

**Материалы
VI Всероссийской
школы-конференции
по водным макрофитам
ГидрОБОТАНИКА
*2005***

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина

Материалы VI Всероссийской
школы-конференции
по водным макрофитам

ГИДРОБОТАНИКА 2005

Борок, 11—16 октября 2005 г.

Рыбинск 2006

ББК 28.082

Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» (пос. Борок, 11—16 октября 2005 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2006. 382 с.

ISBN

Сборник материалов включает доклады ведущих ботаников России, посвящённые подходам к изучению флоры и растительности водоёмов и водотоков, гербаризации водных растений и анализу флор, определению сложных групп водных растений, классификации растений вод и водной растительности, методам картирования и определения продуктивности водных фитоценозов. Особое внимание уделено гидрботанической терминологии, биоморфологии и онтогенезу водных растений. Во вторую часть сборника вошли краткие сообщения участников школы-конференции, содержащие материалы по различным проблемам гидрботаники.

Книга адресована молодым исследователям-гидрботаникам, но будет интересна и специалистам в области флористики, геоботаники, экологии, гидробиологии, таксономии и синтаксономии, а также преподавателям и студентам высшей школы.

Научные редакторы: *В. Г. Папченко*
Л. И. Лисицына
А. А. Бобров
Е. В. Чемерис

Оргкомитет выражает благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований (грант № 05-04-58069), Российской Академии наук и Институту биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН за финансовую и организационную поддержку, позволившую провести Школу-конференцию и опубликовать её материалы.

Книга печатается по решению Учёного совета ИБВВ РАН от 26 декабря 2005 г.

Дата публикации — 15 февраля 2006 г.

ISBN

© Коллектив авторов, 2006
© Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН, 2006

Предисловие

К концу XX века наметилась отчётливая тенденция увеличения числа научных исследований по гидрботанике. В разных регионах России появилось много молодых учёных и только начинающих исследователей, которым необходимо было помочь сориентироваться в проблемах и методах изучения водных растений и их сообществ, в многочисленных классификациях и крайне запутанной терминологии. Такая необходимость остро обозначилась и была зафиксирована в решении Всероссийской конференции по водной растительности «Гидрботаника 2000», которая прошла осенью 2000 г. в пос. Борок Ярославской обл. Выполняя это решение, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) на базе лаборатории высшей водной растительности, единственной в своём роде и ведущей в этом направлении ботанической науки как в России, так и за рубежом, в апреле 2003 г. провёл школу по гидрботанике «Гидрботаника: методология, методы». Молодые исследователи смогли получить консультации по интересующим их вопросам у ведущих учёных страны. По итогам школы был подготовлен и издан сборник методик гидрботанических исследований. Прошедшая Школа получила широкий положительный резонанс. Практически сразу стали поступать заявки на повторное её проведение. Вместе с тем подошло и время проведения традиционной, уже 6-й по счёту, гидрботанической конференции. В связи с этим было решено объединить эти два мероприятия и в октябре 2005 г. в ИБВВ РАН (пос. Борок Ярославской обл.) провести VI Всероссийскую школу-конференцию по водным макрофитам «Гидрботаника 2005».

Перед Вами материалы этой Школы-конференции. В них вошли полные тексты лекций, прочитанных в рамках Школы, и доклады участников, сделанные в рамках Конференции. Были рассмотрены терминологические, классификационные и методические вопросы гидрботаники. Им посвящены лекции А. А. Боброва и Е. В. Чемерис (ИБВВ РАН, Борок), В. И. Василевича (БИН РАН, С.-Петербург), И. И. Гуреевой (Томский гос. ун-т, Томск), А. Г. Лапирова (ИБВВ РАН, Борок), Л. И. Лисицыной (ИБВВ РАН, Борок), В. Г. Папченкова (ИБВВ РАН, Борок), И. М. Распопова (Ин-т озераведения РАН, С.-Петербург), А. В. Щербакова (МГУ, Москва). Рассматривались эти вопросы и в докладах участников конференции Л. М. Киприяновой (ИВЭП СО РАН, Новосибирск) и А. А. Шмытова (Калужский областной эколого-биологический центр учащихся, Калуга).

Традиционно много внимания было уделено флористическим исследованиям. Доклады на эту тему сделаны М. А. Борисовой с соавторами (ЯрГУ, Ярославль; ИБВВ РАН, Борок), Л. В. Жаковой (ЗИН, С.-Петербург), Т. В. Лихачёвой (УдмГУ, Ижевск), В. В. Соловьёвой (СГПУ, Самара), И. В. Сухановой (ТГУ, Томск), Б. Ю. Тетерюком (Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар), Е. В. Чемерис (ИБВВ РАН, Борок) и др. В лекциях уделено внимание таксономии и систематике рдестов подрода *Coleogeton* (А. А. Бобров, ИБВВ РАН, Борок), гибридам водных растений и особенностям их определения (В. Г. Папченков, ИБВВ РАН, Борок), гибридизации у высших растений и её последствиям (О. В. Юрцева, МГУ, Москва).

Большая часть сообщений касалась исследований характера зарастания водоёмов и водотоков, состава и структуры растительности, её динамики и продукции. В их числе лекция В. Г. Папченкова (ИБВВ РАН, Борок), доклады А. А. Бабушкина (Госрыбцентр, Тюмень), А. А. Боброва с соавт. (ИБВВ РАН, Борок), Е. И. Вейсберг (Ильменский гос. заповедник УрО РАН), Н. Г. Панариной, А. Е. Панарина (КГПИЗ, Кандалакша), Е. А. Петровой (ИБВВ РАН, Борок) и др.

В лекции Н. П. Савиных (ВятГГУ, Киров) и докладах Н. В. Васильевой (ИБВВ РАН, Борок), А. Н. Ефремова (ОГПУ, Омск), Л. М. Киприяновой (ИВЭП СО РАН, Новосибирск), О. А. Лебедевой (ИБВВ РАН, Борок), М. Г. Малёвой (УралГУ, Екатеринбург), Х. Мязметс, Л. Фрейберг [H. Mäemets, L. Freiberg] (Лимнологический центр, Тарту, Эстония) и др. были хорошо отражены исследования по биологии и экологии отдельных видов водных растений. В докладе Д. А. Ронжиной (Ботанический сад УрО РАН, Екате-

ринбург) затронуты вопросы экологической физиологии водных растений, в докладе А. А. Синюшина (МГУ, Москва) — вопросы генетики, докладе И. В. Федорчука (Каменец-Подольский гос. ун-т, Каменец-Подольский, Украина) — индикационные свойства макрофитов. Лекции О. Ю. Анисимовой (Российская программа Wetlands International, Москва) и Г. А. Пронькиной (Представительство МСОП, Москва) были посвящены природоохранным вопросам.

Всего в работе VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» приняли участие 71 человек. Из них 65 представляли 23 города и посёлка России (Барнаул, Борок, Дубна, Екатеринбург, Ижевск, Казань, Калининград, Калуга, Киров, Миасс, Москва, Новосибирск, Омск, Рязань, Самара, С.-Петербург, Саранск, Саратов, Сыктывкар, Томск, Тюмень, Чебоксары, Ярославль), двое были с Украины (Каменец-Подольский, Киев), двое — из Эстонии (Тарту) и по одному представляли Белоруссию (Гродно) и Казахстан (Алма-Ата). Почти половина участников — это молодые люди в возрасте до 35 лет. Среди них 7 студентов, 12 аспирантов и 5 кандидатов наук. Всего с кандидатской степенью было 22 человека, со степенью доктора и званием профессора — 4 человека.

По итогам работы Школы-конференции было принято следующее решение: 1. Признать, что VI Всероссийская школа-конференция по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» прошла успешно и плодотворно. 2. Провести следующую конференцию по гидрботанике через 5 лет в пос. Борок на базе ИБВВ РАН. 3. В качестве рекомендации Школы-конференции принять к использованию базовые термины гидрботаники в объёме, предложенном инициативной терминологической комиссией в составе В. Г. Папченкова, А. В. Щербакова и А. Г. Лапирова (эти термины приведены в конце данного сборника материалов). 4. Рекомендовать к публикации библиографический указатель работ по гидрботанике «Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)» под авторством А. И. Кузьмичёва и Э. В. Гарина. 5. Опубликовать в научных изданиях информацию о прошедшей Школе-конференции. 6. Выразить благодарность Оргкомитету и дирекции ИБВВ РАН за хорошую организацию Школы-конференции.

VI Всероссийская школа-конференция по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» была организована и проведена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 05-04-58069), Общего отделения РАН и ИБВВ РАН, за что мы выражаем им свою благодарность.

В. Г. Папченков

1. Термины гидрботаники и классификации растений водоёмов и водотоков

ГИДРОБОТАНИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ НА ПУТИ К ЕЁ УНИФИКАЦИИ

А. Г. Лапиров

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru

«В чём, собственно, состоит сугубая задача мыслителя? Да установить, что под чем скрывается, что и как мы переименовываем»
/О. Шамборант «Стокгольмский синдром»/

Неоднократно, и уже давно, различными исследователями отмечалось, что гидрботаническая терминология нуждается в серьёзном переосмыслении и упорядочивании (Распопов, 1977, 1978; Белавская, 1982; Лапиров, 2002, 2003; Папченков и др., 2003а, б; Матвеев и др., 2004). Многочисленные попытки её унификации наталкиваются на серьёзное сопротивление противников этого процесса, полагающих, что «...проблема терминологии — постоянная, «сквозная»...» и свести её в единую систему терминов «...вряд ли достижимо» (Кузьмичёв, Славгородский, 2004 : 10). Отвергая подобные суждения, временная рабочая группа¹, созданная по решению V Всероссийской конференции по водным растениям «Гидрботаника 2000» (Борок, 2000), провела необходимую подготовительную работу и выпустила для дальнейшего обсуждения в виде статьи и брошюры проект основных гидрботанических понятий и сопутствующих им терминов (Папченков и др., 2003а, б). Тем не менее, терминологические «страсти» не только не утихают, а разгораются с новой силой. Именно поэтому, прежде чем рассматривать гидрботаническую терминологию и пути её унификации, мы остановимся, прежде всего, на отношении к гидрботанике, как науке, вообще. Поскольку даже по этому вопросу, как будет показано ниже, отсутствует единство мнений.

Гидрботаника как наука: объект и предмет исследования

Гидрботаника как наука возникла в конце прошлого века, а начала активно развиваться лишь в конце 40-х — начале 50-х годов XX столетия (Папченков, 2000). Однако, в России лишь в начале 60-х годов И. М. Распопов ввёл в научный обиход термин «гидрботаника», понимая под ним науку, представляющую собой «часть ботаники...» (Распопов, 1963 : 454). И это несмотря на то, что в этот период сам термин «гидрботаника», по мнению Т. Г. Поповой, не являлся ещё достаточно широко распространённым (Попова, 1965). Основоположником этой науки И. М. Распопов считает Ф. Гесснера, который во вступлении к первому тому своей книги «Hydrobotanik» пишет: «В этой работе следует предпринять попытку термин «геоботаника», который долго использовался как синоним для «географии растений», так же как и «гидрботаника», рассматривать отдельно, а точнее, упорядочить все три термина...» (Gessner, 1955 : 2). В 1963 году, альголог Т. Г. Попова, на третьем делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества отмечала, что «...гидрботаника зародилась в недрах комплексной науки гидробиологии, но настолько выросла и окрепла, что целесообразно её выделение в качестве самостоятельной ботанической науки, имеющей своё особое содержание, методы и задачи исследова-

¹ В состав группы вошли: д.б.н. В. Г. Папченков (ИБВВ РАН), к.б.н. А. В. Щербаков (МГУ) и автор настоящей статьи.

ния»¹ (Попова, 1965 : 113). О связи гидрботаники с гидробиологией писала позже А. П. Белавская, полагая, что термин «гидрботаника» возник на стыке двух наук: ботаники и гидробиологии (Белавская, 1994). Интересно, что ранее некоторые морские альгологи называли гидрботанику морской фитоценологией и относили её к особому разделу геоботаники (Калугина-Гутник, 1975). Однако, ни о каком толковании этого термина «...в наземной геоботанике...» (Возжинская, 1986 : 24), о котором пишет данный автор, сведений мы не имеем. Возможно, это неправильный изначальный перевод или искажённый смысл высказывания Ф. Гесснера.

