небольшой примеси отмечены *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*, *Potamogeton perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*. За период исследований отмечена тенденция к расширению площадей ценозов.

Акц. Nupharetum lutei. Сообщества часто встречаются в комплексе с предыдущей ассоциацией в аналогичных или близких экологических условиях. ОПП составляет 60-80 %, участие доминанта – 40-65 %. Единично или в небольшой примеси отмечены те же виды, что и для сообществ ассоциации *Nymphaetum candidae*.

Акц. Polygonetum amphibii. Сообщества приурочены к открытым и полужакрытым участкам с илистыми и илисто-песчаными грунтами с глубинами 70-80 (90) см. ОПП составляет 60-75 %, участие доминанта – 45-75 %. В незначительной примеси или единично отмечены *Lemna trisulca*, *Potamogeton perfoliatus*, *Sparganium emersum*, *Myriophyllum spicatum*. Отмечено сокращение площадей ценозов.

Акц. Phragmitetum australis. Сообщества широко распространены на побережьях и мелководьях водохранилища. Встречаются на участках с разной глубиной (от 5-10 до 100-150 см) на разных грунтах. ОПП состав-

ляет от 20 до 95 %, чаще 70-85 %. Участие характерного вида колеблется в пределах 20-90 % при высоте травостоя до 2.5-2.8 м. Сообщества часто одновидовые и имеют тенденцию к расширению площадей.

Асс. Scirpetum lacustris. Сообщества с доминированием *Scirpus lacustris* оказались редкими для водохранилища. Были отмечены на мелководьях против Горниц, в Сизьменском расширении, других участках и имели вид пятен площадью каждая не более 30-40 м<sup>2</sup>. Иногда представляли полупогруженные сплавины. Глубина 60-80 %, преобладающие грунты – песок, ил. ОПП составляло от 35-40 % до 65 %, высота травостоя 160-180 см. Из других видов единично отмечены *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton perfoliatus*, *Lemna trisulca*.

Асс. Glycerietum maximae. Сообщества не являются широко распространенными. Отмечены в прибрежьях острова Розбуй, возле пристани Талицы, Сизьменском расширении на илисто и илисто-торфянистых грунтах с незначительным подтоплением - до 5-10 см. ОПП составляет 65-70 %, участие доминанта 45-70 %, высота травостоя до 1.5-1.7 м. Из сопутствующих видов в небольшой примеси отмечены *Carex acuta*, *Alisma plantago-aquatica*, *Calla palustris*, *Eleocharis palustris*, *Lemna trisulca* (иногда на сыром грунте), *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *Naumburgia thyrsoiflora* и многие другие.

Асс. Scolochloetum festucaceae. Сообщества небольшими пятнами и куртинами спорадически встречаются на прибрежьях и мелководьях водохранилища на затишных и не подверженных ветру и волнению экотопах. Преобладающие глубины составляют 50-80 см; грунты — в разной степени заиленные песками. Высота травостоя достигает 170-180 см. ОПП составляет до 80 %, участие доминанта – от 45 до 70 %. Из других видов отмечены *Glyceria maxima*, *Sagittaria sagittifolia*, *Persicaria amphibia*, *Lemna trisulca*.

Асс. Butometum umbellati. Сообщества редкие для водохранилища. Встречаются небольшими пятнами, сколько-нибудь значительных площадей не занимают. Отмечены в верховье Сизьменского залива у Талиц, северо-восточном побережье Белого озера, устье Шолы и немногих других местах. Преобладающие глубины составляют 60-70 (85) см. Грунты представлены илами и заиленными песками. Высота травостоя 100 (120) см. ОПП составляет (50) 60-65 %, в редких случаях 90 %. Участие доминанта достигает 60-65 %. Единично или в небольшой примеси растут *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton perfoliatus*, *Lemna trisulca*.

Сусак зонтичный после создания водохранилища быстро расселился по прибрежьям и мелководьям, заняв большие площади, однако после 1980 года он практически выпал из структуры травостоя.

Асс. Sparganietum erecti. Сообщества в виде незначительных по площади пятен нечасто встречаются в закрытых от ветра и волнения участках на глубинах 60-70 см. Грунты илистые и илисто-торфянистые с растительными макроостатками. Высота травостоя достигает 1.0 м. ОПП

составляет от 40-45 % до 75-80 %, участие доминанта 40-60 %. Из других видов единично или в небольшой примеси отмечены *Butomus umbellatus*, *Batrachium trichophyllum*, *Potamogeton perfoliatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Lemna trisulca*.

Акц. Typhetum angustifoliae. Сообщества этой редкой для водохранилища ассоциации были отмечены на речном участке у с. Горицы в прибрежье. Глубина составляла 70-90 см, грунт – глубокий ил. Рогоз узколистный имел вид полупогруженной сплавины высотой до 2.0 м и ОПП 50-55 %. Единично отмечен *Butomus umbellatus* (по окраине сплавины). Отдельные пятна отмечались в Ковжинском расширении. По аналогии с Рыбинским водохранилищем можно предположить расширение ценоотических позиций вида.

Акц. Typhetum latifoliae. Сообщества довольно обычны для водохранилища. Часто встречаются на заболоченных затопленных на 5-15 (30) см прибрежьях, особенно в Сизьменском заливе. Грунты илисто-торфянистые и торфянистые с растительными макроостатками. Иногда ценозы формируют сплавины. ОПП колеблется в пределах от 30-35 % до 100 %, составляя в среднем 60-80 %, участие доминанта от 30-35 % до 70-80 %. В примеси или единично встречается довольно значительный список видов – *Calla palustris*, *Carex pseudocyperus*, *C. acuta*, *Butomus umbellatus*, *Alopecurus aequalis*, *Calamagrostis neglecta*, *Bidens tripartita*, *Alisma plantago-aquatica*, *Galium palustre*, *Glyceria maxima* и ряд других. Многовидовой характер сообщества объясняется снижением ценоотической активности *Typha latifolia* и вследствие этого сокращением площадей.

Акц. Eleocharitetum palustris. Сообщества в виде прерывистых полос изредка встречается на мелководьях и прибрежьях в комплексе с воздушно-водной растительностью на сырых песчаных и илисто-песчаных грунтах или в неглубокой воде (до 15-20 см). Высота травостоя составляет 50-60 см. ОПП достигает 35-50 %, участие доминанта от 35 до 40-45 %. Единично или в незначительной примеси отмечены виды контактных сообществ – *Potamogeton perfoliatus*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis acicularis* и немногие другие.

Акц. Equisetetum fluviatile. Сообщества отмечены в немногих местах – больше в заливах Белого озера, где занимают экотопы с илистыми и торфянистыми грунтами с незначительным подтоплением (5-15 см). Высота травостоя составляет до 120 см. ОПП составляет 60-80 %, участие доминанта 30-70 %. В примеси с индивидуальным покрытием 2-7 % отмечены *Carex acuta*, *Comarum palustre*, *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *Typhoides arundinacea*, *Galium palustre* и единично ряд других видов.

Акц. Caricetum gracilis Almquist 1929 R. Tx. 1932. Сообщества широко распространены на заболоченных прибрежьях, замыкая экологический ряд по градиенту обводнения. Грунты илистые, илисто-торфянистые, иногда с макроостатками древесины. Уровень воды не превышает 5-10 см.

Травостой высотой 70-90 (120 см), с ОПП 85-95 %, участие доминанта *Carex acuta* составляет 40 (50) – 65-70 %. Сообщества многовидовые. В примеси до 2-5 % или единично встречаются *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris* (оба в мочажинах), *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *Carex pseudocyperus*, *C. vesicaria*, *C. aquatilis*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Caltha palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria* и др. виды. Отмечены субассоциации *C. g. Sietosum latifolii*, *C. g. caricetosum aquatilis*.

Асс. Eleocharitetum acicularis W. Koch em. Oberd. 1957. Сообщества занимают ничтожные площади. Развиваются преимущественно на неглубоких участках литорали до 40-50 см на песчаных, реже илисто-песчаных грунтах. ОПП не более 25-30 %, участие доминанта 10-15 (20) %. Небольшую примесь составляют *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Agrostis stolonifera*, *Ranunculus reptans*.

УДК 911.6:581.9(47)

*А.Н. Краснова*

**ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
ГИДРОФИЛЬНОГО КОМПОНЕНТА  
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ**

Вопросы ботанико-географического районирования гидрофильной флоры и растительности больших территорий не поднимались. К настоящему времени накопилось значительное количество региональных исследований по флоре и растительности водоемов, представляющих фактологическую основу районирования этого экологического типа.

Предлагаемое районирование гидрофильной флоры и растительности предпринимается впервые и охватывает Восточную Европу. Это Восточноевропейская, или Русская равнина. Материалами послужили собственные данные, а также литературные источники по водной флоре и растительности бывшего СССР, обработанные А.И. Кузьмичевым в библиографическом указателе «Гидрофильные растения России и сопредельных государств» (2002). Районирование является ботанико-географическим в том смысле, что данный экологический тип рассматривается нами в тесной связи с географией всего растительного покрова.

Районирование основывается на следующих флористических и ценоотических критериях (Рис. 1.).

1) Состав и соотношение видов по типам геоэлементов. 2) Ценоотические позиции видов, их активность в структуре гидрофильной растительности. 3) Роль основных формаций в сложении гидрофильной растительности и их ареалов. 4) Генетические типы водоемов (пойменные, водораздельные низменностей, водораздельные возвышенностей и т.д.), особенности их растительности с акцентом на озера внепойменного залегания.