С 60-х годов гидрботаника, как и любая наука, переживала периоды подъёма и глубокого спада, но, несмотря на это, продолжалось обсуждение её статуса. Недаром В. Г. Папченков на IV Всероссийской конференции по водным растениям (Борок, 1995) отмечал, что «...вновь, как и 30 лет назад, встаёт вопрос о месте гидрботаники в системе наук. И не только ботанических...» (Папченков, 1995 : 3). Кроме того, отдельные исследователи не сразу признали гидрботанику самостоятельной наукой.

Так, в начале 90-х годов, А. И. Кузьмичёв считал, что «...на сегодняшний день гидрботаника представляет собой конгломерат нескольких слабо связанных ботанических дисциплин и направлений, объединённых лишь одним объектом исследования — высшими водными и прибрежно-водными растениями» (Кузьмичёв и др., 1992 : 9). В более поздней работе этот же автор (Кузьмичёв, 1998) сначала называет гидрботанику формирующимся на стыке фитоценологии, экологии и гидробиологии направлением, а в конце этой же статьи — уже молодой развивающейся наукой. Два года спустя, в одной из работ А. И. Кузьмичёв гидрботаническое направление называет одним из объектов гидробиологии (Кузьмичёв, 2000а), а в другой — представляет современную гидрботанику уже как «...формирующуюся науку со своим понятийным аппаратом, теориями и методами» (Кузьмичёв, 2000б). И, наконец, в работе 2004 года А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский называют гидрботанику — водной ботаникой (Кузьмичёв, Славгородский, 2004).

Действительно, «не мудрствуя лукаво» можно сказать, что смысл сложного слова — «гидрботаника» точно определяется на основе значений составляющих его частей: гидро (от греч. *hydor* — вода, влага) и ботаника (от греч. *botane* — трава, растение) — наука о растениях. Именно на этом построено наше определение гидрботаники как науки о растениях вод (Папченков и др., 2003а, б). И, как подавляющее большинство исследователей (Распопов, 1963; Доброхотова и др., 1982; Кудряшов, Садчиков, 2002; Садчиков, Кудряшов, 2004), мы считаем её отраслью (или разделом) ботаники. Это и понятно, поскольку «...ботаника представляет собой комплекс разделов, теснейшим образом связанных между собой... Эти разделы возникли не одновременно и не сразу в законченном виде, а в определённой последовательности и только постепенно приняли современный вид» (Васильев и др., 1978 : 10).

По нашему мнению, история становления и последующего развития гидрботаники со всей очевидностью показывает, что **гидрботаника давно превратилась в самостоятельную науку, имеющую своё содержание, объект и предмет исследования.**

В рамках обсуждаемого вопроса невозможно обойти ещё один очень важный момент — попытки некоторых авторов разрушить гидрботанику, расчленив её на отдельные самостоятельные научные дисциплины. В данном случае, речь идёт о работах А. И. Кузьмичёва и некоторых его последователей, представивших сомнительные аргументы в пользу выделения «...формирующейся научной дисциплины» — «**гидрофитологии**» (см. статьи А. И. Кузьмичёва «Слово к читателю» и «Основания гидрофитологии» в первом выпуске этого электронного журнала «*Althenia*» за 2003 г., а также Кузьмичёв, Славгородский, 2004). Причём, при внимательном прочтении видно «откуда торчат уши» — по сути якобы «новая наука», есть не что иное, как очень сильно усечённая гид-

¹ Здесь и далее выделение мое — А. Л.

роботаника¹. Поэтому, обосновывая нововведение, А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский не утруждали себя поиском новых слов и выражений. В подавляющем большинстве случаев, они использовали слово в слово, опробованную ранее гидрботаническую терминологию.

Подобное дробление гидрботаники на части чрезвычайно опасно, поскольку, на наш взгляд, это ещё больше запутывает ситуацию, как с терминологической, так и со всех остальных точек зрения (объект и предмет исследования и т.п.).

Объект исследования гидрботаники. Следующий не менее важный и постоянно дискутируемый вопрос — об объекте исследования гидрботаники. Здесь также существует большой разброс различных точек зрения. Так, Ф. Гесснер писал, что в понятие «гидрботаника» необходимо «...объединить всё, что выявилось в отношениях между водным растением и его средой обитания» (Gessner, 1955 : 2). Водными растениями немецкий исследователь обозначал в первом томе своей работы «...все растения независимо от степени их организации, чьей природной средой обитания является вода, когда они существуют в водной толще, либо плавают на поверхности, либо погружены в неё» (Gessner, 1955 : 2). С систематической точки зрения — это широкое трактование объёма термина «водные растения» («...все растения независимо от степени их организации...» — т.е. низшие и высшие растения), а с экологической — узкое. В последнем случае Ф. Гесснер, вслед за I. F. Schouw (1822, цит. по: Gessner, 1955), обозначал эти растения как «гидрофиты»². С этого момента толкование объекта исследования гидрботаники развивалось в трёх основных направлениях:

Первое — трактовки, близкие к гесснеровской. Так, Т. Г. Попова объектом гидрботаники считала *«растительность водоёмов в её группировках вне зависимости от систематического положения слагающих их видов, и процессы, вызываемые их жизнедеятельностью — зарастание, самоочищение, «цветение» и т.п.»* (Попова, 1965 : 112). Это широкое трактование, включает в себя не только объект, но и, частично, предмет исследования гидрботаники. И. М. Распопов под объектом изучения гидрботаники понимает *«...водные макрофиты и образованные ими группировки, их связи с внешней средой, строение и внутренние взаимосвязи, развитие в пространстве и времени, а также их использование и преобразование»* (Распопов, 1965 : 234). Термином «макрофиты» этот автор обозначает *«...макроскопические растительные организмы вне зависимости от их систематического положения, установление родовой (видовой) принадлежности которых не требует применения оптических приборов с большим увеличением»* (Распопов, 1978 : 20; 1985 : 14). Полностью гесснеровского определения придерживается К. А. Кокин (1982 : 3), полагая, что «правомерность такой трактовки очевидна...». Ну, и, наконец, слегка перефразируя Ф. Гесснера (но, не ссылаясь на него), дают определение объекта исследований А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский (2004).

Второе — трактовки, противоречащие гесснеровской. Так, известные морские альгологи А. А. Калугина-Гутник (1975), В. Б. Возжинская (1986) и др. определяют гидрботанику как науку о водных фитоценозах или водных растительных сообществах.

Третье — трактовки, сужающие объём понятия, по сравнению с гесснеровским. Так, на начальном этапе становления гидрботаники как науки, И. М. Распопов (1963 : 453—454) считал, что гидрботаника занимается *«...изучением высших водных растений...»*,

¹ К сожалению это не смутило данных авторов, которые с гордостью сообщили через электронные средства массовой информации о начале «...чтения первого в России курса лекций по гидрофитологии в Алтайском государственном университете» (материалы электронного ботанического журнала «Althenia» на сервере Алтайского университета, 2003 г.), главный научный редактор д.б.н., профессор А. И. Кузьмичев). По-видимому, им не было известно, что почти сорок с лишним лет назад, впервые в бывшем СССР, И. М. Распопов прочел два курса лекций по гидрботанике в Отделе водных проблем Карельского ФАН, которым заведовал С. В. Григорьев, а также по приглашению профессора А. А. Корчагина на кафедре ботанической географии ЛГУ.

² В таком экологическом объеме данный термин принимается и нами (Лапиров, 2003).

а объектом исследования этой науки являются «...водные растения»¹ и образованные ими группировки, их связи с внешней средой (аут- и синэкология), их строение и внутренние взаимосвязи, их развитие в пространстве и во времени, а также их использование и преобразование». В то время повышенное внимание именно к высшим водным было понятно, поскольку флора низших (и не только водных) была изучена крайне слабо (Сукачёв, Фёдоров, 1964; Голлербах, 1965). Тем не менее, уже тогда это вызвало справедливую критику Т. Г. Поповой, которая считала неправомерным ограничение гидрботаники лишь изучением высших водных растений (Попова, 1965). Признав критику, И. М. Распопов находит блестящее решение вопроса об объекте изучения гидрботаники (см. выше).

Однако, спустя 20 лет, К. В. Доброхотова с соавторами в качестве объекта исследования этой науки снова называют высшие водные растения — гидрофиты (Доброхотова и др., 1982), а Л. Ф. Лукина и Н. Н. Смирнова (1988) — архегониальные и высшие (цветковые) растения, населяющие пресные, солоноватые и солёные воды.

Сужение объёма, вкладываемого в понятие «объект исследования» (по сравнению с гесснеровским), как справедливо отмечают А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский (2004 : 9), «...противоречит общепринятым нормам приоритетности введённого в научный оборот понятия и вкладываемого в него содержания, что неизбежно приводит к коллизиям и путанице, с которыми сейчас приходится сталкиваться». Свою лепту в это внёс и сам А. И. Кузьмичёв, который в 90-е годы в качестве объекта исследования выделял высшие водные и прибрежно-водные, или гидрофильные растения (Кузьмичёв и др., 1992; Кузьмичёв, 1998). Чуть позднее, этот автор уже считал, что только гидрофильные покрытосемянные, или цветковые «...единственная массовая и широко распространённая группа растений, составляющая собственный объект исследований...» (Кузьмичёв, 2000а : 7)², то вдруг сетовал на то, что вообще, объект (как и предмет) гидрботаники размыт или не определён (Кузьмичёв, 2000б).

В последнее время А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский ещё больше запутали ситуацию, когда все те же «сосудистые гидрофильные растения, представленные на 95—97% покрытосемянными (цветковыми)» стали считать объектом исследования не существующей науки — гидрофитологии (см. «Althenia» — статьи А. И. Кузьмичёва «Слово к читателю», и «Основания гидрофитологии» в первом выпуске журнала за 2003 г., а также Кузьмичёв, Славгородский, 2004 : 5).

Для размежевания гидрофитологии с гидрботаникой, А. И. Кузьмичёву и А. В. Славгородскому пришлось кинуться в другую крайность и взять в качестве объекта исследования последней (т.е. гидрботаники) «...все водные растительные организмы независимо от их систематического положения — водоросли, мхи, папоротники, хвощи, покрытосемянные (цветковые)» (Кузьмичёв, Славгородский, 2004 : 9). Однако следует заметить, что ещё в начале 60-х годов В. Н. Сукачёв (1964 : 24) отмечал, что микроскопические организмы «...как по методам изучения, так и по взаимодействию с другими организмами очень специфичны». Более того, фитопланктон, как тип растительности, очень своеобразен, поэтому даже при создании классификации растительных ассоциаций В. Н. Сукачёв отнёс его к отдельному типу (Сукачёв, 1975). Именно поэтому микроводоросли, в отличие от макроводорослей, не следует включать, по нашему мнению, в гидрботанические объекты исследования — их надо оставить «правильным» альгологам. С другой стороны, с упорством, достойным лучшего применения, А. И. Кузьмичёв (2000, 2002) повторяет, что морские макроводоросли — это объект и предмет изучения промышленной альгологии. Хотя, К. М. Хайлов и В. П. Парчевский писали, что «морские водоросли рассматриваются в научной литературе с разных, одинаково важных точек зрения» (Хайлов, Парчевский, 1983 : 14).

Исходя из всего вышеизложенного, **объектом исследования гидрботаники, мы считаем растения вод, под которыми, следуя И. М. Распопову (1977, 1985, 1986),**

¹ Как следует из предыдущего контекста этой статьи под ними он имел в виду **высшие** водные растения.

² Данная работа поступила в редакцию 27.12.1999.

понимаем макрофиты водоёмов и водотоков вне зависимости от их систематического положения и экологической приуроченности, доступные наблюдению невооружённым глазом. Никакой искусственности, при включении разных систематических групп растений в один объект, как ранее считал А. И. Кузьмичёв (2000), мы не находим. Более того, в последнее время ощущается возросший интерес к изучению сообществ, относящихся именно к нецветковым группам растений вод, особенно макроводорослям и мхам, поскольку они играют значительную роль в сложении растительного покрова водоёмов и водотоков (Куклин, 2002; Степаньян, 2003; Чемерис, Бобров, 2003; Никулина, Губелит, 2004; Чемерис, 2004; Бобров и др., 2005). Интересно также в этой связи отметить, что ещё с середины 70-х годов морские альгологи включали в состав макрофитов низшие споровые (морские макроводоросли) и высшие цветковые (так называемые, морские травы) (Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1986; Васьковский, 1998).

Предмет исследования гидрботаники. Ещё в начале 60-х годов были обозначены основные направления гидрботанических работ (Распопов, 1963), определяющие, по сути, предмет исследования гидрботаники как науки. Это геоботаническое, экологическое, анатомо-морфологическое, физиологическое, систематическое, продукционное и хозяйственное направления исследования, а также биоиндикация и мониторинг качества вод с помощью макрофитов (Распопов, 1963, 1986). Кроме того, рассматривая развитие гидрботаники за десять лет (1977—1987), А. П. Белавская и И. Л. Корелякова отмечают необходимость вычленения направления, связанного с изучением биологии и экологии различных видов, тем более что количество исследований такого рода возросло (Белавская, Корелякова, 1988). Точнее это направление, на наш взгляд, можно было бы назвать как изучение биологии (*sensu lato*) растений водоёмов и водотоков или биологии (*sensu lato*) отдельных видов, поскольку широкое толкование слова «биология» включает в себя и экологическую компоненту.

В дальнейшем в научной литературе, так или иначе, обсуждались и рассматривались все эти направления, с большей или меньшей степенью детализации на более мелкие, или, наоборот, с объединением в более крупные единицы (Белавская, 1982; Кокин, 1982; Белавская, Корелякова, 1988; Кузьмичёв и др., 1992, 1998, 2000а; Папченков, 1995, 2000; Матвеев и др., 2004).

Здесь следует заметить, что А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский (2004), не сославшись на К. А. Кокина (1982), полностью взяли его неверную трактовку гесснеровского понимания предмета исследования гидрботаники. Все эти авторы считают, что немецкий исследователь определил его как «...экологию всех водных растений на физиологической основе» (Кокин, 1982 : 3; Кузьмичёв, Славгородский, 2004 : 9). Однако, точный перевод этой фразы Ф. Гесснера таков — «гидрботаника, таким образом, — это труд об экологии водных растений на физиологическом уровне» (Gessner, 1955 : 4). Это значит, что в данном контексте слово «гидрботаника» — название книги, а не трактовка этого термина. Кроме того, фраза Ф. Гесснера во введении ко второму тому — «...намного сильнее, чем в первом томе, встал вопрос о логическом разделении фактического материала и аспектов проблематики» (Gessner, 1959 : VII), со всей очевидностью показывает, что экологию, пусть даже на физиологическом уровне, немецкий учёный понимал только как одну из граней в изучении гидрботаники.

Исходя из этого, мы поддерживаем точку зрения И. М. Распопова, который считает, что «понятие «гидрботаника» **сам Ф. Гесснер не ограничивает экологией водных растений** ... он понимает термин, ... скорее всего в широком смысле (т.е. включает экологию, фитоценологию, географию растений, ботаническую географию)» (Распопов, 1963 : 454).

Сетования А. И. Кузьмичёва по поводу масштабности и неоправданно широкой интерпретации И. М. Распоповым предмета исследования гидрботаники (Кузьмичёв, 2000) мы считаем полностью несостоятельными. Поскольку, ещё Ф. Энгельс говорил, что «наука движется вперёд пропорционально массе знаний, унаследованных ею от предшествующего поколения, следовательно, ... растёт в геометрической прогрессии»

(Маркс, Энгельс, 1955 : 568 — цит. по: Васильев и др., 1978). «При этом возникают новые качества ... в содержании и методах ... науки» (Васильев и др., 1978).

Гидрботаническая терминология: проблемы и решения

Давнюю историю имеет и вопрос о гидрботанической терминологии. Недаром, выступая на IV Всероссийской конференции по водным растениям (Борок, 1995), В. Г. Папченков отмечал, что в шестидесятые и семидесятые годы среди основных проблем гидрботаники обозначилась «невероятная терминологическая путаница», а к концу 80-х годов над этой наукой «нависло терминологическое проклятие» (Папченков, 1995 : 2—3). При этом необходимо чётко различать два основных момента:

первый связан с попытками полного разрушения самих основ гидрботаники и перекраивания гидрботанической терминологии под эти цели. Свидетельством этого являются появившаяся в последнее время серия публикаций в печатном (Краснова, 1999, 2004; Кузьмичёв, 1992, 1998, 2000а, б; Кузьмичёв, Славгородский, 2004) и электронном виде (материалы электронного ботанического журнала «Althenia» на сервере Алтайского университета, главный научный редактор д.б.н., профессор А. И. Кузьмичёв).

второй — с отнюдь не новой тенденцией — неправильной трактовкой уже существующих терминов и понятий, связанной, по-видимому, либо с их неверным прочтением и пониманием, либо, что ещё хуже, с небрежным отношением к терминологии вообще.

Ниже мы остановимся подробнее на этих двух кренах современного терминологического «корабля».

Первый, как мы уже частично отмечали выше, связан с попытками разрушения гидрботаники, путём дробления её на мелкие научные дисциплины. При этом А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский считают, что **«гидрофитология представляет пример дифференциации научного знания — характерной особенности развития современной науки. Вместе с тем, этот процесс нельзя представить без интеграции научных дисциплин»** (Кузьмичёв, Славгородский, 2004 : 8). Однако, говоря о тенденции развития и месте **гидрботаники** в системе наук о растительном покрове, а также проблематике этой науки, А. И. Кузьмичёв (2000а, б) в двух работах писал всё наоборот, однако, практически, одно и то же и теми же словами. Он отмечал, что «традиционный способ решения перечисленных вопросов внутри самой науки, т.е. по пути узкой дифференциации:

- **...не оправдан. Самый оптимальный вариант их решения — интеграция подходов и методов...**» (Кузьмичёв, 2000а : 11)¹

- **...не является оптимальным. Целесообразна интеграция подходов и методов...**» (Кузьмичёв, 2000б : 169).

Подобные противоречия пронизывают все работы этих авторов, связанные с попыткой внедрения гидрофитологии в гидрботаническую среду, как с точки зрения исторического обоснования, так и с позиций выделения объекта и предмета исследования, а также используемой терминологии. Эта проблема проанализирована в отдельной статье (Лапиров, 2005), поэтому здесь мы не будем останавливаться на этом подробно. Хотелось лишь отметить, что у А. И. Кузьмичёва и его последователей серьёзно «хромает» стройность и логичность основных постулатов, а также качество и состояние всего понятийно-терминологического аппарата, и не только касательно гидрофитологии. Хотя, изначальный их тезис о том, что «состояние понятийно-терминологического аппарата служит индикатором продвинутости и зрелости научных дисциплин» (Кузьмичёв, Славгородский, 2004 : 10) был абсолютно верен.

Переходя непосредственно к терминологии необходимо отметить, что «многообразие и неоднозначность толкования терминов и понятий — это один из острых вопросов гидрботаники, с которым эта молодая наука столкнулась ещё в конце 1970-х гг. и не смогла разрешить до сего времени» (Папченков и др., 2003а : 28).

¹ Данная работа А. И. Кузьмичева поступила в редакцию 27.12.1999.

Рассмотрение этого вопроса мы начнём с термина «макрофиты», содержание и объём которого мы уже неоднократно обсуждали в своих работах (Лапиров, 2002, 2006; Папченков и др., 2003а, б), а также в настоящей статье (см. выше). Однако, тем не менее, ряд авторов (Гигевич и др., 2001; Кузьмичёв, Славгородский, 2004) до сих пор придерживаются точки зрения К. А. Кокина (1982), считая термин малоудачным или вовсе неудачным. В немилость к этим авторам термин попал по двум причинам:

а) либо потому, что он «...включает как высшие водные растения, так и крупные водоросли (зелёные, бурые, красные) и является, по сути, размерной характеристикой» (Кокин, 1982 : 4). Подобную точку зрения поддерживают и белорусские исследователи (Гигевич и др., 2001);

б) либо — что «он имеет узкий ареал хождения и чаще употребляется для дифференциации биологической продуктивности растительных организмов на «макрофитную» и «микрофитную» составляющие» (Кузьмичёв, Славгородский, 2004).

Подобные высказывания не выдерживают никакой критики, потому что:

1. О необходимости и целесообразности включения макроводорослей (и не только их) в состав макрофитов мы уже неоднократно говорили. Что же касается якобы размерных несоответствий, поскольку как считают Г. С. Гигевич с соавт. (2001 : 14) «...трудно назвать «крупными растениями» такие очень мелкие типичные пресноводные растительные организмы, как ряска малая и вольфия бескорневая...» — то всё зависит от того, с чем и как сравнивать. Кроме того, любителей точных размерных характеристик можно отослать к работе В. Е. Васковского (1998 : 51), который относит к макрофитам «...морские растения размером от нескольких миллиметров до десятков метров». И ещё, вольфия хоть и мала, но её колонии «...хорошо заметны [т.е. видны невооружённым глазом] и ... напоминают пятна кофе на воде, благодаря коричневому пигменту, содержащемуся в клетках эпидермы» (Леонова, 1982). Что же касается ряски, то она не так и мала, и не увидеть это растение или его сообщества, на поверхности воды, невозможно.

2. А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский (2004) явно лукавят, говоря об узком ареале хождения этого термина. Они хорошо знают, что этот термин надёжно вошёл в международную научную литературу и широко используется отечественными и зарубежными специалистами¹. Об этом писал ещё в 1985 г. И. М. Распопов (1985), а в последнее время, М. А. Кудряшов и А. П. Садчиков (2002, 2004).

Мы считаем, что данный термин удобен, информативен, интернационален и, поэтому, должен занять своё достойное место в гидрботанической терминологии.

Вот что действительно требует пояснений, так это ошибочная трактовка А. И. Кузьмичёвым (2000а), а затем А. И. Кузьмичёвым и А. В. Славгородским (2004) высказывания И. М. Распопова (1963), что этот учёный предложил называть **сосудистые водные растения термином «макрофиты»**. Во-первых, в данной работе нет никакого упоминания об этом, во-вторых, в своих статьях И. М. Распопов (1977, 1978, 1985), утверждал, что его определение термина «макрофиты» не совсем корректно отождествлять с термином **«высшие водные растения»**, поскольку «...такое толкование всё же не точно» (например, Распопов, 1985 : 14). По-видимому, А. И. Кузьмичёв не понимает, а, поэтому, не видит разницы в объёме термина **«сосудистые водные растения»** и **«высшие водные растения»**. Иначе он не писал бы, что «считать базовыми термины «водные цветковые растения», «водные сосудистые растения», «высшие водные растения» и предлагать их к сохранению не имеет смысла. Все знают, что речь идёт о гидрофитах» (выпуск 1 «Althenia» за 2003 г., статья А. И. Кузьмичёва «Основания гидрофитологии»). Однако каждый из этих терминов имеет свой определённый смысл, что ранее было показано нами (Лапиров, 2002).

¹ Интересно, что в новом готовящемся к печати библиографическом указателе по растениям водоемов и водотоков, одним из авторов которого будет А.И. Кузьмичев, из 4906 цитированных источников, слово «макрофит» встречается в 364, т.е. в 7,4% (Гарин, устное сообщение). И это притом, что здесь, в основном, русскоязычные работы. При наличии зарубежных работ этот процент вырос бы значительно. Для сравнения — слово «гидрофит» отмечено всего в 76 записях (1,5%).

Не совсем верно расценила высказывания И. М. Распопова (1963, 1965, 1968) и Е. И. Вейсберг (1999), полагая, что в этих работах учёный отождествлял **гидрофиты** с **высшими** водными растениями. Прямые, как впрочем, и косвенные ссылки на это в указанных работах И. М. Распопова отсутствуют, хотя это наблюдается в более поздних статьях (см. например: Распопов, 1977). В цитируемых же работах И. М. Распопова уравниваются **высшие** водные растения и **макрофиты**! Отрадно, тем не менее, что сама Е. И. Вейсберг (1999) совершенно верно трактует термины «гидрофиты» и «макрофиты».

Примером невнимательного отношения к терминологии могут служить и ссылки на то, что В. Г. Папченков (1985) включает в понятие **гидрофиты** водоёмов и водотоков **древесные растения** (Гигевич и др., 2001; Садчиков, Кудряшов, 2004), хотя этот учёный относил последние к **гигрофитам**. При этом в приведённой этими авторами на той же странице классификации (по: Папченков, 1985) всё написано «чёрным по белому» — **древесные гигрофиты**.