**I. Группа провинций зоны полярных пустынь и тундр**

I.1. Арктическая восточноевропейская провинция

I.2. Тундровая восточноевропейская провинция

I.2.1. Новоземельская подпровинция

I.2.2. Кольская (Лапландская) подпровинция

I.2.3. Канинская подпровинция

I.2.4. Малоземельская подпровинция

I.2.5. Большеземельская подпровинция

**II. Группа провинций лесной зоны**

II.1. Кольско-Карельская провинция

II.2. Прибалтийская провинция

II.3. Ладожско-Ильменская провинция

- II.4. Северо-Двинская провинция
- II.5. Печорско-Североуральская провинция
- II.6. Верхневолжская провинция
- II.7. Полесская провинция
- II.8. Волжско-Камская провинция

### III. Группа провинций лесостепной и степной зон

- III.1. Южноукраинско-Бессарабская провинция
- III.2. Заволжская провинция
- III.3. Нижневолжская провинция
- III.4. Волжско-Донская провинция
- III.5. Нижне-Донская провинция

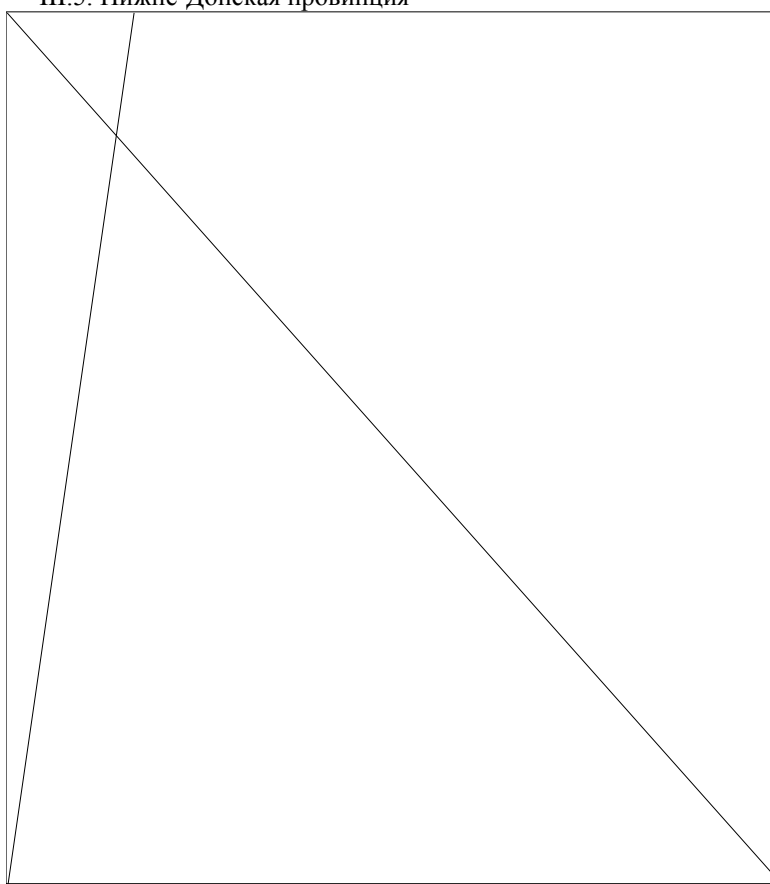


Рис. 1. Территориальная дифференциация гидрофильного компонента растительного покрова Восточной Европы.

• • • • • границы провинций; \* \* \* \* \* границы подпровинций.

Основной хорологической единицей предлагаемого районирования является провинция. В границах Тундровой провинции выделены подпровинции. Несомненно, различия в структуре гидрофильной флоры и растительности могут иметь место и для других провинций и они интуитивно улавливаются, однако для обоснования выделов пока нет достаточного фактического материала.

### **Группа провинций полярных зон и пустынь**

1.1. Арктическая восточноевропейская провинция. К провинции принадлежат архипелаг Земля Франца-Иосифа и северная оконечность северного острова Новой Земли. Эти районы относятся к полярным пустыням с крайне скудной флорой (несколько десятков видов) и растительностью. В структуре растительности доминируют лишайники и мохообразные. Участие цветковых незначительное. В составе последних полностью отсутствуют настоящие (облигатные) водные и прибрежно-водные формы. Они растут единичными экземплярами или маленькими группами и имеют почти миниатюрные размеры, едва приподнимаясь над покровом лишайников и мхов. Гидрофильная растительность, о которой можно говорить с известной долей условности, развивается вдоль временных ручьев, вытекающих в короткий вегетационный период из-под тающих снежников и представлена мхами *Campylium stellatum* Hedw. et Jens., *Hydrohypnum polare* (Lindb.) Broth., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum., *Bryum tortifolium* Brid., из сосудистых - стерильными дернинками *Cochlearia groenlandica* L., *Deschampsia borealis* Roschev. (Trautv.), *Cerastium arcticum* Lange, *Phippsia algida* (Soland.) A. Br., *Saxifraga cernua* L.

### 1.2. Тундровая восточноевропейская провинция.

1.2.1. Новоземельская подпровинция. Занимает почти все западное побережье Новой Земли и южную часть Южного о-ва, о.Вайгач. В структуре растительности преобладают сообщества травяно-кустарничковых моховых и лишайниковых тундр с доминированием *Salix polaris* Wahl., *S. reptans* Rupr., *Dryas octopetala* L. Флора представлена преимущественно арктическими, аркто-альпийскими и высоко-бореальными видами. Гидрофильная растительность приурочена к приморской низменности и внутренним озерным котловинам на вечной мерзлоте и выступает в комплексе с болотами. На мокрых ровных пространствах распространены *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Grieseb., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Carex aquatilis* ssp. *stans* (Drej.) Hult., *C. misandra* R. Br., *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Nardosmia frigida* (L.) Hook., *Dupontia fischeri* R. Br., *Caltha arctica* R. Br., образующие более или менее сомкнутый покров, который можно

рассматривать как одну из начальных стадий заболачивания. Характерно отсутствие плавающих и погруженных форм, что скорее объясняется не столько особенностями климата, в целом сурового и крайне неблагоприятного, а относительной молодостью территории и продолжающей формироваться флорой.

1.2.2. Кольская (Лапландская) подпровинция. Занимает северные и северо-восточные прибрежные районы Кольского полуострова. Господствующим типом растительности являются кустарниковые и кустарничковые тундры в сочетании с болотами. Водная растительность из-за короткого вегетационного периода и дистрофии водоемов развита скудно. Характерны два экологических комплекса - континентальных пресных вод и приморский литоральный солонатоводный. В составе первого преобладают воздушно-водные в общем факультативные формы с заметным участием циркумполярных арктических видов — *Equisetum fluviatile* L., *Carex maritima* Gunn., *C. rostrata* Stokes, *C. saxatilis* L., *C. rariflora* (Wahl.) Smith, *C. media* R. Br., *C. aquatilis* subsp. *stans* (Drej.) Hult., *C. vesicaria* L., *Eriophorum polystachyon* L., *Eleocharis acicularis* Roem. & Schult., *E. uniglumis* (Link) Schult., *Juncus biglumis* L., *J. triglumis* L., *J. trifidus* L., *J. filiformis* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Arctagrostis latifolia*, *Agrostis gigantea* Roth., *A. stolonifera* L., *A. mertensii* ssp. *borealis* (Hartm.) Tzvel., *Phippsia algida*, *Arctophyla fulva*, *Alopecurus aequalis* Sobol., *Caltha palustris* L., *Sagina saginoides* (L.) Karst., *Rorippa islandica* (Oed. ex Muur.) Borb., *Castilleja lapponica* Gand., *Ranunculus samoiedorum* Rupr., *Polygonum viviparum* L., *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Cochlearia groenlandica*, *Nardosmia frigida*, *N. laevigata* (Willd.) DC. Количество погруженных и полупогруженных форм невелико - *Isoetes lacustris* L., *I. echinospora* Durieu, *Sparganium hyperboreum* Laest., *Hippuris melanocarpa* N. Semen., *Potamogeton filiformis* Pers., *P. pectinatus* L., *Subularia aquatica* L., *Myriophyllum alterniflorum* DC., *Montia fontana* L., *Utricularia minor* L., *Batrachium peltatum* (Schränk) C. Presl, *B. marinum* (Arrhen. & Fries) Fries, *Ranunculus pallasii* Schlecht., *Callitriche verna* L. Перечисленные виды этой группы в большинстве едва заходят в пределы подпровинции, имеют единичные местонахождения и находятся на пределе экологического ареала. Сколько-нибудь заметной ценотической активности они не проявляют. Исключение составляет *Carex aquatilis*, формирующий моноценозы, к которым иногда примешивается *Equisetum fluviatile*.

Своеобразен приморский песчаный галомезогигрофильный комплекс, представляющий региональный бореальный субокеанический вариант соответствующего макрокомплекса, распространенного в пределах Евразии на сырых приморских песках и мелководьях побережий Северного Ледовитого океана. Экологически и систематически он неоднородный. По отношению к фактору засоления преобладают факультативные гликофитные формы. Типичных галофитов немного и они



ограничиваются представителями семейств Potamogetonaceae, Zosteraceae. К сырым засоленным пескам приурочены *Alopecurus aequalis*, *Agrostis stolonifera* subsp. *straminea* (Hartm.) Tzvel., *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl., *P. phryganodes* ssp. *asiatica* (Hadac & A. Love) Tzvel., *P. capillaris* (Liljeb.) Jans., *P. coarcta* Fern. et Weath., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Calamagrostis deshampsioides* Trin., *Bolboschoenus maritimus* L., *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Carex mackenziei* V. Krecz., *C. lapponica* O.Lang, *C. glareosa* Wahl., *C. paleacea* Wahl., *C. aquatilis* ssp. *stans*, *C. salina* Wahl., *Juncus castaneus* Smith, *J. balticus* Willd., *J. arcticus* Willd., *Rumex aquaticus* ssp. *protractus* Rchb., *R. acetosella* L., *Polygonum oxyspermum* ssp. *raii* (Bal.) D.A. Webb. & Chater, *Atriplex nudicaulis* Bogusl., *Spergularia marina* (L.) Grieseb., *Silene uniflora* Roth., *Dianthus superbus* L., *Cakile lapponica* Pobed., *Hippuris lanceolata* Retz., *Armeria labradorica* Wallr., *Plantago maritima* L., *Tripolium vulgare* Nees. В морских водах развиваются *Zostera marina* L., *Ruppia maritima* L.