Особо следует сказать о терминологических «новшествах» А. Н. Красновой (1999), которая к **полупогруженным** формам относит «...растения, вегетативная и генеративная сфера которых располагается на поверхности воды» (Краснова, 1999 : 26). Ещё большее удивление вызывает терминология, применённая в статье этого автора «Экофлора гидрофильного **центуриона**» (Краснова, 2004). Этим занятным термином («центурион»), взятым из древнеримской истории, обозначали командира подразделения (центурии, манипулы) в древнеримском легионе (Большая советская энциклопедия, 1978; Новый энциклопедический словарь, 2001). А. Н. Краснова применяет его к **названию кадастрового списка гидрофильных растений европейской России**! И это притом, что статья А. Н. Красновой (2004) напечатана в сборнике «Гидрофильный компонент в сравнительной флористике», где «...предметом рассмотрения является типологический анализ гидрофильного компонента растительного покрова **в понятиях и терминах современной сравнительной флористики**» (с. 2), а научным редактором этого сборника является А. И. Кузьмичёв. Кроме того, в «центурионе» используются сложные многокорневые термины, типа «толороундулатофиты», «толоростатиофилы» и т.п., которые не только трудно произносить (не говоря уж о переводе на иностранные языки), но и трудно применить.

В последнее время пышным цветом «расцвела» ещё одна неприятная особенность — использовать в работах термины и понятия без ссылки на первоисточники. О необходимости подобной меры в целях правильного понимания содержания того или иного термина мы уже писали (Лапиров, 2003). Тем не менее «воз и ныне там». В качестве одного из примеров представим ссылку из недавно вышедшей книги «Высшие водные растения Беларуси» (Гигевич и др., 2001). Так, белорусские исследователи взяли, не ссылаясь на автора — И. М. Распопова, и изменили его фразу, что термину «высшие водные растения» соответствуют зарубежные «... „aquatic vascular plants“, „aquatic angiosperms“, „höhere Wasserpflanzen“, которые **включают высшие споровые и цветковые растения**, произрастающие в водной среде.» (Распопов, 1985 : 14). В их интерпретации концовка фразы стала выглядеть так: «...**высшие, или сосудистые, споровые и цветковые растения, произрастающие в воде**.» (Гигевич и др., 2001 : 14). Тем самым они поставили знак равенства между высшими и сосудистыми растениями, произрастающими в воде, что в плане как авторской, так и общей смысловой нагрузки не совсем верно (Лапиров, 2002).

В других современных изданиях авторы достаточно вольно интерпретируют определение гидробиологии И. М. Распоповым, ссылаясь на его ранние работы (Распопов, 1963, 1965) — «гидробиология — это часть ботаники, изучающая экологию, фитоценологию, географию растений» (Кудряшов, Садчиков, 2002 : 1; Садчиков, Кудряшов, 2004 : 3). Здесь авторская лишь первая часть фразы (что эта наука является частью ботаники) — остальная часть — сущая фантазия авторов (А. П. Садчикова и М. А. Кудряшова), поскольку изучение экологии, фитоценологии, географии растений и ботанической географии ввёл в понятие «гидробиология» не И. М. Распопов, а Ф. Гесснер (см. выше).

Ещё хуже, когда некоторые авторы пытаются присвоить себе приоритет выделения того или иного термина. Так, например, А. И. Кузьмичёв и А. В. Славгородский (2004) пишут: «что касается понимания и объёма гидрофильной флоры и его обозначения, то **цитированными выше авторами [Дурникин, Ершов, Краснова, Кузьмичёв, Славгородский] предложен заимствованный из ботанического лексикона термин — гидрофитон (Hydrophyton)**, включающий исключительно погружённые растения, а также с плавающими на поверхности воды листьями». На самом деле, ещё в 1948 г. выделил и описал этот термин, в таком же смысловом значении, как и у А. И. Кузьмичёва и А. В. Славгородского (2004), украинский ботаник Н. А. Сидельник (1948). Он писал, что «макрофитная растительность водоёмов складывается двумя экофитонами: **гидрофитоном** и **атмолитофитоном**» (Сидельник, 1948 : 371).

Ну, и, наконец, «старая болезнь», когда в одно и тоже название вкладывается совершенно разное содержание. Масса примеров подобного рода была приведена нами ранее (Лапиров, 2002, 2003). Из последних, можно, например, отметить разную трактовку термина «прибрежно-водные растения» белорусскими учёными (Гигевич и др., 2001), нами (Папченков и др., 2003а, б) и исследователями из МГУ (Садчиков, Кудряшов, 2004).

В данной статье мы вскрыли лишь небольшую часть вопросов, касающихся узких мест при движении к унификации терминологии. Отдельные наши статьи, раскрывающие суть этой проблемы с различных сторон, вышли ранее (Лапиров, 2002, 2003; Папченков и др., 2003а, б) либо находятся в печати (Лапиров, 2005). Анализируя и обобщая имеющиеся современные работы по растениям водоёмов и водотоков, к сожалению, приходится констатировать некорректное отношение, как к имеющейся терминологии, так и попытки создания новых, далеко не лучших, терминов. Именно поэтому вопрос об унификации гидроботанической терминологии встаёт в настоящее время как никогда остро.

В лингвистике известно, «чтобы выразить более или менее сложную мысль, говорящий должен соединять слова по определённым правилам. Эти правила задаются грамматикой языка» (Шайкевич, 1995 : 161). Так и в гидроботанике, мы должны выработать своеобразный «терминологический кодекс», согласно которому будут задаваться правила употребления того или иного термина и содержания, ему соответствующего. Начало этой работы было положено нами на предыдущей конференции и продолжено после неё (Папченков, 2003а, б). Перефразируя слова преамбулы «Международного кодекса ботанической номенклатуры (Сент-Луисского кодекса)» (2001), можно сказать, что гидроботаника давно требует создания точной и простой системы терминов, целью которой является внесение большего единообразия и ясности в гидроботаническую терминологию.

В этой связи мы не согласны с точкой зрения А. Н. Красновой, считающей, что в гидроботанике нет смысла и не актуально «**...развивать понятийно-терминологический аппарат, пытаться находить новые подходы и методы**» (Краснова, 1999 : 6). Нерешённость подобных вопросов создаёт почву для появления псевдонаук типа гидрофитологии и ей подобных.

Список литературы

- Белавская А. П. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1313—1320.
- Белавская А. П. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР). СПб., 1994. 64 с.
- Белавская А. П., Корелякова И. Л. Развитие гидроботаники за последнее десятилетие (1977—1987) // Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988. С. 69—71.
- Бобров А. А., Киприянова Л. М., Чемерис Е. В. Сообщества макроскопических зелёных нитчатых и жёлтозелёных сифоновых водорослей (Cladophoretea) некоторых регионов России // Растительность России. 2005. № 7. С. 50—58.
- Большая советская энциклопедия. М., 1978. Т. 28. С. 529.

- Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. Ботаника. Анатомия и морфология. М., 1987. 478 с.
- Васьковский В. Е. Морские макрофиты. Систематика, биохимия, использование // Соросовский образоват. журнал. 1998. № 7(32). С. 51—58.
- Вейсберг Е. И. Структура и динамика сообществ макрофитов озёр Ильменского заповедника. Миасс, 1999. 121 с.
- Возжинская В. Б. Донные макрофиты Белого моря. М., 1986. 189 с.
- Гигевич Г. С., Власов П. Б., Вынаев Г. В. Высшие водные растения Беларуси: Эколого-биологическая характеристика, использование и охрана. Минск, 2001. 231 с.
- Голлербах М. М. Основные проблемы систематики низших растений // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.—Л., 1965. С. 36—46.
- Доброхотова К. В., Ролдугин И. И., Доброхотова О. В. Водные растения. Алма-Ата, 1982. 191 с.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. Киев, 1975. 245 с.
- Кокин К. А. Экология высших водных растений. М., 1982. 158 с.
- Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск, 1999. 200 с.
- Краснова А. Н. Экофлора гидрофильного центуриона (опыт развёрнутого структурного анализа) // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике. Рыбинск, 2004. С. 41—84.
- Кудряшов М. А., Садчиков А. П. Введение в гидробиотанику континентальных водоёмов. Гидробиологические аспекты. М., 2002. 248 с.
- Кузьмичёв А. И. Актуальные проблемы гидробиотаники // Тез. докл., представленные II(X) съезду Рус. бот. общ-ва (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Санкт-Петербург, 1998. Т. 2. С. 213.
- Кузьмичёв А. И. Тенденции развития гидробиотаники в России // Биология внутренних вод. 2000а. № 4. С. 5—13.
- Кузьмичёв А. И. Гидробиотаника в системе наук о растительном покрове // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидробиотаника 2000»: Тез. докл. Борок, 10—13 окт. 2000 г. Борок, 2000б. С. 168—169.
- Кузьмичёв А. И. Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Ретроспективный указатель научной литературы (1853—2001). Рыбинск, 2002. 272 с.
- Кузьмичёв А. И., Краснова А. Н., Карасева В. М. Высшие водные и прибрежно-водные растения. Библиографический указатель. М., 1992. 207 с.
- Кузьмичёв А. И., Славгородский А. В. Развитие теорий и методов сравнительной флористики в изучении структуры гидрофильного компонента растительного покрова // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике. Рыбинск, 2004. С. 5—40.
- Куклин А. П. Экология макрофитных водорослей Восточного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2002. 19 с.
- Лапиров А. Г. Основные термины и понятия гидробиотаники // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 113—119.
- Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоёмов // Гидробиотаника: Методология и методы: Матер. школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. с. 5—22.
- Лапиров А. Г. К вопросу о гидробиотанической терминологии // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 50—59.
- Леонова Т. Г. Семейство рясовые (*Letnaseae*). Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 493—501.
- Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев, 1988. 188 с.
- Матвеев В. И., Соловьёва С. В., Саксонов С. В. Экология водных растений. Самара, 2004. 239 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Сент-Луис, Миссури, июль—август 1999. СПб., 2001. 210 с.
- Никулина В. Н., Губелин Ю. И. Оценка роли *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. в создании органического вещества в литоральной зоне восточной части Финского залива // Первичная продукция водных экосистем: Матер. междунар. конф. (п. Борок, 11—16 октября 2004 г.). Ярославль, 2004. С. 72—74.
- Новый энциклопедический словарь. М., 2001. С. 1331.
- Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоёмов // Экология. 1985. № 6. С. 8—13.

- Папченко В. Г. Гидробиотика России сегодня // Четвёртая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 2—4.
- Папченко В. Г. Динамика гидробиотических исследований в России // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидробиотика 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 197—198.
- Папченко В. Г. Гидробиотика России сегодня // Четвёртая Всерос. конф. по водным растениям. Тез. докл. Борок, 1995. С. 2—4.
- Папченко В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидробиотические понятия и сопутствующие им термины // Гидробиотика: Методология и методы: Матер. школы по гидробиотике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г). Рыбинск, 2003а. С. 27—38.
- Папченко В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидробиотические понятия и сопутствующие им термины. Рязань, 2003б. 20 с.
- Попова Т. Г. О гидробиотике и её связях с флористикой и систематикой водорослей // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.—Л., 1965. С. 112—114.
- Распопов И. М. Об основных понятиях и направлениях гидробиотики в Советском Союзе // Успехи современной биологии. 1963. Т. 55. Вып. 3. С. 453—464.
- Распопов И. М. Важнейшие задачи советской гидробиотики // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.—Л., 1965. С. 234—236.
- Распопов И. М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия) // Первая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 91—94.
- Распопов И. М. О некоторых понятиях гидробиотики // Гидробиол. журн. 1978. Вып. 14. № 3. С. 20—26.
- Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озёр Северо-Запада СССР. Л., 1985. 200 с.
- Распопов И. М. Высшая водная растительность и её роль в экосистемах больших озёр: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1986. 43 с.
- Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Экология прибрежно-водной растительности. М., 2004. 220 с.
- Сидельник Н. А. Некоторые вопросы эколого-ценотических отношений между макрофитами в фитоценозах водоёмов // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 3. С. 370—372.
- Степаньян О. В. Морфо-функциональные перестройки у водорослей-макрофитов Баренцева моря под воздействием нефти и нефтепродуктов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2003. 29 с.
- Сукачёв В. Н. Основные понятия лесной биоценологии // Основы лесной биоценологии. М., 1964. С. 5—49.
- Сукачёв В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию) // Проблемы фитоценологии. Избранные труды. Л., 1975. Т. 3. С. 145—279.
- Сукачёв В. Н., Фёдоров А. А. Роль современной ботаники в строительстве коммунистического общества и в повышении уровня сельского хозяйства и медицины СССР и главные задачи, стоящие перед ней // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 2. С. 161—177.
- Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев, 1983. 256 с.
- Чемерис Е. В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск, 2004. 158 с.
- Чемерис Е. В., Бобров А. А. К биологии и экологии *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. (*Fontinaliaceae* Schimp.) в Ярославском Поволжье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 1. С. 68—72.
- Шайкевич А. Я. Введение в лингвистику. М., 1995. 304 с.
- Gessner F. Hydrobotanik. Berlin, 1955. Bd. I. 517 s.
- Gessner F. Hydrobotanik. Berlin, 1959. Bd. II. 701 s.