1.2.3. Канинская подпровинция. Занимает полуостров Канин, расположенный между Баренцевым и Белым морями. В растительном покрове основная роль принадлежит южному (канинско-печорскому) варианту тундр. Последние представлены ивняково-мелкодернинковыми, осоково-кустарничковыми зеленомошными и мелкодернинковыми травяно-кустарничковыми зеленомошно-сфагновыми ценозами. В западной и центральной частях полуострова распространены крупноивняковые травяно-кустарничковые зеленомошно-долгомошные тундры. Болот больше всего в южной части полуострова.

Водная растительность представлена двумя экологическими вариантами: периодически заливаемых во время приливов участков прибрежий и озерно-речным. В приморской полосе, особенно в дельтовых участках рек, называемых лайдами, распространены сообщества с участием *Triglochin maritima* L., *T. palustre* L., *Carex norvegica* Retz., *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Alopecurus arundinaceus* Poir. s.l., *Atropis distans* Grieseb., *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia herbacea* L., *Plantago maritima* L., *Tripolium vulgare*, *Hippuris tetraphylla* L. Континентальный вариант связан с реками и озерами. Последних особенно много в южной половине полуострова. Погруженных и плавающих видов немного - *Myriophyllum spicatum* L., *M. verticillatum* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *P. alpinus* Balb., *P. praelongus* Wulf., *P. pectinatus*. Обилие последних заметно увеличивается к югу. Из воздушно-водных для зарастающих водоемов характерны *Equisetum fluviatile*, арктический циркумполярный *Arctophila fulva*, *Caltha palustris*. Во временных водоемах и лужах встречаются *Hippuris vulgaris* L., *Cicuta virosa* L., *Sparganium minimum* Wallr., *S. hyperboreum*, *Ranunculus sceleratus* L., *Callitriche autumnalis* L., *Nardosmia frigida*, *N. laevigata*.

1.2.4. Малоземельская подпровинция. Расположена между Горлом Белого моря и р. Печорой. Доминирующее положение в растительном покрове принадлежит тундрам и болотам. В полосе северных тундр преобладают кустарничково-моховые и кустарничково-лишайниковые, реже ивняковые ценозы. Южный вариант тундр представлен несколькими типами ценозов, из которых доминирующее положение занимают ивняково-мелкодернинковые осоково-кустарничковые зеленомошные, крупнодернинковые травяно-кустарничковые зеленомошно-сфагновые. Состав гидрофитона не отличается многообразием и включает около двух десятков видов. Воздушно-водная растительность представлена преимущественно разреженными группировками *Equisetum fluviatile*, *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis*, к которым примешиваются *Nardosmia frigida*, *Caltha palustris*, *Ranunculus hyperboreus*, *R. pallassii*, *Hippuris vulgaris*. Столь же небогата и однообразна погруженная растительность, в сложении которой несколько заметна роль рдестов, прежде всего *P. pectinatus* (чаще однако на экотопах с песчаными и супесчаными грунтами), *P. praelongus* (глубокие проточные водоемы), *P. gramineus*, *Lemna trisulca*.

Более исследованным является вариант гидрофитона, связанный с морскими водами. Самые низкие уровни, заливаемые дважды в сутки, заняты группировками *Triglochin maritima*, *Agrostis stolonifera* ssp. *straminea*, *Alopecurus arundinaceus*, *Dupontia fischeri*, *Eleocharis uniglumis*, *Carex salina* Wahl., *C. subspatnacea*, *Juncus gerardi* ssp. *atrofuscus* (Rupr.) Tolm., *Hippuris tetraphylla*, *Plantago maritima*, *Tripolium vulgare*, *Puccinella maritima*, *P. capillaris*.

1.2.5. Большеземельская подпровинция. Занимает обширную территорию, расположенную к востоку от р. Печоры до Северного Урала. Наибольшее участие в сложении растительного покрова имеют варианты дернинковых, ивняковых и кустарниковых тундр в сочетании с плоскобугристыми болотами на вечной мерзлоте. Реже распространены дриадовые и осоково-разнотравные тундры.

Состав гидрофитона в таксономическом отношении беден. Преобладают широкоареальные эвритопные бореальные виды, проникающие по рекам из таежной зоны. Гипоарктические представлены единственным *Sparganium hyperboreum*. К арктическим по происхождению относятся *Ranunculus pallassii*, *R. hyperboreus*.

Водная флора и растительность связана с многочисленными озерами. Последних в районе гораздо больше, чем в Малоземельской тундре. На водоразделах расположены обширные по площади реликтовые озерные системы (Вашуткины, Падимейские, Харбейские), в которых отмечено наибольшее видовое разнообразие. Исключительно в реликтовых озерах встречаются *Potamogeton pectinatus* f. *interruptus* (Kit.) Aschers., *Batrachium foeniculaceum*, *B. kauffmannii* (Clerc) V. Krecz.,

*Ceratophyllum demersum*. Наиболее насыщены водными растениями хорошо прогреваемые участки мелководий до глубины 3.3 м. Воздушно-водная растительность вдоль берегов сплошного пояса не образует.

Флора ледниковых озер менее разнообразна. Четко выражен пояс прибрежной растительности с преобладанием *Arctophila fulva*, *Equisetum fluviatile*, *Carex aquatilis*. Погруженная растительность сложена *Potamogeton lucens*, *P. praelongus*, *P. alpinus*, *P. berchtoldii* Fieb., *Myriophyllum spicatum*. На обсыхающих грунтах распространены *Ranunculus hyperboreus*, *Caltha palustris*, *Callitriche hermaphroditica*. Беден видовой состав термокарстовых водоемов, глубины которых обычно не превышают 1.5 м, хотя они и прогреваются до 22-23 градусов. Здесь отмечены *Potamogeton perfoliatus*, *P. berchtoldii*, *P. alpinus*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*. У берегов распространены *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis*, *Ranunculus hyperboreus*, *Sparganium hyperboreum*. В реках водная флора непостоянна и ее развитие зависит от наличия соответствующих экотопов. Чаще всего они связаны с полностью или частично изолированными пойменными озерами, где отмечены *Potamogeton berchtoldii*, *P. gramineus*, *Myriophyllum verticillatum* L. Прибрежно-водная растительность сформирована *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis*, *Nardosmia frigida*, *Menyanthes trifoliata* L.

Приморский галогидрофильный вариант, как и в Малоземельской тундре, приурочен к периодически заливаемым во время приливов уровням. В его составе преобладают циркумполярные галофильные виды. Специально этот вариант гидрофитона не исследовался, однако судя по отрывочным данным, он близок к малоземельскому.

## II. Группа провинций лесной зоны

II.1. Кольско-Карельская провинция. Расположена в пределах восточной окраины Фенно-Скандинавского кристаллического щита и отличается необычайно большим количеством озер, численность которых составляет около 44 тысяч, без учета повсеместно распространенных небольших по площади лесных, называемых "ламбами". Из-за молодости территории речная сеть в обычном понимании не развита. Долины не выражены. Существующие реки представляют водно-ледниковые протоки, связывающие цепочки озер. Считается, что Карелия и Кольский полуостров представляют молодую область, недавно освободившуюся от последнего оледенения. Особенностью озер является их олиготрофия. Лесные ламбы в большинстве дистрофные.

Зональный тип растительности представлен еловыми лесами. Большие площади заняты сосновыми лесами. На юге среднетаежной зоны леса обогащены неморальными включениями - *Tilia cordata*, *Acer platanoides* L., *Alnus glutinosa*, *Ulmus glabra* Huds. и другими. Болотами занято более 29% территории. Сфагновые торфяники тяготеют к

Прибеломорской низменности, травяно-сфагново-гипсовые более характерны для западных районов рассматриваемой провинции.

Состав и ботанико-географические особенности гидрофильной флоры и растительности имеют ряд особенностей. Необходимо отметить довольно резко выраженное обеднение видового состава водных и прибрежно-водных растений при движении на север. Наиболее интересным в систематическом отношении является гидрофитон в зоне средней тайги. Здесь встречается почти весь набор видов, что и в центре европейской России, исключая *Tapa*, *Nympoides*, *Salvinia*. Вместе с тем, для описываемой провинции чрезвычайно характерны виды субатлантического и близких геоэлементов - *Potamogeton filiformis*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Isoëtes lacustris*, *I. echinospora*, *Sparganium angustifolium*, *S. gramineum*, *Alisma juzepczukii* Tzvel., *A. gramineum*, *A. wahlenbergii* (Holmb. ex Sam.) Juz., *Sagittaria natans* Pall., *Nymphaea fennica* Mela, *Ranunculus reptabundus* Rupr., *Hippuris tetraphylla*, *H. lanceolata*, *Littorella uniflora* (L.) Aschers., *Lobelia dortmanna* L.

Представлены оба варианта гидрофитона - пресноводный и солоноватоводный. Пресноводный дифференцирован на олигомезотрофный и евтрофный субкомплексы. Первый приурочен к бедным или слегка евтрофируемым водоемам с песчаными и каменисто-песчаными грунтами. Преобладающими являются *Lobelia dortmanna*, *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Myriophyllum alterniflorum* и, по-видимому, специфическими популяциями *Equisetum fluviale*, адаптированными к бедным водам. Развитые ценозы указанных видов образуют типичный для севера Ленинградской области, Южной Карелии и соседней озерной Финляндии лобеливо-полушниково-хвощевый тип озер. К перечисленным видам вследствие прогрессирующей евтрофикации примешиваются кувшинковые - *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *N. pumila* и их гибридные формы, некоторые рдесты - *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. gramineus*, *P. filiformis*, а также *Sparganium gramineum*, *S. angustifolium*. Для подобных водоемов характерна изреженность травостоя. Погруженные растительности вследствие высокой прозрачности, что вообще характерно для карельских озер, распространяются на глубины, превышающие 2.5-3.0 м. Еще более ограничен видовой состав лесных ламб.

Богаче и разнообразнее состав гидрофильной флоры и растительности евтрофных водоемов. Хорошо развиты ценозы погруженных растений. Кроме перечисленных видов, к ним примешиваются *Ceratophyllum demersum*, *Stratiotes aloides*, *Myriophyllum spicatum*, образующие подводные луга. Характерные для олигомезотрофного субкомплекса виды, как правило отсутствуют или встречаются единично. Ценозы плавающей и погруженной растительности, кроме кувшинковых, сложены также *Persicaria amphibia*, *Potamogeton perfoliatus*, некоторыми рясковыми.

Растительность солоновато-водных водоемов приурочена к полосе Финского залива. Частично изолированные водоемы или протоки по

характеру растительности приближаются к описанным евтрофным, физиономически отличаясь нередко мощно развитыми зарослями. Видовой состав погруженной растительности обогащен *Zannichellia palustris* L., *Z. pedunculata* (в прибрежной зоне у Выборга). Отметим еще распространенные в прибрежных водах Финского залива *Alisma juzepeczukii*, *A. gramineum*, *A. wahlenbergii*. В защищенной литорали Белого моря на глубинах до 2.5 м развиты подводные луга из *Zostera marina* L., *Ruppia maritima* L.

**II.2. Прибалтийская провинция.** Занимает крайние западные районы Восточноевропейской равнины, включая Литву, Латвию, Эстонию, Калининградскую область, частично Псковскую и Новгородскую области. Территория характеризуется переходным климатом от морского к континентальному. Территория характеризуется развитой речной сетью и большим распространением озер. Наибольшее по площади Чудское озеро по размерам сравнимо с Рыбинским водохранилищем. Большинство озер ледникового происхождения. На приморской низменной террасе обычны мелководные озера, представляющие остатки бывших морских лагун, связанных с зоной литориновых трансгрессий. Озера евтрофные и олигомезотрофные. Зональный тип растительности представлен широколиственно-еловыми лесами.

Структуру флоры и растительности вод и побережий определяют широкоареальные эвритопные виды с заметным участием атлантических и субатлантических элементов, связанных большей частью с олигомезотрофными водоемами. Своеобразие флоры определяют *Isoetes lacustris*, *Lobellia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Cladium mariscus*, *Hydrilla verticillata*, *Najas marina*, *Nymphaea alba*, *Nuphar pumila*, *Leersia oryzoides*, *Glyceria plicata*, *Potamogeton acutifolius*, *P. mucronatus*, *P. obtusifolius*, *P. filiformis*, *Lemna gibba*, *Catabrosa aquatica*, *Scolochloa festuacea*, выступающие доминантами и субдоминантами. В остальных водоемах отмечены *Mimulus guttatus*, *Potamogeton rutilus*, *P. interruptus*, *P. densus*, *Ranunculus fluitans*, *Caldesia parnassifolia*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Nymphoides peltata*, *Sparganium microcarpum*, *Utricularia ochroleuca*. Прибалтийская провинция среди остальных рассматриваемых европейской части бывшего Союза отличается наибольшим таксономическим разнообразием гидрофитов, что сближает ее со Средней Европой, прежде всего Польшей. Сходство подчеркивается близостью систематического состава. В растительном покрове евтрофных водоемов преобладают сообщества *Phragmitetum australis*, *Scirpetum lacustris*, *Nymphaetum candidae*, *Nupharetum luteae*, *Polygonetum amphibiae*, олигомезотрофных - *Lobelietum dortmannianae*, *Sparganietum angustifoliae*, *Isoetetum lacustris*, в приморской полосе — *Zannichelietum pedunculate*, *Najdetum minoris*, *Bolboschoenetum maritimi*.

II.3. Ладожско-Ильменская провинция. Занимает низменную территорию, расположенную между Валдайской и Вепсовской возвышенностями в области последнего оледенения и геоморфологически представляет древнюю депрессию, сложенную озерно-ледниковыми отложениями. Территория дренируется реками Волхов, Полисть, Мста, Вишера и другими, впадающими в озера Ладожское и Ильмень.

Плакорный тип растительности представлен еловыми лесами на слабоподзолистых и торфянистых почвах. Наиболее распространенными являются долгомошные, сфагновые и долгомошно-сфагновые типы. Гидрофильная растительность связана с озерами, крупнейшими из которых являются Ладожское и Ильменское. Степень зарастаемости первого составляет 0.24%, второго - 8.5%. Заметна роль субатлантических элементов: *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Lobellia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*. Наиболее ценотическую активность проявляет первый из указанных видов. Особенность гидрофильному компоненту флоры придают *Sagittaria natans*, *Sparganium angustifolium*, *Nymphaea alba*, *Nuphar pumila*. Последний вид в связи с евтрофированием водоемов имеет склонность к расширению популяций. Укажем еще редкие *Potamogeton nodosus* Poir., *P. carinatus* Kypff., *Alisma lanceolatum*. В зарастании Ладожского озера доминирует тростник. Высокую активность также проявляют камыш озерный, рдест пронзеннолистный, местами тростянка овсяницева. Другая картина наблюдается на озере Ильмень, гидрологически представляющем смешанную озерно-речную систему. Тростник в зарастании отсутствует. Довольно велика роль рдеста блестящего, горца земноводного, сусака зонтичного. Остаточные незаторфованные водоемы (ламбы) по характеру растительности можно отнести к кувшинково-кубышковому (нимфейному) типу. Последний характерен также и для прибрежий аллювиально слабо деятельных рек. Провинция богата многочисленными небольшими по площади озерами водораздельного залегания. Здесь можно выделить следующие типы по особенностям зарастания: тростниковый, хвощево-камышовый, рдестовый (с вариантами - рдестово-блестящий, рдестово-плавающий, рдестово-пронзеннолистный), смешанный.

II.4. Северо-Двинская провинция. Занимает большую часть бассейна Северной Двины и орографически представляет низменную равнину, ограниченную с запада и юга возвышенностями - Андомской, Коношской, Тихвинско-Вепсовской. Южную границу провинции можно условно провести по линии Череповец-Вологда.

Большая часть провинции расположена в основном в полосе среднетаежных и северо-таежных лесов, где они представлены вариантами ладожско-северодвинских еловых зеленомошных кустарничковых, сменяемых к северу карело-северодвинскими разреженными еловыми с сосной и березой. В структуре болотной растительности преобладают

сфагновые верховые торфяники. Специфический вариант представляют вересково-воронично-лишайниковые болота с вторичными озерами и денудационными мочажинами, распространенными в Прибеломорской низменности.

Водная растительность, кроме пойменных водоемов, связана с озерами. Самыми крупными из них являются Белое, Кубенское, Воже, Лача. Ее структуру определяют широкоареальные эвритопные виды, имеющие тенденцию в сторону снижения активности. Это заметно по роли в сложении растительности рясковых, *Eleocharis acicularis*, *Batrachium circinatum*, *Sium latifolium*, *Peucedanum palustre*, *Limosella aquatica*, *Veronica beccabunga*, *Bidens tripartita*, *Glyceria maxima*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*. Своеобразие флоре придают редкие или малораспространенные *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*, *Potamogeton filiformis*, *Nymphoides peltatum*, *Utricularia minor*, *Senecio tataricus* Less., *Sagittaria natans*. Высокой активности достигает *Carex aquatilis*. Своеобразие придают высокобореальные *Sparganium hyperboreum*, *Potamogeton borealis* Rafin. (*P. filiformis* Pers. var. *borealis* Rafin.). Наиболее распространенными сообществами являются *Phragmitetum communis*, *Scirpetum lacustris*, *Potametum lucentis*, *Polygonetum amphibiae*.

В пределах провинции провизорно может быть выделена Белозерско-Сухонская подпровинция, на которой расположены озера Северо-Двинской водной системы. Ее отличает значительное участие неморальных включений - *Scolochloa festucacea*, *Iris pseudacorus*, *Senecio tataricus*, *Typha angustifolia*.

II.5. Печорско-Североуральская провинция. Расположена восточнее предыдущей. Занимает неоднородную в геоморфологическом отношении территорию, представляющую систему возвышенностей (Тиманский кряж, Каменоугольная гряда, кряж Чернышова, Малоковжинская возвышенность и другие), прерываемых низменными заболоченными пространствами. Восточной границей служат предгорья Уральского хребта. Территория прорезана долинами многочисленных рек, крупнейшей из которых является Печора. Озер водораздельного залегания немного. Самые крупные из них Синдор, Ямозеро, Дон-ты. Провинция находится в пределах северной и частично средней тайги с преобладанием на плакорах темнохвойных лесов, сменяемых на депрессиях олиготрофными и олигомезотрофными болотами. В структуре лесной растительности преобладают группы ельников-зеленомошников, ельников-черничников и других близких ассоциаций.

Гидрофильная флора сложена почти исключительно бореальными видами - *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Sparganium microcarpum*, *S. gramineum*, *S. glomeratum*, *Potamogeton trichoides*, *P. friesii*, *P. alpinus*, *Sagittaria natans*. Ряд из них выступают доминантами. Активность *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis* ослаблена. Комплекс

погруженных и плавающих растений, хотя и представлен почти тем же набором видов, что и в предыдущей провинции, однако физиономически слабо выражен. Комплекс гелофитов сложен *Carex aquatilis*, *C. acuta*, *Agrostis stolonifera*, формирующими монодоминантные или маловидовые ценозы. Наибольшим флористическим и ценоотическим разнообразием отличаются южные районы провинции, обогащенные *Glyceria plicata*, *G. fluitans*, *Scolochloa festucacea*, *Catabrosa aquatica*.

**II.6. Верхне-Волжская провинция.** Расположена в пределах верхней части бассейна Волги. Геоморфологически представляет чередование низменностей и возвышенностей. Из последних наиболее значительны Валдайская, Смоленско-Московская, Клинско-Дмитровская.