РАЗЛИЧНЫЕ ПОДХОДЫ К КЛАССИФИКАЦИИ РАСТЕНИЙ ВОДОЁМОВ И ВОДОТОКОВ

В. Г. Папченко

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: papch@mail.ru

История классификации макрофитов вод началась вместе с выделением их в особую естественную биологическую группу. Собственно элементом классификации было и само обособление водных растений в качестве отдельного объекта исследований. На высшие водные растения, как часть макрофитов, в России обратили внимание и стали изучать в конце 19-го века. Первую отечественную сводку по водным мхам, папоротникам, плаунам и цветковым растениям мы находим в работе К. Ламперта (1900). Цветковые растения в ней подразделяются на следующие 3 группы:

- 1) растения с листьями, погруженными в воду, или подводные растения;
- 2) растения с листьями, плавающими на поверхности воды, — плавающие растения;
- 3) растения со стеблями и листьями, частично погруженными в воду и частично выступающими из воды в воздух.

Позже этот подход подразделения растений по степени их связи с водной средой в той или иной мере использовался в классификациях многих других гидробиологов.

Наиболее известна в этом отношении классификация А. П. Шенникова (1950). В ней при выделении групп высших водных растений учитывалось также наличие или отсутствие связи с грунтом дна водоёма и рассматривались:

1. Погруженные в воду растения, у некоторых из которых над водой только цветы, с подразделением на 1) укореняющиеся и 2) неукореняющиеся.
2. Растения с плавающими листьями или с листовидными стеблями, или отчасти торчащими из воды листьями. Также с выделением укореняющихся и неукореняющихся.
3. Воздушно-водные растения — поднимающиеся высоко над водой.

В этой классификации сочетаются как подходы К. Ламперта (1900), так и Г. К. Лепиловой (1934).

Г. К. Лепилова (1934) по приспособленности к условиям среды все высшие водные растения разделяла на растения прикреплённые ко дну и растения не прикреплённые — плавающие или на поверхности воды, или в её толще. Прикреплённые растения в свою очередь ею подразделялись на четыре группы: 1) растения, возвышающиеся над водой; 2) растения с плавающими на поверхности воды листьями и цветками; 3) растения, погруженные в воду, выносящие на поверхность воды свои цветки для опыления; 4) растения, целиком погруженные в воду, никогда не достигающие до её поверхности.

Продолжающей эту линию была классификация М. В. Маркова, В. И. Беляевой и Н. К. Поповой (1955), включающая пять «биологических групп высших водных растений»:

1. Растения земноводные, т.е. такие, значительная часть которых возвышается над поверхностью воды, а корни прикреплены ко дну.
2. Плавающие растения, отличающиеся от предыдущей группы листьями, плавающими на поверхности воды. Цветки возвышаются над водой.
3. Растения погруженные, связанные с двумя средами (водой и субстратом дна).
4. Растения свободно плавающие на поверхности воды и связанные с двумя средами (с водой и с воздухом).
5. Растения, погруженные в воду, свободно плавающие. Растения связаны только с водной средой.

Очень похожую классификацию дают К. В. Доброхотова, И. И. Ралдугин и О. В. Доброхотова (1982), выделяющие: воздушно-водные, или полупогруженные растения; растения с плавающими листьями (с подразделением на укореняющиеся и неукореняющиеся); растения, погруженные в воду (с выделением групп: растения полностью погруженные в воду укореняющиеся; растения полностью погруженные, неукореняющиеся,

плавающие в толще воды; растения погруженные, укореняющиеся и неукореняющиеся, с плавающими генеративными органами).

Сходную, но с большим числом групп и несколько иным акцентом, классификацию растений, встречающихся в зоне временного затопления, даёт Т. Б. Томилина (1961):

1-я группа — воздушно-водные растения, обнаруживающие способность расти как в воде, поднимая над её поверхностью часть стебля или листьев, так и вне воды при достаточной влажности грунта.

2-я группа — растения укореняющиеся, с плавающими листьями с подгруппами: а) нимфейные и б) амфибийные растения — существуют в виде водной и наземной форм; водная более жизненная.

3-я группа — свободно плавающие растения.

4-я группа — погруженные в воду укореняющиеся растения.

5-я группа — не укореняющиеся погруженные в воду растения.

6-я группа — укореняющиеся растения, способные выносить временное погружение (*Agrostis stolonifera*, *Carex acuta*, *Galium palustre*, *Persicaria minus*).

7-я группа — погруженные укореняющиеся с короткими побегами растения (*Eleocharis acicularis*).

8-я группа — наземные растения. Они начинают развиваться только когда почва почти освободилась от воды (*Bidens tripartita*, *Deschampsia caespitosa* и др.).

В данном случае речь идёт не только о водных, но и об околотоводных растениях. Все они составляют флору водоёмов и водотоков, но никак не водную флору. Тем ни менее встречалось и такое расширительное толкование понятия «водные растения».

Так, Т. Н. Кутова (1953) к «высшим водным растениям» относил четыре группы растений, по-разному приспособленных к водной среде:

1. Гидрофиты, или настоящие водные растения.

2. Гелофиты, или земноводные.

3. Гигрофиты — растения, требующие всегда большой влажности.

4. Гигромезофиты — переходная группа к мезофитам.

В этой классификации использованы короткие, удобные для использования термины (гидрофиты, гелофиты, гигрофиты), которые широко применяются в гидробиотанической литературе и сейчас. К сожалению Т. Н. Кутовой к водным растениям отнесены не только действительно водные, но и растения к ним не относящиеся.

Этот недостаток отсутствует в широко известной, часто цитируемой классификации В. М. Катанской (1981). В ней «водные растения по морфологическим (формы роста) и эколого-биологическим особенностям, выработавшимся у них в процессе приспособления к жизни в водной среде, объединяются в следующие экологические группы (Федченко, 1925, 1949; Шенников, 1950).

ГИДРОФИТЫ — НАСТОЯЩИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ.

Погруженные в воду растения — гидрофиты погруженные.

Полностью погруженные в воду (истинно водные) растения; весь цикл развития они проходят в воде: Полностью погруженные неукореняющиеся, взвешенные (плавающие) в толще воды виды *Ceratophyllum* и другие; полностью погруженные укореняющиеся — виды *Najas*, *Isoetes* и другие.

Погруженные в воду с воздушными генеративными органами (почти погруженные): погруженные неукореняющиеся, взвешенные (плавающие) в толще воды — виды *Utricularia* и другие; погруженные укореняющиеся, с различной мощности корневой системой (у некоторых иногда не развивающейся) — виды *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Elo-dea canadensis*, *Lobelia dortmanna* и другие.

Плавающие на поверхности воды растения — гидрофиты плавающие.

Свободно плавающие неукореняющиеся — *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Salvinia natans* и другие. С плавающими листьями укореняющиеся — виды *Nymphaea*, *Nuphar*, *Potamogeton natans*, *Polygonum amphibium* f. *aquaticus*, *Sagittaria natans*, *Nym-phoides peltatum* и другие.

Погруженные и плавающие неукореняющиеся растения прикрепляются к субстрату в тех случаях, когда нижние части их стеблей или водных корней находятся в рыхлой иловой толще дна водоёма.

ГЕЛОФИТЫ (ГИДРОГИГРОФИТЫ) — ВОДНО-БОЛОТНЫЕ РАСТЕНИЯ.

Надводные растения с поднимающимися (возвышающимися, выставляющимися) над поверхностью воды стеблями и листьями, укореняющиеся — *Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea*, *Equisetum fluviale*, *Butomus umbellatus*, виды *Typha*, *Scirpus*, *Sparganium*, *Sagittaria*, *Alisma* и другие.

Они успешно существуют и проходят полный цикл развития как в воде, так и на влажных берегах водоёмов» (Катанская, 1981 : 6).

Ранее термин «гидрофиты», предложенный в первой четверти XIX века J. E. Schouw (1822), был использован Г. И. Поплавской (1948), но применён он был к иной, нежели у Т. Н. Кутовой и В. М. Катанской, группе растений. Г. И. Поплавская рассматривала гидатофиты, гидрофиты, гигрофиты и мезофиты и ею выделялись следующие группы водных растений:

1. Гидатофиты настоящие. Это погруженные водные растения, рост и развитие этих растений происходит только в водной среде. К таким растениям относятся *Chara*, *Nitella*, *Ceratophyllum*, *Najas*.

2. Аэрогидатофиты погруженные. У этих растений рост происходит в водной среде, но для полного развития цветы выдвигаются над водой, т.к. они опыляются не в воде, а в воздухе. *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Utricularia* и др.

3. Аэрогидатофиты плавающие. У этих растений часть листьев и стеблей погружена в воду, а часть плавающая. Опыление происходит над водой. *Nuphar*, *Nymphaea*, *Nymphaoides* и др.

4. Гидрофиты. Растения, у которых меньшая часть тела погружена в воду. *Carex*, *Phragmites*, *Eleocharis* и др.

То есть, в данном случае гидрофиты — это воздушно-водные растения, называемые Т. Н. Кутовой и В. М. Катанской и их многочисленными последователями гелофитами.

Третий вариант применения термина «гидрофиты» использует в своих работах и известный гидробиолог И. М. Распопов. В 1969 г. он писал: «Мы к водным растениям относим виды травянистых растений, анатомически и морфологически приспособленных к жизни при избыточном увлажнении и, следуя Шоу (Schouw, 1822), принимаем для них название „гидрофиты“. ... Их можно подразделить на 3 группы:

1) погруженные — растения, весь жизненный цикл которых проходит под водой, и растения, у которых генеративные побеги и незначительная часть листьев возвышаются над водой или плавают на её поверхности, но основная растительная масса находится в толще воды;

2) плавающие — растения, большая часть вегетативных побегов которых плавает по поверхности воды;

3) воздушно-водные — растения с побегами, часть которых находится в водной среде и часть возвышается над поверхностью воды» (Распопов, 1969 : 97—98).

Таким образом, гидрофитами назван весь комплекс водных растений, к ним отнесены как настоящие водные, так и воздушно-водные растения.

Позже три приведённые выше группы И. М. Распопов (1977 : 93) обозначил как:

1) гидатофиты (погруженные растения) — растения, весь жизненный цикл которых проходит под водой и растения, у которых генеративные побеги возвышаются над поверхностью воды или плавают на их поверхности, но основная растительная масса находится в толще воды;

2) нейстофиты (растения с плавающими ассимилирующими органами) — растения, большая часть вегетативных побегов и листьев которых плавает на поверхности воды;

3) гелофиты (воздушно-водные растения) — растения с побегами, часть которых находится в водной среде и часть возвышается над поверхностью воды.

Четвёртый вариант использования термина «гидрофит» — это обозначение им погруженных в воду растений, как это имеет место в классификации растений мелководий

Кременчугского водохранилища, предложенной И. Л. Кореляковой (1977). Ею различаются следующие пять групп растений:

- I. Воздушно-водные растения (гелофиты).
- II. Растения с плавающими на поверхности воды листьями (гидатофиты).
- III. Растения, погруженные в воду (гидрофиты).
- IV. Растения преимущественно болот и сплавин.
- V. Растения преимущественно сильно увлажнённых лугов.

У всех четырёх трактовок термина «гидрофиты» были и есть свои приверженцы. А поскольку данный термин является одним из основных терминов гидробиологии, возникла тяжёлая проблема терминологической путаницы, которую сообщество гидробиологов пытается решить уже не первый год. Много внимания этой проблеме было уделено на прошедшей в Борке в 2003 г. «Школе по гидробиологии». Тщательный разносторонний анализ происхождения и трактовки разными авторами терминов: гидрофиты, гидатофиты и гелофиты был проведён и опубликован А. Г. Лапировым (2003). Тогда же был предложен для широкого обсуждения проект словаря «Основные гидробиологические понятия и сопутствующие им термины» (Папченко, Щербаков, Лапиров, 2003). Продолжается обсуждение и поиск приемлемых для большинства исследователей решений по данной проблеме и на этой Школе-конференции.

Приведёнными выше классификациями, в основе которых лежит деление водных растений на группы по степени связи с водной средой, воздухом и грунтом, далеко не исчерпывается всё их разнообразие. Можно отыскать много различных вариантов, сочетающих в себе те или иные элементы рассмотренных классификационных схем. Обычно в них нет чего-то существенно нового, поэтому вряд ли есть смысл приводить все эти варианты.