Ботанико-географически территория расположена в пределах южной тайги и северной полосы широколиственных лесов. Преобладающими в структуре плакорной растительности являются ельники-черничники, ельники-зеленомошники, ельники-кисличники. Болота представлены всеми типами питания. При этом роль и значение верховых торфяников возрастает к северу. В южных районах преобладают низинные евтрофные болота.

Гидрофильная растительность, кроме пойменных водоемов, приурочена к озерам. Наибольшим их развитием отличается Валдайская возвышенность. Озера разного происхождения. Преобладают ледниковые и карстовые. Озеро Неро в Ярославской области представляет прогрессивно заболачивающийся водоем. Большие площади заняты водохранилищами, самое крупное из них Рыбинское.

Растительный покров прибрежий и мелководий составляют широкоареальные эвритопные виды, причем в их распределении по естественным водоемам наблюдается известная чересполосица, что очевидно объясняется неравномерностью расселения в начале голоцена. Без сомнения это относится к группе погруженных и плавающих - *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *M. sibiricum*, *Percicaria amphibia*, *Stratiotes aloides*, *Potamogeton crispus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *P. natans*, часто выступающие ценозообразователями. При этом ценоотические потенции четко проявляются также на водохранилищах. Разнообразие вносят спорадически встречающиеся широкоареальные *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton crispus*, *P. praelongus*, *P. alpinus*, *P. pusillus*, *P. filiformis*, атлантический *Isoetes lacustris* (западные и северо-западные районы), высокобореальные *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*. В ценозах воздушно-водной растительности высокую активность проявляют *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Glyceria maxima* и немногие другие. Реже встречаются неморальные (в широком смысле) *Scolochloa festucacea*, *Leersia oryzoides*, *Sparganium minimum*, *Carex riparia*, *Cyperus fuscus*,



*Bolboschoenus maritimus*, *B. compactus*, *Rumex pseudonatronatus* Borb., арктическо-бореальные *Sparganium gramineum*, *S. angustifolium*. На вновь образованных водохранилищах на начальных стадиях сукцессий массового развития достигают *Alisma plantago-aquatica*, *Bidens radiata*, *Agrostis stolonifera*, *Typha latifolia*, *Rorippa amphibia*, *Butomus umbellatus*.

Большую степень самобытности флоры показывают озера ледникового происхождения. Особенности проявляются не только в составе видов, но и их распределении по отдельным водоемам. Карстовые и расположенные среди торфяников остаточные водоемы менее оригинальны. Последние в условиях усиленного антропогенного евтрофирования отличаются интенсивным развитием растительности, подверженной резким колебаниям, особенно погруженной. Примером может быть упоминавшееся озеро Неро. Самые большие площади гидрофильной растительности ранее были приурочены к пойменным водоемам крупных рек, в основном Волги, где многие виды были представлены очень большими популяциями - *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Percicaria amphibia* и других, выпавших после создания водохранилищ. Представление о их ценотической и флористической структуре дают пойменные озера, находящиеся в зоне инженерной защиты в левобережной пойме Волги ниже Ярославля.

II.7. Полесская провинция. Занимает Полесскую низменность в бассейнах Припяти и Днестра. Территория представляет крупное понижение, что обусловило значительное заболачивание и обводнение. Гидрофильная растительность связана с пойменными водоемами и водораздельными озерами разного происхождения, которых больше всего в западных районах. Зональный тип растительности представлен дубово-грабовыми (в западных районах) и дубовыми лесами. Однако вследствие геолого-геоморфологических условий, прежде всего широкого распространения песчаных и супесчаных грунтов, преобладающими являются сосновые и дубово-сосновые леса. Большие площади заняты болотами, преимущественно евтрофными, в меньшей степени — мезотрофными.

Гидрофильная флора сложена широкоареальными эвритонными видами. Своеобразие придают *Trapa natans* L. s. l., *Salvinia natans* L., встречающиеся однако не во всех водоемах, *Lobelia dortmanna* L., *Isoetes lacustris* L. (отдельные озера на западе Белорусского Полесья), *Nymphaea minoriflora* (Simonk.) Wissjul. Ценотическую структуру вод и побережий характеризует широкое распространение сообществ *Phragmitetum australis*, *Scirpetum lacustris*, *Nymphaetum candidae*, *Nupharetum luteae*, *Stratiotetum aloides*. Наибольшие площади водной растительности связаны с пойменными водоемами Припяти, Десны и их притоков. Олигомезотрофный вариант гидрофитона представлен фрагментарно и отмечен в западных районах Белорусского Полесья. К указанным выше

полушнику озерному и лобелии Дортманна, по-видимому, следует отнести распространенные на этих озерах популяции *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*. Залитый водами Киевского водохранилища участок Днепра занят вторичной растительностью, в составе которой отмечаются вспышки отдельных видов, считающихся редкими, например, *Aldrovanda vesiculosa*. В многочисленных торфяных карьерах и мелиоративных каналах второго-третьего порядка интенсивно развиваются *Stratiotes aloidis*, *Potamogeton nodosus*, *Nuphar luteum*, *Sparganium minimum*.

II.8. Волжско-Камская провинция. Физико-географически территория представляет систему местных возвышенностей, к которым относятся Галичско-Чухломская, Верхне-Камская, Вятский увал и другие, дренируемые притоками Волги и Камы. Озер водораздельного залегания мало и распределены они неравномерно. К наиболее крупным из них относятся Галичское и Чухломское в Костромской области. В Нижегородской области встречаются озера карстового и золотого происхождения. Провинция расположена в области распространения преимущественно южнотаяжных лесов, переходящих в широколиственно-еловые (подтаежные), причем смешение таяжных и неморальных элементов порой поражает. Болот немного, преобладают евтрофные.

Гидрофильная растительность связана с пойменными водоемами, большинство которых ныне залито большими и малыми водохранилищами. Систематическую и ценотическую структуру растительного покрова прибрежий и мелководий естественных водоемов отличает пестрота и неустойчивость, что по-видимому объясняется их сравнительной молодостью и переходным характером к азиатской России. Систематический состав гидрофитона, наряду с широкоареальными формами, в отдельных районах в разной степени "разбавлен" *Isoetes lacustris*, *I. tenella*, *Nymphaea alba*, *N. tetragona*, *Potamogeton praelongus*, *P. acutifolius*, *P. alpinus*, *Salvinia natans*, *Trapa natans*, *Najas marina*, *Caulinia minor*, *Ceratophyllum pentacanthum*, *Utricularia minor*, *Sparganium glomeratum*, *Cyperus fuscus* и др, выступающие иногда доминантами и субдоминантами.

На водораздельных озерах ценотический строй гидрофитона определяют сообщества *Phragmitetum australis*, *Scirpetum lacustris*, *Typhetum angustifoliae*, *Nymphaetum candidae*, *Potametum perfoliati* и другие. Состав растительности водохранилищ зависит от их уровня режима. Так, на Чебоксарском водохранилище со стабильным уровнем на отдельных участках большие площади заняты кувшинковыми, практически отсутствующие на водохранилищах с переменным режимом. Часто встречается *Butomus umbellatus*, формирующий большие заросли и индицирующий начальную стадию сукцессий водной растительности искусственных водоемов. В глухих заливах обычны *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, рясковые, часто образующие

"подводные луга". В водохранилищах с переменным режимом (Камский плес Куйбышевского водохранилища) развивается типичный реофильный комплекс с преобладанием тростника, камыша озерного, некоторых рдестов.

### III. Группа провинций лесостепной и степной зон

Южноукраинско-Бессарабская провинция. Занимает лесостепные и степные районы Украины и всю Молдову и орографически представляет чередование возвышенностей и низменностей. Зональный тип растительности представлен широколиственными лесами с участием дуба и с примесью граба и бука - в западных районах, липы - в восточных. Далее на юг из-за дефицита осадков леса сменяются степями разных типов.

Гидрофильная и сопутствующая болотная растительность связана с пойменными водоемами, на крайнем юге - дельтами рек и лиманами. В провинции много водохранилищ и прудов.

Водная флора в узком понимании включает до 75 видов, воздушно-водных видов - около 60. Обе эти группы приурочены к континентальным водоемам. Особенностью провинции является эндемизм, открытый в родах *Trapa* L. и *Typha* L. Эндемическими являются *Trapa macrorhyza* Dobrocz., *T. ucrainica* V. Vassil., *T. vilkoviensis* V. Vassil., *T. pseudocolchica* V. Vassil., *T. danubialis* Dobrocz., *T. maeotica* Woronow, *T. borysthena* V. Vassil. Из других видов отметим *Batrachium gilibertii* V. Krecz., *B. rionii* (Lagget) Nym., *Ceratophyllum tanaiticum* Sapieg., *Damasium alisma* Mill., *Sagittaria trifolia* L., *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl., *Potamogeton sarmaticus* Maemets, *Typha zerovii* Klok. fil. et Krasnova, *T. foveolata* Pobed., *T. pontica* Klok. fil. et Krasnova, *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm., *Marsilea quadrifolia* L.

Синтаксономическая структура следующая. Сообщества *Nymphaetum albae*, *Salvinietum natantis*, *Trapaetum natanti*, *Butometum umbellati*, *Nymphoidetum peltatae*, *Typhetum angustifoliae*, *Phragmitetum communis*, *Potametum perfoliati* составляют основу растительности континентальных водоемов, включая и многочисленные искусственные, особенно водохранилищ Днепра. Более разнообразна, в флористическом и ценоотическом отношении, водная растительность Причерноморья Украины, приурочены к плавням Днепра, Днестра и Дуная. Наряду с пресноводными (континентальным) вариантом здесь четко выражен галогидрофильный, представленный сообществами *Bolboschoenetum maritimi*, *Scirpetum tabernaemontani*, *Najadetum marini*, *Ruppiaetum maritimi*, *Zosteretum maritimi*, *Zosteretum minoris*.