Вместе с тем необходимо рассмотреть иные подходы к классификации водных растений и иной используемый при этом терминологический ряд. Одним из таких подходов является обозначение экологической группы водных макрофитов именем наиболее яркого её представителя. В отечественной гидробиологии такой подход использовал А. А. Потапов (1954). В качестве основных экологических групп водных растений он рассматривал:

«1. Линеиды — поселяются на границе воды и суши, по физиологическому состоянию ближе к наземным растениям и многие из них сохранили способность расти вне водоёма на увлажнённой почве (тростник, камыш, рогоз, сусак).

2. Нимфеиды — в основном уже утратили способность расти на суше, хотя благодаря плавающим листьям осуществляют процесс ассимиляции и дыхания за счёт газов атмосферного воздуха и поэтому в меньшей степени зависят от химизма воды (кувшинка, кубышка).

3. Элодеиды и планктические лемниды — истинно водные растения, все жизненные процессы протекают под водой (за исключением опыления цветков у некоторых элодеид), тесно связаны с химизмом воды и не могут существовать вне водоёма (элодея, рдесты, роголистник).

4. Амфибииды — растут как на суше, так и в воде, чрезвычайно лабильны к внешним условиям благодаря их чрезвычайной способности к гидроморфозу (стрелолист, частуха, ежеголовник, гречиха земноводная)» (Потапов, 1954).

Эта классификация по названию групп перекликается с классификацией Дю Рие (Du Rietz, 1930, цит. по: Щербаков, 1991), включающей: 1) изоэтиды, 2) валлиснерииды, 3) элодеиды, 4) микрофиллиды, 5) батрахииды, 6) нимфеиды, 7) цератофиллиды, 8) гидрохарида, 9) стратиотиды, 10) лемниды, 11) риччиелиды. Но, если у А. А. Потапова характеристика групп биоэкологическая, то у Дю Рие она эколого-морфологическая (изоэтиды — ризофиты с коротким стеблем и розеткой радиальных листьев; валлиснерииды — корневищные ризофиты с коротким стеблем и розеткой длинных лентовидных листьев; и т.д.).

Среди современных российских гидробиологов интересную классификацию экобиоморф водных растений предложил Б. А. Свириденко (1991, 2000). Таксоны высших рангов в этой классификации (отдел, тип, подтип, класс) установлены по общим биологическим и морфобиологическим признакам, остальные таксоны (группа, секция, экобиоморфа) — на основе частных морфологических и экологических параметров видов. Выделено 2 типа, 3 подтипа, 10 классов, 16 групп, 38 секций и 55 экобиоморф. В работе приведена сетка классов экобиоморф, которая наглядно показывает принцип их выделе-

ния. Эта классификация имеет важное теоретическое значение, но из-за очень большого числа выделенных групп крайне сложна для практического применения.

Столь же сложной и трудно применимой на практике является классификация Г. Хатчинсона (Hatchinson, 1975, цит. по: Щербаков, 1991). В ней выделяется две крупные совокупности:

А. Растения, свободно плавающие, бескорневые или имеющие корни, свисающие в воду; и Б. Растения с корнями, располагающимися в грунте (ризофиты).

В первой из них рассматриваются:

1. Поверхностно плавающие растения с обычно осушенной верхней поверхностью (акроплейстофиты); и

2. Подводно плавающие, полностью погруженные, плавающие на средних глубинах (мезоплейстофиты или мегапланктон).

Во второй:

1. Растения, часть вегетативных органов которых возвышается над поверхностью воды большую часть года (гелофиты);

2. Растения, листья которых (или их часть) плавающие, но обычно не полупогруженные;

3. Растения, за исключением цветка или соцветия, погруженные в течение многих лет (эугидатофиты) или большей части вегетационного сезона (гидатоаэрофиты).

Внутри каждой из этих групп выделяются мелкие группы.

Акроплейстофиты подразделяются на растения: а) мелкие, часто структурно редуцированные (лемниды); б) плавающие, столонообразующие, имеющие розетки с сидячими листьями (сальвинииды); в) плавающие, столонообразующие, имеющие розетки с черешковыми листьями (гидрохариды); г) плавающие, столонообразующие, имеющие розетки полупогруженных листьев с попларкообразными черешками (эйхорнии́ды); д) плавающие, розеточные с полупогруженными узкими листьями (стратиотиды).

Мезоплейстофиты, или мегапланктон — на: а) мелкие погруженные двойники лемнид (вольфи́елиды); б) растения с нитевидными листьями, несущими пузырьки (утрикуляриды); в) растения с нитевидными листьями без пузырьков, без корней, но их стебли могут засыпаться (цератофиллиды).

Гелофиты, имеющие:

а) удлинённые надводные стебли, несущие длинные цилиндрические или плоские узкие листья; иногда листья в значительной степени редуцированные или полупогруженные; стебель функционирует в качестве главного фотосинтезирующего органа (граминиды);

б) несущий листья стебель полностью погружен в воду и имеет надводные листья ланцетной, эллиптической формы или листья являются сложными и имеют фотосинтетическое значение в течение большей части вегетационного сезона; растения часто гетерофильные, многие из них имеют сильно рассечённые подводные листья (гербиды);

в) лазающие и паразитные надводные растения 2-х родов, которые в своей водной форме являются погруженными, но едва ли травянистыми (ипомеиды);

г) стебель плавающий, на нём появляются побеги, несущие ланцетные листья; обычно развивают специфические плавающие структуры (декодонтиды);

д) стебель плавающий, несущий побеги со сложными, обычно чувствительными листьями, производящими впечатление плавающих стеблей (азшиномениды);

е) листья с полупогруженными черешками, так что скорее лист, чем стебель является полупогруженным; цветонос или соцветие обычно поднимается над водой; надводные листья сердцевидные, стреловидные или ланцетные (сагиттарииды);

ж) как группа «е», но надводные листья округлые, черешковые (нелюмбиды).

Растения, листья которых (или их часть) плавающие, но обычно не полупогруженные, у которых: а) плавающие листья сердцевидные, округлые или удлинённые (нимфоидные); если растения гетерофильные, то подводные листья не нитевидные (нимфеиды); б) плавающие листья ланцетные (натопотамиды); в) плавающие листья сложные (марсилеиды); г) плавающие листья простые или несколько рассечённые, подводные листья нитевидные (батрахии́ды); д) плавающие листья в виде специализированной розетки, растения обычно гетерофильные (трапиды).

Эугидатофиты и гидатоаэрофиты:

а) растения с длинными стеблями или ползучим корневищем и длинными гибкими ветвями: 1) листья крупные или средних размеров (магнопотамиды), 2) листья мелкие (парвопотамиды), 3) листья мириофиллидные, сильно рассечённые (мирофиллиды);

б) стебель очень короткий, листья в розетке: 1) листья зостероидные, удлинённые или лентовидные (валлиснериды), 2) листья (филлоиды) черешковые, широко субапикальные (оттелииды), 3) листья узкие, не сильно удлинённые, часто жёсткие (изоэтиды).

К числу сложных для использования из-за трудно воспринимаемой терминологии относится и классификация жизненных форм водных макрофитов С. Гейны (Hejný, 1960, по: Макрофиты — индикаторы..., 1993). В ней рассматривается 10 групп биоморф водных макрофитов, объединяемых в 6 следующих типов: гидроморфные (эугидатофиты, аэрогидатофиты, плейстофиты), гидрогеломорфные (тенагофиты, плейстогелофиты), голоморфные (гидроохтофиты, охтогидрофиты, эвохтофиты), гелогигроморфные (улигинозофиты), гигроморфные (трихогигрофиты), гигромезморфные (пелохтофиты, пелохтотерофиты).

Эти типы и группы биоморф выделены на основании изучения экофаз, экопериодов и экоциклов в развитии водных и болотных растений. Характеристика каждой из групп весьма объёмная, поэтому для примера приведу лишь одну из них.

«*Эугидатофиты*. Растения проходят весь жизненный цикл в водной среде, в лимно-фазе и прибрежной экофазе. Лишь их генеративные органы могут подниматься над поверхностью воды во время цветения и опыления на сравнительно непродолжительное время. Отличаются способностью к обмену веществ с водной средой. Корни и корневища расположены в земноводном слое на глубине до 20 см. К другим местообитаниям, кроме водной среды, не приспособлены и в болотной экофазе наземные формы не образуют. В аккумуляционно-эрозионном процессе они чаще связаны с аккумуляционной, чем с эрозионной зоной. Отличаются значительной репродуктивной способностью в отношении как плодов, так и туррионов. Эта группа биоморф играет большую роль в образовании основной органической массы сплавин в крупных водоёмах (прудах, главным образом, озёрных).

Функции в сообществах: являются доминантными видами (эдификаторами) ассоциаций союзов *Potamion lucentis* (кроме *Myriophyllo-Potametum*), *Potamion pusilli*. Реже образует синузии в других сообществах. Представители: *Najas*, *Zannichellia*, *Ruppia*, *Zostera*, *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*» (Макрофиты — индикаторы..., 1993 : 23).

Проведённый мною обзор классификаций водных макрофитов разумеется далеко не полон. Возможно я пропустил и что-то достаточно оригинальное. Однако всё иное, что мне приходилось встречать у других авторов — это либо какой-то из уже упомянутых вариантов классификаций в полном или усечённом виде, либо небольшие «вариации на тему», либо примеры «гибридных» классификаций, в которых прослеживаются не слишком удачные попытки совместить разные подходы и разные ряды терминов.

В заключение остановлюсь на своей классификации растений водоёмов и водотоков. Её, разумеется, я считаю наиболее удачной и удобной для практического использования. Основное достоинство предлагаемой классификации — её физиономичность, обусловленная тем, что она увязана с зонным распределением растений на водоёме.

Как известно, в озёрах с хорошо сформированной растительностью отчётливо прослеживаются зоны зарастания (Лепилова, 1934; Шенников, 1964; Раменский, 1971; Воронов, 1973; и др.). Если начать со свободной от высших растений зоны с большой глубиной, то следующей будет зона погруженных макрофитов, занимающая глубины от 3 до 6 м; затем, при глубине 2—3 м, идёт зона прикреплённых растений с плавающими листьями; далее, при глубинах от 0,5 до 2 м, — зона крупных воздушно-водных растений, или высокотравных гелофитов; от уреза воды до глубины 0,5 м располагается прибрежная мелководная зона со сложным набором макрофитов разных экологических групп, но с преобладанием низкотравных гелофитов и гидрогелофитов (Папченков, 1985).

Однако водоём на этом не кончается — к нему относится и береговая зона (Лепилова, 1934), расположенная выше уреза воды и подразделяемая, в свою очередь, на периодически обсыхающую зону затопления и на зону прибоя и заплеска, орошаемую брызгами воды (Раменский, 1971). Зона затопления «...тем шире, чем больше амплитуда

колебания воды (приливы, отливы, сейши, подъём от нагонных ветров и от сезонных колебаний стока на площади водосбора). Другим обстоятельством, определяющим ширину зоны затопления, является отлогость берега. В пределах зоны затопления условия постепенно меняются — от низших точек, почти всё время находящихся под водой, до высших, затопляемых редко и не надолго. Эта смена условий хорошо отражается растительным покровом, образованным смесью растений водяных (переносящих временное обсыхание), земноводных и наземных» (Раменский, 1971, с. 278).

Таким образом, прибрежная мелководная зона и береговая зона затопления являются тем местом, где водные макрофиты проникают на сушу, а растения суши — в водную среду.

При экологическом анализе флоры водных объектов и экологических характеристиках растений, встречающихся в воде и на водопокрытом грунте я использую следующую классификацию, которая опирается на классификации А. П. Шенникова (1950), М. В. Маркова с соавт. (1955), В. М. Катанской (1981) и мой собственный опыт изучения растительного покрова водоёмов и водотоков.

Группа экотипов. Настоящие водные растения.

Экотип I. Гидрофиты, или настоящие водные растения.

Экогруппа 1. Макроводоросли и водные мхи.

Экогруппа 2. Гидрофиты, свободно плавающие в толще воды.

Экогруппа 3. Погруженные укореняющиеся гидрофиты.

Экогруппа 4. Укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями.

Экогруппа 5. Гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды.

Группа экотипов. Прибрежно-водные растения.

Экотип II. Гелофиты, или воздушно-водные растения.

Экогруппа 6. Низкотравные гелофиты.

Экогруппа 7. Высокотравные гелофиты.

Экотип III. Гигрогелофиты.

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

Экотип IV. Гигрофиты.

Экотип V. Гигромезо- и мезофиты.

Представители настоящих водных растений, или виды «водного ядра» флоры, как их называет А. В. Щербаков (Щербаков, 1991), могут образовывать фитоценозы на всех доступных макрофитам глубинах: от 0 до 3—4, а в прозрачных северных водоёмах и на Байкале, до 6—9 м. Наиболее глубоко, судя по литературе, проникают харовые водоросли и водные мхи (1-я экогруппа). Следующую по направлению к берегу полосу растительности занимают погруженные укореняющиеся гидрофиты. В условиях водоёмов и водотоков Среднего Поволжья, которые мне наиболее хорошо известны, формируемые ими сообщества обычны в пределах глубин от 1,5 до 3 м.

Следующую ярко выраженную на водоёме полосу образуют укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями, т.е. сообщества кубышки, кувшинки, рдеста плавающего, горца земноводного. Эта полоса обычно занимает глубины от 1 до 1,5(2) м. Но нередко растения этой экогруппы, особенно кувшинку, мы можем встретить и на более значительной глубине. В тоже время все они могут развивать наземные формы, которые, однако, являются формой переживания в условиях обсыхания водоёма. Для прохождения всего жизненного цикла этим растениям необходима водная среда. Исключение составляет амфибиид *Persicaria amphibia*, у которого равноправны как водная, так и наземная формы.

Замечу, что амфибииды ни в коем случае не следует синонимизировать с воздушно-водными растениями, или гелофитами, как это нередко прежде делали, да и сейчас иногда делают некоторые наши гидробиологи. Представителей этой группы растений (*Callitriche*, *Elatine*, *Persicaria amphibia*), мы должны рассматривать в составе гидрофитов, а не гелофитов, поскольку их водные формы — это типичные гидрофиты, а наземные имеют гигроморфный облик. Последние встречаются вне водопокрытого грунта, поэтому в составе флоры водного объекта рассматриваться не должны.

Сообщества с доминированием гелофитов располагается преимущественно у берегов до глубины 1,0—1,2 м, реже глубже. Наиболее глубоко проникают высокотравные

гелофиты (*Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia* и т.д.), средняя высота побегов которых 180—250 см. Низкотравные воздушно-водные растения, имеющие среднюю высоту около 1 м (*Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum* и т.д.), предпочитают глубины до 0,5 м, но некоторые из них, развивая стерильные гидрофильные формы, нередко встречаются и на более значительных глубинах.

Гигрогелофиты обычны для низких уровней береговой зоны затопления, часто встречаются на отмелях при глубине до 20(40) см, многие из них характерны для окраин озёрных сплавин, нередко, укореняясь на топких берегах, они наплывают на открытую воду. Этот экотип представляют *Agrostis stolonifera*, *Bolboschoenus maritimus*, *Calla palustris*, *Carex acuta*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Eleocharis acicularis*, *E. palustris*, *Glyceria fluitans*, *Iris pseudacorus*, *Lythrum salicaria*, *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia* и др.

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

Большинство гидробиологов все растения с первого по третий типы относят к водным растениям. При применении понятия «истинно-водные», или «настоящие водные» растения такое широкое понимание данного термина вполне оправдано, но если кем-то используется сочетание «водные и прибрежно-водные растения» (как мною в данном случае), то необходимо отчётливо понимать, что в этой ситуации термин «водные» понимается в узком смысле.

Включение в состав флоры заходящих в воду береговых растений вызывает такую методическую проблему, как необходимость исследователю всякий раз решать, какие виды следует включать в списки, а какие нет. Ведь на берегах и даже у самого уреза воды встречается много растений никакого отношения к заходящим в воду не имеющих. Ещё сложнее решать эту проблему в условиях обсохших мелководий водохранилищ, прудов, днищ копаней, речных песчаных кос и побочней. Здесь, на свободной территории, очень быстро «высыпает» масса разнообразных видов, большинство из которых также не имеет отношения к рассматриваемой группе. Выход из этого положения видится в применении следующего правила: **во флористический список изучаемого водного объекта нужно включать только те виды растений, которые в момент обследования исследователь видит растущими на покрытом водой грунте.** Причём это событие не является случайным, т.е. оно не связано с весенним или последовым паводком, подъёмом уровня воды в водохранилище, со сползанием в воду куска береговой дерновины, с заполнением водой нового пруда и т.д.

Рассмотренная классификация предложена (Папченков, 2001) взамен опубликованной мною в 1985 г. (Папченков, 1985). В литературе, если когда и ссылаются на меня, то цитируют именно ту — первую мою классификацию. В ней отсутствовала экогруппа макроводоросли и водные мхи, рассматривалась группа 7 — приземные гелофиты (высота побегов менее 10 см) и группа 10 — древесные гигрофиты.

Отсутствие 1-й экогруппы было явным упущением. Выделение же приземных гелофитов — несомненной ошибкой. К ним я отнёс *Eleocharis acicularis*, *Limosella aquatica*, *Montia fontana*, *Peplis portula*, а также наземные формы *Callitriche* и *Elatine*. С *Montia fontana* в полевых условиях мне встречаться не приходилось, поэтому её экологический статус для меня пока не достаточно ясен. Другие же упомянутые растения, как показала дальнейшая практика, никакого отношения к гелофитам не имеют. *Eleocharis acicularis* — это гигрогелофит, *Limosella aquatica* и *Peplis portula* — типичные гигрофиты, а *Callitriche* и *Elatine* — амфибии, наземные формы которых никакого отношения к флоре водоёмов и водотоков не имеют. Отдельное же рассмотрение древесных гигрофитов в классификации, построенной на оценке степени связи растений с водной и воздушной средами и грунтом, вряд ли имеет какой-то практический смысл.

Поэтому, если кто-то сочтёт для себя возможным пользоваться моей классификацией макрофитов водоёмов и водотоков, прошу применять её последний, а не первый вариант.

Список литературы

- Воронов А. Г.* Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 383 с.
- Доброхотова К. В., Ралдугин И. М., Доброхотова О. В.* Водные растения. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 192 с.
- Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кореякова И. Л.* Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 200 с.
- Кутова Т. Н.* Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище // Рыбинское водохранилище. М.: Изд-во МОИП, 1953. Ч. 1. С. 51—82.
- Ламперт К.* Жизнь пресных вод. СПб, 1900. 917 с.
- Лапиров А. Г.* О терминологии экологических групп растений водоёмов // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 5—22.
- Лепилова Т. К.* Инструкция для исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исследованиям вод / Под ред. К. М. Дерюгина. Л.: Изд-во Гос. гидрол. ин-та, 1934. Ч. 1. Раздел А. Вып. 5. 48 с.
- Макрофиты* — индикаторы изменений природной среды / Отв. ред. С. Гейны, К. М. Сытник. Киев: Наук. думка, 1993. 435 с.
- Марков М. В., Беляева В. И., Попова Н. К.* Растительность водоёмов рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Уч. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 5. 197 с.
- Папченков В. Г.* О классификации макрофитов водоёмов // Экология. 1985. № 6. С. 8—13.
- Папченков В. Г.* Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г.* Основные гидробиотанические понятия и сопутствующие им термины. Рязань: Сервис, 2003. 20 с.
- Поплавская Г. И.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1948. 295 с.
- Потапов А. А.* Распределение водной растительности в заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ в зависимости от различий химического состава воды и характера донных отложений // Строительство водохранилищ и проблема малярии. М.: Медгиз, 1954. С. 40—64.
- Раменский Л. Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 333 с.
- Распопов И. М.* Некоторые соображения по терминологии применительно к гидробиотаническим исследованиям на Онежском озере // Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 1960. Вып. 4. С. 97—100.
- Распопов И. М.* Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия) // Первая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 91—94.
- Свириденко Б. Ф.* Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.
- Свириденко Б. Ф.* Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 687—698.
- Томилина Т. Б.* Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе биостанции «Борок»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 17 с.
- Федченко Б. А.* Биология водных растений. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1925. 132 с.
- Федченко Б. А.* Высшие растения // Жизнь пресных вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. С. 311—338.
- Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 374 с.
- Щербаков А. В.* Флора водоёмов Московской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 481 с.
- Schouw J. E.* Grundtraek til en almindelig Plantengeographie. 1822.

ЧТО ТАКОЕ «ВОДНОЕ ЯДРО ФЛОРЫ» И ЗАЧЕМ НУЖЕН ЭТОТ ТЕРМИН?

А. В. Щербаков

МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т. 119992 г. Москва, Воробьевы горы

В современном мире непосредственное общение всё более сменяется телекоммуникационным, чему способствует широкое внедрение в жизнь цифровых технологий. Однако, существенно ускоряя обмен информацией, такие технологии требуют более тщательного и аккуратного обращения с используемыми в процессе информационного обмена терминами, поскольку от точности и однозначности их понимания отправителем и получателем будут зависеть правильность понимания передаваемой информации и её интерпретация. К сожалению, далеко не все исследователи уделяют этому аспекту работы должное внимание, что ведёт к возникновению и возрастанию информационных шумов, искажению информации и, как следствие всего этого, к ненужному расходу сил, времени и средств на противодействие негативным последствиям терминологически некорректного обмена информацией.

Нередко причиной возникновения ошибок служит элементарная невнимательность исследователя или его желание «улучшить» или «модернизировать» тот или иной термин, толком не ознакомившись с первоисточниками, в которых он был введён в научный оборот. Примером подобных нежелательных подходов может служить использование термина «водное ядро флоры» в гидрботанической литературе.

Термин «водное ядро флоры» был введён мною в 1991 г. (Щербаков, 1991) для корректного сравнения данных по региональным водным флорам. В водное ядро флоры я включаю виды истинно-водных и земноводных растений. При этом истинно-водными растениями я считаю те, которые могут пройти весь свой жизненный цикл при контакте с водой поверхности всех вегетативных органов. Наземные растения так свой жизненный цикл пройти не могут, а к земноводным растениям я отношу виды, которые могут пройти свой жизненный цикл как по типу водных растений, так и по типу растений наземных.

При таком подходе в водное ядро, с одной стороны, попадает *Limosella aquatica*, которая образует клейстогамные цветки и может пройти свой жизненный цикл в затопленном состоянии, а с другой стороны, не попадает *Eleocharis acicularis*, который хотя и может формировать длительно существующие подводные луга, но для образования семян, то есть для завершения своего жизненного цикла, нуждается в обсыхании. Помимо диссертационной работы и её автореферата об этом же говорилось в статьях «Изучение и анализ региональных флор водоёмов» и «Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины», включённых в сборник «Гидрботаника: методология, методы» (2003). К сожалению, за последние годы я уже несколько раз сталкивался с ситуацией, когда термин «водное ядро флоры» отдельные исследователи использовали в расширительном толковании и совсем не в том смысле, который был придан этому термину при его создании.

Необходимость введения этого термина в сравнительную флористику была связана с тем, что разными исследователями в водную флору включалось разное число видов. Поскольку с увеличением доли прибрежно-водных растений основные используемые в сравнительно флористических работах показатели изменялись (Щербаков, Тихомиров, 1994), цифры, полученные разными исследователями, часто переставали быть корректно сопоставимыми. Понятно, что любое разделение организмов на группы (систематические, экологические, эколого-биоморфологические и др.) в той или иной степени условно. Об этом, в частности, свидетельствует выделение всё новых и новых промежуточных экологических групп, описание всё новых и новых таксонов разного ранга и т. п. Растительный покров и слагающие его таксоны и сообщества существуют сотни тысяч и миллионы лет, за это время они прошли сложный путь сопряжённой эволюции с окружающей его неживой средой и живыми организмами, о многих этапах которого мы можем

лишь догадываться с большей или меньшей степенью достоверности, а сам растительный покров, и особенно та его часть, которая характерна для прибрежных местообитаний, — сложная и динамичная в пространственно-временном отношении система. Ясно, что экологические ниши разных видов в экосистемах «упакованы» крайне плотно, они многомерны, а их реальные границы находятся в постоянном движении (чаще всего — возвратно-поступательном, или колебательном). В таких условиях любая проведённая нами граница неизбежно окажется искусственной, и всегда найдётся некоторое число видов (групп, категорий и т. п.), которое мы не сможем надёжно отнести к какой-то одной определённой группе. В частности, К. Раункьер (Raunkiaer, 1934) приводит пример, когда часть клона *Phragmites australis* оказывается в наземном местообитании и с формальной точки зрения должна быть отнесена к геофитам, а часть — в водном, то есть быть отнесена к гелофитам (напомним, что в нормальном спектре флоры Земли это разные категории равного ранга). Считать ли отдельными видами *Elatine callitrichoides* и *Potamogeton tenuifolius* или же их следует включать в *E. triandra* и *P. alpinus* соответственно? Если, как считает В. Г. Папченков, между собой гибридизируют не всегда надёжно различаемые в природе *Potamogeton pusillus* и *P. berchtoldii*, *Nymphaea alba* и *N. candida* (Папченков, 2003), то может быть мы имеем здесь не пары видов, а полиморфные таксоны? И подобные вопросы можно продолжать.