III.2. Заволжская провинция. Орографически территория сложена Бугульминско-Белебеевской возвышенностью, Зональный тип растительности представлен широколиственными липово-дубовыми лесами, южнее сменяющиеся насаждениями байрачного типа.

Озер внепойменного залегания мало (Аслы-Куль, Кандры-Куль и немногие другие), поэтому гидрофильная растительность приурочена почти исключительно к пойменным водоемам. Основу гидрофильной флоры составляют, как и в других провинциях, широкоареальные эвритопные виды. Своеобразие заключается прежде всего в особо высокой активности тростника, телореца, хвоща приречного, камыша озерного, рясковых. Обычными в составе флоры становятся спорадически или не часто встречающиеся *Potamogeton crispus*, *Scirpus tabernaemontani*, *Carex riparia*, *Glyceria plicata*, *G. lithuanica*. Провинциальные особенности подчеркивают виды в общем со средиземноморскими или субсредиземноморскими связями - *Crypsis schoenoides*, *C. alopecuroides*, *Bolboschoenus maritimus*, *Alisma loeselii*, *A. lanceolatum*, *Eleocharis scythica*, *E. ovata*, *Cladium mariscus*. В зарастании водоемов доминантами, кроме вышеназванных особо активных, выступают *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Carex acutiformis*, *Batrachium trichophyllum*, *B. eradicatum*, *Rorippa amphibia*, *Ceratophyllum demersum*. В малых и средних реках интенсивного развития достигают нимфейные.

III. 3. Нижневолжская провинция. Находится в пределах Прикаспийской низменности, расположенной ниже уровня Мирового океана. Территория характеризуется развитием соляно-купольной тектоники, орографически нашедшей выражение в виде низкогорий (Большой и Малый Богдо, Чапчаги, Улаган), песчаных бугров, бессточных впадин, занятых солеными озерами (Эльтон, Баскунчак), сорами, лиманами. Значительное образование представляет Волго-Ахтубинская пойма шириной до 30 км, заканчивающаяся на северном Каспии грандиозной веерной дельтой, изобилующей озерами, протоками, островами и косами.

Плакорный тип растительности представлен вариантом северо-туранских белополынных пустынных сообществ. Кустарниковые пустыни представлены сообществами с доминированием *Tamarix ramosissima*, *Calligonum aphyllum*.

Состав флоры и растительности водоемов провинции довольно своеобразен и четко дифференцирован на две экологических разности - пресных вод и сильно минерализованных водоемов. Первый связан преимущественно с системой Волго-Ахтубинской поймы и частично дельты; второй - с материковыми засоленными озерами и приморскими лагунами. Особый смешанный тип представляет растительный покров авандельты Волги.

Пресноводный вариант сложен широкоареальными *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Butomus umbellatus*, *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *Nymphaea alba*, часто выступающие доминантами. Своеобразие придают также ценотически активные *Salvinia natans*, *Trapa natans*, а также обычные, но не обильные *Marsilea quadrifolia* L., *M. strigosa* Willd., *M. aegyptiaca* Willd., *Pilularia globulifera* L., *Damasonium alisma* Mill.,

*Sagittaria trifolia* L., *Vallisneria spiralis* L., *Potamogeton sarmaticus*, *Ceratophyllum kossinskyi* Kuzen., *Aldrovanda vesiculosa*.

Солоноватоводный (гликофильный) вариант включает как широкоареальные - тростник, рдест гребенчатый (представляющий по-видимому экологическую форму или даже близкий вид) и другие, а также *Najas marina* ssp. *aculeata* Tzvel., *Caulinia minor*, *Bolboschoenus maritimus*, *B. compactus*, *Scirpus tabernaemontani*, *S. supinus*, *Cyperus glomeratus*, *Typha laxmannii*, *Zannichellia pedunculata*, *Callitriche transvolgensis* Tzvel.

Самого пышного развития по площади и биомассе гидрофильная растительность достигает в дельте Волги, своеобразной ботанической эмблемой которой может быть величественный *Nelumbo caspicum* (DC.) Fisch., нередко формирующий большие заросли. Однако этот вид, по-видимому, представляет одичалый элемент древней садовой культуры, впоследствии одичавший. Флороценогенетически его трудно связать с каким-либо флористическим комплексом. Кроме лотоса, массового развития достигают нимфейные, водяной орех, болотноцветник и некоторые обычные виды высокотравья.

III.4. Волжско-Донская провинция. Занимает центральные районы европейской России. Орографически приурочена к Приволжской возвышенности и восточным отрогам Средне-Русской, между которыми расположена система местных равнин и низменностей. В общих границах провинция соответствует району "Флоры Средней России" П.Ф. Маевского.

Зональный тип растительности представлен широколиственными лесами с преобладанием дуба и липы. Южнее, в степных районах, лесная растительность носит байрачный характер. Степная растительность представлена на севере луговыми степями и остепненными лугами, сменяемыми далее на юг богато-разнотравно-типчаково-ковыльными и разнотравно-типчаково-ковыльными степями. Болота евтрофные, в редких случаях мезотрофные, связанные с отрицательными формами рельефа. Преобладают травяные болота. Довольно характерны, хотя и занимают небольшие площади, черноольховые болота, приуроченные к притеррасьям.

Водная растительность связана в основном с пойменными водоемами Волги и Дона и их притоков, в меньшей степени — с водоемами водораздельного залегания, среди которых в отдельных районах значительное распространение имеют озера карстового происхождения. Структуру растительного покрова гидрофильного компонента, определяют наряду с широкоареальными эвритопными видами, также водяной орех, сальвиния, болотноцветник, некоторые редкие виды рдестов. И те и другие в пределах провинции проявляют максимум ценотической активности. Однако провинциальные особенности гидрофитона сглажены из-за необычайно сильного антропогенного влияния, прежде всего

гидротехнического строительства. До создания каскада водохранилищ на Волге, Дону и их притоках многочисленные пойменные водоемы были заняты очень большими (по занимаемым площадям) популяциями кувшинковых, телореза, сальвинии, рдестов и других. Для водоемов с замедленным течением весьма характерным компонентом был водяной орех, отличавшийся необычайным разнообразием изменчивости плодов. Некоторое представление о структуре гидрофильной растительности дают малые и средние реки - Хопер, Сосница, Усмань, Битюг и другие. Своеобразие гидрофитону провинции придают редкие *Marsilea strigosa*, *M. quadrifolia*, *Caldesia parnassifolia*, *Zannichellia palustris*, *Typha laxmannii*, *Potamogeton sarmaticus*, *Wolfia arrhiza*, *Ceratophyllum tanaiticum*, *C. pentacanthum*, *Alisma gramineum*, *A. bjoerkqvistii* Tzvel., *Bolboschoenus maritimus*, *B. planiculmis*, *Caulinia minor*, *Najas major*.

III.5. Нижне-Донская провинция. Включает южные сниженные районы Среднерусской, Калачской и Приволжской возвышенностей и низменное Придонье. Плакорная растительность представлена разнотравно-типчаково-ковыльными и типчаково-ковыльными степями. Гидрофильная растительность связана с водоемами, которые четко разделяются на три типа. Это собственно пойменные аллювиально деятельных рек; водоемы плавнево-литоральных ландшафтов низовий Дона, Кубани и более малых рек; водоемы пересыхающих рек (в основном связанных с прадолиной Маныча и Сарапульской низменности).

В пределах провинции наблюдается вся гамма проявления ценотической активности гидрофильных видов с оптимумом в эстуарных участках. В последних сосредоточены основные площади гидрофильной растительности с доминированием тростника, собственно и определяющим плавневые ландшафты. Несколько меньшее участие принимают камыш озерный, рогоз узколистный. Последний образует чистые или смешанные ценозы с участием *Typha minima*, *T. laxmannii*. Указанные два вида рогозов встречаются также небольшими пятнами. Обычны, хотя и не занимают больших площадей, ценозы *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*. На сплавинах отмечены *Iris pseudacorus*, *Thelypteris palustris*, *Sparganium erectum*, *Carex riparia*, *C. pseudocyperus*, *C. acuta*, *C. acutiformis*, *Lathyrus palustris*, *Lythrum salicaria*. Ценозы плавающих на воде растений представлены *Nymphaea candida*, *Nuphar luteum*, *Nymphoides peltata*, *Trapa natans* L. s.l., *Stratiotes aloides*, *Salvinia natans*, *Potamogeton natans*, погруженных — *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Vallisneria spiralis*. На участках авандельты в солоноватых или опресненных водоемах довольно обычны сообщества *Scirpetum litoralis*, *Bolboschoenetum maritimi*, *Najadetum maritimi*, *Zosteretum maritimi*. В пойменных водоемах развитие получает реофильный комплекс, однако несколько ценотически

обедненный. Воздушно-водная растительность имеет ограниченное распространение.

Своеобразный галогидрофильный комплекс с элементами евтрофного развивается в сильно минерализованных внутренних континентальных водоемах провинции. Комплекс флористически беден: в отдельных водоемах встречается не более 8-10 видов. Воздушно-водная растительность здесь представлена сообществами *Phragmitetum communis*, *Scirpetum litoralis*, *Scirpetum kasachstanici*, *Scirpetum lacustris*, *Bolboschoenetum lacustris*, *Bolboschoenetum planiculmis*, погруженной — *Ceratophylletum demersi*, *Myriophylletum spicati*, *Potametum crispum*, *Potametum pectinatum*, *Ruppia maritima*. Растительность с плавающими на поверхности воды листьями не выражена.

В флористическом отношении необходимо отметить следующие особенности. Прежде всего, нахождение в Сарпинских озерах замечательного эндемика *Zannichellia clausii* Tzvel. Там же обнаружен *Najas aculeata* Tzvel. Характерным видом горькосолёных озёр, связанных с Манычем, является *Ruppia drepanensis* Tineo с несколько расширенным древнесредиземноморским ареалом. Отметим *Althenia filiformis* F. Petit, *Scirpus kasachstanicus* Dobroch. Последний показывает высокую ценоотическую активность. В структуре воздушно-водной растительности, окаймляющих прибрежную зону, заметное участие принимает *Tamarix ramosissima* Ledeb., по-видимому представляющий элемент гигрофильного варианта саванноидного флористического палеокомплекса. Нельзя также не отметить высокую активность в дельтах рек в общем бореального *Nymphaea candida*.

УДК 581.526.3(57)

*Л.М. Фельбаба-Клушина*

# **ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГИДРОФИЛЬНОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА УКРАИНСКИХ КАРПАТ И ЗАКАРПАТЬЯ**

Украинские Карпаты протянулись на 280 км. Орографически это среднегорная страна с максимальными отметками высот 2000-2061 м над ур. моря. Среднегодовая сумма осадков составляет 1200-1600 мм, густота речной сети – 0.5-0.7 км<sup>2</sup>. Реки из-за стремительного течения и частых паводков лишены гидрофильной растительности. Она развивается в немногочисленных озерах.

Закарпатье Украины представляет предгорную равнину, прилегающую со стороны Средней Европы к Карпатам, и называемой Притиссенской. Равнина дренируется реками, берущими начало в Карпатских горах – Уж, Латорица, Черемош и другими. Гидрофильная растительность развивается в пойменных водоемах и разного типа искусственных, в основном рыбоводных прудах.

Целью работы является анализ типологических макроструктур гидрофильного компонента флоры территории. Фактологической основой послужили собственные данные автора и литературные источники по таксономическому составу и географии гидрофитов изученного региона, обобщенные в “Определителе высших растений Украины” (1987).

Анализируемая выборка, представляющая неполную территориальную совокупность видов растений (НТСВР), выделенная по экологическому признаку, включает 135 таксонов видового уровня. Выборка дифференцирована на 3 типологических комплекса – гидрофитон (Hydrophyton), гигрофитон (Hygrophyton), псаммогидрогигрофитон (Psammohydrohygrophyton). На территории представлены другие типы влажной растительности, экологически сдвинутые в сторону гигрофилии, которые в статье не рассматриваются.

Типологические комплексы выделены в соответствии с установками и подходами, изложенными в статьях данного сборника и в работах А.Н. Красновой (1999), И.Ю. Ершова (2002) и других авторов. По содержанию эти структурные образования близки экоценофитонам В.В. Новосада (1992). Общей методологической основой нашей работы послужило положение о гидрофильном компоненте растительного покрова как многоуровневой иерархической системе со специфическими структурными связями. Гидрофильная флора представляет множество элементов, объединенных средообразующими факторами.



**Hydrophyton.** Включает 47 видов, относящихся к 17 семействам. Однодольных - 21 вид, двудольных – 25. Соотношение этих систематических групп почти такое же, как и для других регионов Восточной Европы.

“Проявляющее” семейство комплекса - Potamogetonaceae, включающее 11 видов р. Potamogeton L. Видовой состав, отвлекаясь от деталей распространения, на первый взгляд мало оригинален, повторяет рдестовую флору Украины, исключая пожалуй специфический *P. sarmaticus*, связанный с сильно минерализованными водоемами. Тем не менее, таксономический состав рдестов индицирует все разнообразие экотопологической структуры гидрофильного компонента территории, начиная с классов заболоченных и заболачивающихся вод, экотопов с текучими водами. Разнообразие усиливается прудовыми системами рыбохозяйственного назначения, занимающие на Притиссенской равнине большие площади и нередко определяющие агрикультурные ландшафты. Перечисляем видовой состав Potamogetonaceae. Неизменно доминирующего в любой локальной и региональной флоре: *Potamogeton pectinatus* L., *P. natans* L., *P. trichoides* Cham. & Schlecht., *P. acutifolius* Link, *P. pusillus* L., *P. praelongus* Wulf., *P. gramineus* L., *P. alpinus* Balb., *P. lucens* L., *P. perfoliatus* L., *P. crispus* L. Остановимся на самых примечательных. *P. acutifolius* в общем со средневропейским ареалом, встречающийся в Хустском районе Закарпатской области. Другой вид *P. alpinus*, который А.И. Кузьмичев (1992) относит к группе арктическо-бореальных. Во всяком случае уже видовой эпитет наводит на мысли о глубоких горно-равнинных связях. *P. praelongus*, также редкий для района, имеет широкий голарктико-древнесредиземноморский тип ареала, по-видимому, исходно с горно-равнинными связями, на что указывает его распространение в Альпах и на Кавказе. Следующий *P. trichoides*, отмеченный в окрестностях г. Чоп, имеет западно-древнесредиземноморский ареал с иррадиацией в северные области. Растение с удивительной экологией и биоморфологией с чертами терофита.

Систематически близко к рдестовым стоят Najadaceae, представленные 3 видами – *Najas major* All., *N. marina* L., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ.

Nymphaeaceae представлены *Nymphaea alba* L., более термофильным по отношению к бореализированному *N. candida* J. et C. Presl. Кувшинка чистобелая встречается гораздо реже и ареагенетически представляет плейстоценовое включение. Обычным компонентом водоемов является *Nuphar lutea* (L.) Smith. Удивительно отсутствие не только на нашей территории, но и в Украине гляциального реликта *N. pumila* (Timm) DC., распространенного практически рядом – в Южной Чехии и Моравии.

Неожиданно много желтых водяных лютиков (шелковников) - *Trachium* (DC.) S.F. Gray – 7 видов: *B. gilibertii* V. Krecz., *B. aquatile* (L.) Dumort., *B. fluitans* (Lam.) Wimm., *B. carinatum* Schur, *B. divaricatum* (Schrunk) Schur, *B. kauffmannii* (Clerc) V. Krecz., *B. foeniculaceum* (Gilib.) V. Krecz. Систематика этого рода, не всегда признаваемого за самостоятель-

ный, требует дополнительных исследований, тем не менее остановимся на некоторых видах, в их числе описанных Шуром. *Batrachium fluitans*. Растет в Карпатах (местонахождения не подтверждены новейшими сборами). Вид с горно-равнинными связями. Можно предположить находки в равнинной Украине в ненарушенных ручьях с быстрым течением и каменистым ложем. *Batrachium carinatum* – систематически не очень ясный вид, часто отождествленный с *B. aquatile*. Ареал предположительно средневропейский. *B. foeniculaceum* с европейско-древнесредиземноморским ареалом. *Batrachium kauffmannii*, представляющий плиоцен-плейстоценовое бореальное включение.

Callitrichaceae представлены *Callitriche hermaphroditica* L., *C. cophocarpa* Sendtner, *C. verna* L., *C. stagnalis* Scop., распространенными в равнинной Украине.

Utriculariaceae представлены обычными для равнинной Украины и прилегающими с запада районами Средней Европы - *Utricularia minor* L., *U. vulgaris* L., *U. bremii* Heer.

В флористический состав комплекса входят также почти все Lemnaceae - *Lemna trisulca* L., *L. minor* L., *L. gibba* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Наконец, региональные особенности подчеркивают *Salvinia natans* (L.) All., *Trapa natans* L., *Ludwigia palustris* (L.) Ell.

**Hydrophyton.** Включает 54 вида относящихся к группе воздушно-водных растений, из которых однодольных 30, двудольных 24, т. соотношение 1:0,8. Укажем сначала наиболее характерные (“проявляющие”) виды: *Equisetum fluviatile* L., *Cicuta virosa* L., *Eupatorium cannalinum* L., *Butomus umbellatus* L., *Scirpus lacustris* L., *S. tabernaemontani* C.C. Gmel., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Typhoides arundinacea* (L.) Moench, *Typha latifolia* L., *T. angustifolia* L., *T. schuttleworthii* Koch & Sond., формирующие физиономически выраженные пояса высокотравья по периферии водоемов.

Обратимся к остальным видам. Привлекает внимание редкий *Urtica kioviensis* Rogow., экогенетически связанный предположительно с гидрофилизированным вариантом саваноидного палеокомплекса. Разорванный ареал указывает на его реликтовость. Растение редкое. Род *Caltha* L. - калужница, включает все три вида, распространенные в Украине - *C. cornuta* Schott. Nym. & Kotschy, *C. laeta* Schott. Nym. & Kotschy, *C. palustris* L. Первые два встречаются в Карпатах, второй - на равнине.

Вероники представлены *Veronica beccabunga* L., *V. anagallis-aquatica* L., *V. anagalloides* Guss., *V. scutellata* L. Род *Alisma* в комплексе включает, кроме обычного *A. plantago-aquatica* L., еще нечасто распространенные *A. lanceolatum* With., *A. gramineum* Lej. Характерным компонентом комплекса являются Sparganiaceae - *S. neglectum* Beeby, *S. emersum* Rhem., *S. angustifolium* Mich., *S. minimum* Wallr. Последние два встречаются в Карпатах. В Карпатах распространен *Typha sibirica* Krasnova.

Перечислим другие виды комплекса. *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Rumex hydrolapathum* Huds., *Sagittaria sagittifolia* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Lythrum salicaria* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Ranunculus lingua* L., *Sium latifolium* L., *S. sisaroides* DC., *Siella erecta* (Huds.) M. Pimen., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult., *Glyceria fluitans* R. Br., *G. plicata* (Fries) Fries, *Menyanthes trifoliata* L., *Iris pseudacorus* L., *Calla palustris* L., *Comarum palustre* L.

**Psammohydrohyphyton.** Включает 33 вида, из которых однодольных 19, двудольных 12, т. е. соотношение примерно 1:0,7. Объединяет виды, экологически связанные с отмелями, периодически обсыхающими мелководьями. В большинстве включает одно-малоletники, Экобиоморфологически представляют водные эфемеры, ожидающие прихода своих местообитаний – пелохтофиты, тенагофиты – растения «сурки» и водные ксерофиты, имеющие признаки ксерофилии и благодаря им переживающие высыхание местообитаний в период вегетации – охтогидрофиты, трихогидрофиты, улигинозофиты, эвохтофиты – растения «пингвины» (Славгородский, 2001). Комплекс дифференцирован на субкомплексы – низкотравный собственно отмельный и среднетравный.

Субкомплекс низких трав – нано-псаммоэфемеретум. Синонимы: пойменный наноэфемеретум (Кузьмичев, Краснова, 2001); миниатюрные травы отмелей (Юрова, 1998); пойменный эфемеретум (Таран, 1995). По градиенту обводнения в рельефе занимает самые нижние уровни. Большинство видов характеризуется коротким периодом развития. Экогенетическая природа этой группы рассмотрена в цитированной работе А.И. Кузьмичева и А.Н. Красновой. Приводим список видов: *Marsilea quadrifolia* Willd. Растет в воде и на влажных обсыхающих грунтах, *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. *Elatine* представлен *E. alsinistrum* L., *E. ambigua* Wight, *Elatine hungarica* Moesz, *E. gyrospema* Dueben. К этой же группе относится *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. с евразийско-средиземноморским типом ареала, другой вид этого семейства – *Limosella aquatica* L. Продолжим перечисление низкорослых осоковых – *Carex bohémica* Schreb., *Diocostylos micheliana* (L.) Nees, *Eleocharis quinqueflora* (Hartm.) O. Schwarz, *E. multicaulis* (Smith) Desv., *Cyperus fuscus* L. *Cyperus fuscus* L. Из ситниковых отметим *Juncus bufonius* L. Как видно, субкомплекс малочисленный, но довольно выразительный, хотя физиономически проявляется редко, что объясняется реликтовым характером.

Среднетравный субкомплекс экологически приурочен к верхним уровням по градиенту увлажнения. Включает *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray, *Carex hirta* L., *C. vulpina* L., *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv., *Digitaria sanquinalis* (L.) Scop., *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv и ряд других.

В заключение рассмотрим таксономический состав гидрофильной флоры региона с точки зрения его положения в системе географических координат. Украинские Карпаты служат естественной границей, разделяющей Восточную и Среднюю Европу. Притиссенская равнина не только

территориально, но и по климатическим, почвенно-растительным и другим показателям относится к Средней Европе. Состав гидрофильной флоры всего региона носит переходный характер. Непосредственно в Карпатах оседает ряд бореальных видов. Некоторые из них с горно-равнинными связями, не доходящие до Притиссенской равнины. В пределах последней преобладают широкоареальные эвритопные виды “разбавленные” фракцией термофильных – марсилеей, сальвинией, водяным орехом, который развивается даже в рыбоводных прудах, и немногими другими. В то же время на равнине не встречаются виды, представленные в локальных гидрофильных флорах соседних регионов, расположенных западнее и юго-западнее, несмотря на сходство климатических условий. Укажем их: *Azolla filiculoides* Lamark, *Batrachium baudotii* (Godr.) F. Schultz, *B. penicillatum* (Dumortier) Babington, *Eleocharis ovata* (Roth) Roem. & Schult., *Cladium mariscus* (L.) Pohl., *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze, *Pilularia globulifera* L., *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm. Список можно продолжить. Отсутствие приведенных видов не менее интересно, чем присутствие. Можно допустить, что это связано со спорадичностью распространения гидрофитов и высокой агрикультурной освоенностью территории. Дело в том, что значительная часть Притиссенской равнины, представляющей продолжение равнины Альфельд, несколько столетий назад была занята обводненными болотами, чему способствовали большие и длительные наводнения рек (Ярошенко, 1969). После проведения крупных мелиоративных работ (выпрямления русел меандрирующих рек, сооружения плотин, осушения болот) площади водно-болотной растительности сильно сократились, что возможно и привело к сокращению плотности популяций гидрофитов, выпадению из состава локальных гидрофлор. Надо полагать, что в доагрикультурных ландшафтах субкомплекс наноэфмеретума в структуре водно-болотных угодий (“ветландов”) физиономически был более выраженным. Исходя из этого, современный гидрофильный компонент флоры и растительности Карпат и Закарпатья представляет антропогенно-трансформированный вариант. Однако он сохраняет многие черты естественности, что не исключает проведение с ним дальнейших работ как с природным объектом.

Приношу благодарность А.И. Кузьмичеву за ценные советы и замечания, сделанные при подготовке рукописи.

### Литература

1. Ершов И.Ю. Фитоценосистемы озер Валдайской возвышенности. – Рыбинск, 2002. – 134 с.
2. Краснова А.Н. Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. – Рыбинск, 1999. – 196 с.

3. Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора Юго-запада Русской равнины и ее генезис. – Л.: Гидрометеиздат, 1992. – 214 с.
4. Кузьмичев А.И., Краснова А.Н. Миниатюрные травы отмелей. К структуре и истории формирования пойменного наноэфмеретума // Биология внутренних вод. – 2001. - № 2. – С. 22-25.
5. Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона. – Киев: Наукова думка, 1992. – 278 с.
6. Определитель высших растений Украины. – Киев: Наукова думка, 1987. – 548 с.
7. Славгородский А.В. Структура гидрофильной флоры и растительности Окско-Донской равнины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2001 – 22 с.
8. Таран Г.С. Малоизвестный класс растительности бывшего СССР – “пойменный эфмеретум (Isoeto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 43) // Сиб. экол. журн, 1995. - № 4. – С. 373-382.
9. Юрова Э.А. Миниатюрные травы отмелей пресных водоемов // Ботан. журн. -1998. – Т. 83, № 10. – С. 58-65.
10. Ярошенко П.Д., Грабарь В.А. Смены растительного покрова Закарпаття. – Л.: Наука, 1969. – 113 с.

## **СОДЕРЖАНИЕ**

---

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ .....</b>	<b>3</b>
--------------------------	----------

<i>А.И. Кузьмичев, А.В. Славгородский</i> <b>РАЗВИТИЕ ТЕОРИЙ И МЕТОДОВ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКИ В ИЗУЧЕНИИ СТРУКТУРЫ ГИДРОФИЛЬНОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА .....</b>	<b>6</b>
--	----------

<i>А.Н. Краснова</i> <b>ЭКОФЛОРА ГИДРОФИЛЬНОГО ЦЕНТУРИОНА (ОПЫТ РАЗВЕРНУТОГО СТРУКТУРНОГО АНАЛИЗА).....</b>	<b>44</b>
--	-----------

<i>И.Ю. Ершов, А.И. Кузьмичев</i> <b>СТРУКТУРНО-ИСТОРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГИДРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЦЕНТРА РУССКОЙ РАВНИНЫ .....</b>	<b>94</b>
--	-----------

<i>Е.Г. Крылова, А.И. Кузьмичев</i> <b>СТРУКТУРА И СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ОЗЕР НЕКРАСОВСКОЙ ПОЙМЫ .....</b>	<b>144</b>
---	------------

<i>А.Н. Краснова, А.И. Кузьмичев</i> <b>СТРУКТУРА ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА .....</b>	<b>197</b>
--	------------

<i>А.Н. Краснова</i> <b>ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ГИДРОФИЛЬНОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ .....</b>	<b>229</b>
---	------------

<i>Л.М. Фельбаба-Клушина</i> <b>ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГИДРОФИЛЬНОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА УКРАИНСКИХ КАРПАТ И ЗАКАРПАТЬЯ.....</b>	<b>248</b>
--	------------

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

*Ершов Игорь Юрьевич* — кандидат биологических наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузского р-на, Ярославской обл., Россия, 152742

( *I. Yu. Yershov* — Dr. Institute for Biology of Inland Waters RAS, pos. Borok, 152742 Russia. E-mail: [ershov@ibiw.yarosalvl.ru](mailto:ershov@ibiw.yarosalvl.ru) )

*Краснова Алла Николаевна* — доктор биологических наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузского р-на, Ярославской обл., Россия, 152742

( *A.N. Krasnova* — Dr. of Sc. Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia. E-mail: [kuzmicz@ibiw.yarosalvl.ru](mailto:kuzmicz@ibiw.yarosalvl.ru) )

*Крылова Елена Геннадьевна* — кандидат биологических наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузского р-на, Ярославской обл., Россия, 152742

( *Ye. G. Krylova* — Dr. Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia. E-mail: [kuzmicz@ibiw.yarosalvl.ru](mailto:kuzmicz@ibiw.yarosalvl.ru) )

*Кузьмичев Анатолий Иванович* — доктор биологических наук, профессор, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузского р-на, Ярославской обл., Россия, 152742

( *A. I. Kuz'michev* — Dr. of Sc., prof. Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia. E-mail: [kuzmicz@ibiw.yarosalvl.ru](mailto:kuzmicz@ibiw.yarosalvl.ru) )

*Славгородский Алексей Васильевич* — кандидат биологических наук, Заповедник «Галичья гора», п/о Донское, Задонского р-на, Липецкой обл., Россия, 399020.

( *A.V. Slavgorodsky* — Dr. National Reserve «Galichya Gora», p/o Donskoye, Zadonskiy region, Lipetsk obl. Russia, 399020. E-mail: [ygu@zadonsk.lipetsk.ru](mailto:ygu@zadonsk.lipetsk.ru) )

*Фельбаба-Клушина Любовь Михайловна* — кандидат биологических наук, Ужгородский национальный университет ул. Волошина, 54 Ужгород Украина, 88000

( *L. M. Fel'baba-Klushina* — Dr. Uzhgorod, National University Uzhgorod, ul. Voloshina, 54, Ukraine. 88000 )

**ГИДРОФИЛЬНЫЙ КОМПОНЕНТ  
В СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКЕ**

Сборник статей  
Научный редактор *А.И. Кузьмичев*  
Оригинал – макет: *Носова Н.А.*

Отпечатано с оригинал-макета  
в ОАО «Рыбинский Дом печати»  
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.



*Для заметок*

---