Но логика сравнительного анализа требует оперирования количественными категориями. Мы не можем сравнивать разнокачественные явления и объекты, а если такое нам вдруг становится необходимо, бываем вынуждены присваивать этим разнокачественным явлениям или объектам количественные характеристики (балльные оценки, переводные коэффициенты и др.). В сравнительной флористике также применяются количественные показатели, причём до последнего времени в качестве счётной единицы, как правило, используется вид. Поэтому, если мы желаем иметь корректно сравнимые выборки, желательно так проводить границы между выделяемыми группами, чтобы число видов, которые мы не можем уверенно отнести к той или иной группе, было минимальным. С нашей точки зрения, применительно к сосудистой водной флоре, как и к флоре водоёмов, такими группами и будут «водное ядро флоры» и её прибрежно-водная составляющая.

Исходя из всего вышеизложенного, рекомендовал бы коллегам использовать термин «водное ядро флоры» именно в том смысле, который я придал ему в своей работе 1991 г.

Список литературы

- Гидробиотаника: методология, методы: Материалы школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2003. 188 с.
- Папченков В. Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидробиотаника: методология, методы: Материалы школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 82—91.
- Щербаков А. В. Флора водоёмов Московской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 481 с.
- Щербаков А. В., Тихомиров В. Н. Трудности анализа региональных флор водоёмов и пути их преодоления // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 4. С. 83—87
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

2. Гербаризация водных растений и анализ флор

ОСОБЕННОСТИ ГЕРБАРИЗАЦИИ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ, РАБОТА С КОЛЛЕКЦИЯМИ

Л. И. Лисицына

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: herba@ibiw.yaroslavl.ru

В свете растущего и расширяющегося интереса к изучению и сохранению биоразнообразия, возрастает роль гербариев и информации, которую они несут в решении проблем биоразнообразия. При этом перед гербариями стоят следующие задачи:

1. Постоянное совершенствование коллекций, их пополнение образцами высокого качества, а не заполнение плохо собранным и плохо документированным материалом. Особое внимание обращается на оформление этикеток и информацию, необходимую при работе с коллекциями.

2. На современном этапе, когда создаются международные базы данных, нужно сделать широко доступными материалы, связанные с гербарными коллекциями.

Стремительная деградация окружающей среды, происходящая во всём мире, показала, как мало ещё знаем мы о разнообразии растений, столь необходимых для существования человека; сведений очень важных при восстановлении деградированных, опустыненных ландшафтов, поисках новых источников энергии, продовольствия, лекарств. При решении этих вопросов, возрастает роль систематики, которую на фоне развития физиологических, молекулярных, клеточных исследований растений многие стали считать устаревшей. Однако постоянно возникают такие вопросы о растениях, решить которые призвана систематика. Это, прежде всего, определение, т.е. знание самих растений, номенклатура — выбор правильного названия в соответствии с системой, принятой Международным кодексом ботанической номенклатуры, классификация, которая даёт возможность найти ближайших родственников данного растения, имеющего сходные свойства и распространение — где они растут, в каких условиях обитают т.е. экология и, наконец, использование — т.е. полезные свойства растений. Ясно, что в данном случае гербарий становится важнейшим рабочим инструментом систематики. Отсюда становится ясным требование к правильному сбору и обработке гербарных образцов.

О сборе и закладке гербария подробно говорилось на прошедшей в 2003 г. школе. Сегодня эти вопросы будут также затронуты в той или иной степени, так как это очень важный этап работы и повторение, на наш взгляд, не будет лишним, кроме того, обновился состав участников школы.

К началу полевого сезона нужно готовиться заранее, начинать подготовку с экспедиционного снаряжения по сбору растений, в зависимости от того, дальние или короткие предстоят экспедиции, кратковременные или долгосрочные, отечественные или зарубежные. Разработка стандартов экспедиционного снаряжения должна быть дифференцирована применительно к заданиям экспедиции (будет ли это изучение и сбор водно-болотной флоры, луговых, лесных, сорных и других растений), т.е. заранее составить список предметов снаряжения, иметь его постоянно в записной книжке или дневнике. Этот список будет служить не один год и, собираясь в очередную экспедицию или экскурсию, можно быстро проверить, всё ли снаряжение собрано. Для нас наибольший интерес представляют водные и прибрежно-водные растения, о них в первую очередь и пойдёт речь. Для сбора водных растений необходимо иметь копалку или нож, а для извлечения растений с глубины — водяные грабельки, с помощью которых можно достать растение полностью, а не собирать обрывки верхушек, которые часто встречаются в гербарных сборах. В озё-

рах с высокой прозрачностью воды растения могут распространяться на глубину 5—9—11 м. В этом случае необходимо иметь драгу или дночерпатель. Описание таких приборов приводится в монографии В. М. Катанской (1981). Кроме того, нужно иметь с собой достаточный запас бумаги (фильтровальной или газетной непроклеенной). В комплект снаряжения должны входить карандаш, шариковая ручка, блокнот, дневник. В тех случаях, когда определение растений предполагается проводить и в полевых условиях, в снаряжение должны войти определитель, лупа, скальпель (или бритва) и пинцет. Необходима также бумага для черновых этикеток.

Водные растения, извлеченные из воды, быстро теряют влагу, поэтому рекомендуется иметь в снаряжении полиэтиленовые мешки или плёнку. В таком виде растения можно доставлять на базу или в лабораторию и закладывать в стационарных условиях. В полевых условиях растения обычно закладывают в гербарную папку. Это тоже необходимый атрибут снаряжения. Гербарную папку, при отсутствии таковой, можно изготовить в лабораторных условиях. Точное её описание приводится в руководстве А. К. Скворцова (1977, стр. 55).

Забота о качестве будущего гербарного образца начинается с момента сбора, так как невнимательный и неправильный сбор обесценит дальнейший труд. Основное правило для каждого флориста и коллектора — не брать в гербарий первые попавшиеся растения. Выбор должен быть сознательным. Коллектор-флорист должен, прежде всего, постараться выявить в каждой точке сбора все присутствующие виды и наметить те, которые следует собрать. Случайный способ, т.е. выбранный наугад, здесь непригоден. Вернее, он применим лишь при специальных статистических исследованиях. Нужно стремиться собирать растения как можно более полно, чтобы присутствовали все органы: корни, стебли, листья, цветки, плоды, семена. На практике, к сожалению, это не всегда осуществимо. В этом случае, по возможности, нужно сделать повторный сбор. В два приёма рекомендуется собирать ивы, так как многие из них цветут до распускания листьев; хвощи собирают ранней весной, когда они спороносят, и летом в вегетативном состоянии. При сборе гербарных образцов следует учитывать особенности ещё ряда систематических групп.

Сем. *Cyperaceae*. В гербарии должны присутствовать как надземная, так и подземная части растений. Если дерновина крупная, берётся только часть её, при этом образец необходимо очистить от земли. Для определения видов сем. *Cyperaceae* в гербарном образце должны быть зрелые плоды. Виды семейства сытовых цветут рано, и ко времени сбора плоды часто уже осыпаются. В этом случае можно поступить таким образом: посмотреть плодики, особенно мешочки осок, в дернине, где их часто можно обнаружить и собрать (если, конечно, осочки в это время не затоплены).

Сем. *Poaceae*. Рекомендуется собирать злаки лишь после распускания соцветий. Для определения нужны стебли, листья и подземные органы.

Сем. *Potamogetonaceae*. В гербарном образце должны присутствовать не только верхушки растений, но и нижние части, а лучше все растение. Получить цельный экземпляр можно осторожным вытягиванием растений из грунта вместе с основанием стеблей и корневищами. Если грунт плотный, растения вынимают с помощью водяных грабелек. Узколистные рдесты растут чаще всего на небольшой глубине, поэтому извлечь их значительно легче, труднее заложить, так как вне воды они слипаются. В этом случае закладку производят в воде на лист пергамента или на любой плотный лист бумаги. Техника не сложна. Растение помещают в таз или кювету с водой, расправляют, подводят под него лист бумаги и осторожно вынимают из воды. Таким же образом закладывают все нежные тонкие, слипающиеся вне воды виды.

Сем. *Ranunculaceae*. Наиболее трудны в определении виды подрода *Batrachium*. Для точного определения необходимо иметь все части растений: листья, цветки, плодики на разной стадии развития. Виды со слипающимися вне воды листьями следует закладывать, как указано выше — также в воде.

Сем. *Polygonaceae*. Для определения видов рода *Rumex*, растения необходимо собирать с прикорневыми листьями, даже если они не в очень хорошем состоянии. Растения родов *Polygonum* и *Persicaria* постараться собрать так, чтобы можно было найти не разрушенные раструбы.

Сем. *Brassicaceae*. Для точного определения видов сем. капустных необходимы зрелые плоды, а также прикорневые листья, поэтому даже если они засохли, обрывать их не нужно.

Не следует собирать обломанные, обгрызанные экземпляры, если только не проводятся специальные исследования. Определение таких образцов очень часто приводит к ошибкам.

Собранные образцы раскладывают на бумаге, причём нужно постараться разложить и расположить их так, чтобы растение осталось в таком виде до монтировки. Лист должен быть заполнен растениями или их частями по возможности полно и равномерно. Примеры закладки и монтирования водных растений приведены на рисунках. Мелких экземпляров помещают несколько штук, а крупные, например, виды сем. *Apiaceae*, наоборот, приходится раскладывать на несколько листов (2, 3, 4). В этом случае поступают следующим образом: берут часть корня с прикорневым листом или его частью, часть стебля со стеблевым листом или его частью и зонтик или его часть. Толстый стебель разрезают вдоль. Также закладывают крупные растения сем. *Poaceae*, *Polygonaceae* и некоторые другие. Высокие, но не очень мощные растения укладывают полностью, перегибая только под острым углом, но не дугой или гармошкой. Хрупкие, ломкие растения нужно разломить черенком ножа или копалки, тогда стебель не будет ломаться при укладке. Дугой или кольцом можно укладывать виды со слабым стеблем (рдесты, уруть, водяные лютики, пузырчатки и некоторые другие).

Образцы следует располагать так, чтобы часть листьев и цветков оказалась нижней стороной вверх. Это важно при определении, так как нижняя и верхняя стороны могут различаться степенью опушения, кроме того с нижней стороны более заметны жилки иногда и другие признаки. Например, виды кувшинок различаются основаниями чашечек. Поэтому на лист желательно укладывать по два цветка: один лепестками вверх, другой — вниз.

При работе на водоёме, следует обратить внимание на земноводные растения, которые при падении уровня образуют наземную форму. В таком случае, хорошо иметь и тот и другой экземпляр. Не лишним будет иметь при себе мелко нарезанные листочки фильтровальной или иной бумаги. При закладке растений с махровыми цветками, таких как упоминаемые выше кувшинки, ирисы, некоторые виды сложноцветных и др., листочки бумаги вложить между лепестками, тогда цветки не почернеют и сбор будет иметь надлежащий вид. Листочки бумаги можно предварительно замочить в насыщенном растворе силикагеля, квасцов, соли или сахара и высушить. В этом случае, быстро впитывая влагу, они позволяют сохранить и окраску венчика. Некоторые цветки, имеющие спрощенные венчики (к примеру виды сем. *Lamiaceae*, *Fabaceae*, *Scrophulariaceae* и др.) рекомендуются расчленивать, высушить, вложить в пакетики и приклеить на гербарный лист. У отдельных видов, таких как *Utricularia*, *Mimulus* и ряда других цветки очень нежные, разваренные они рвутся и что-либо рассмотреть не удаётся. При закладке видов *Utricularia*, кроме соблюдения общих правил касающихся водных растений (закладка в воде) нужно аккуратно разместить на листе их цветки, которые расправляют таким образом, чтобы иметь возможность определить длину верхней губы и выпуклости, что на самом деле выполнить очень сложно. Лучше всего такие цветки консервировать (в 70% спирте или 0,8—2% формалине).

Гербарий без этикеток — это всего лишь куча сена, и пока собранный лист не получит полной этикетки, на нём всё ещё сено. Этикетки оформляются в два приёма: в полевых условиях — временные, при разборке — окончательные. Этикетка, несущая важную информацию является одной из важнейших частей гербарного образца.

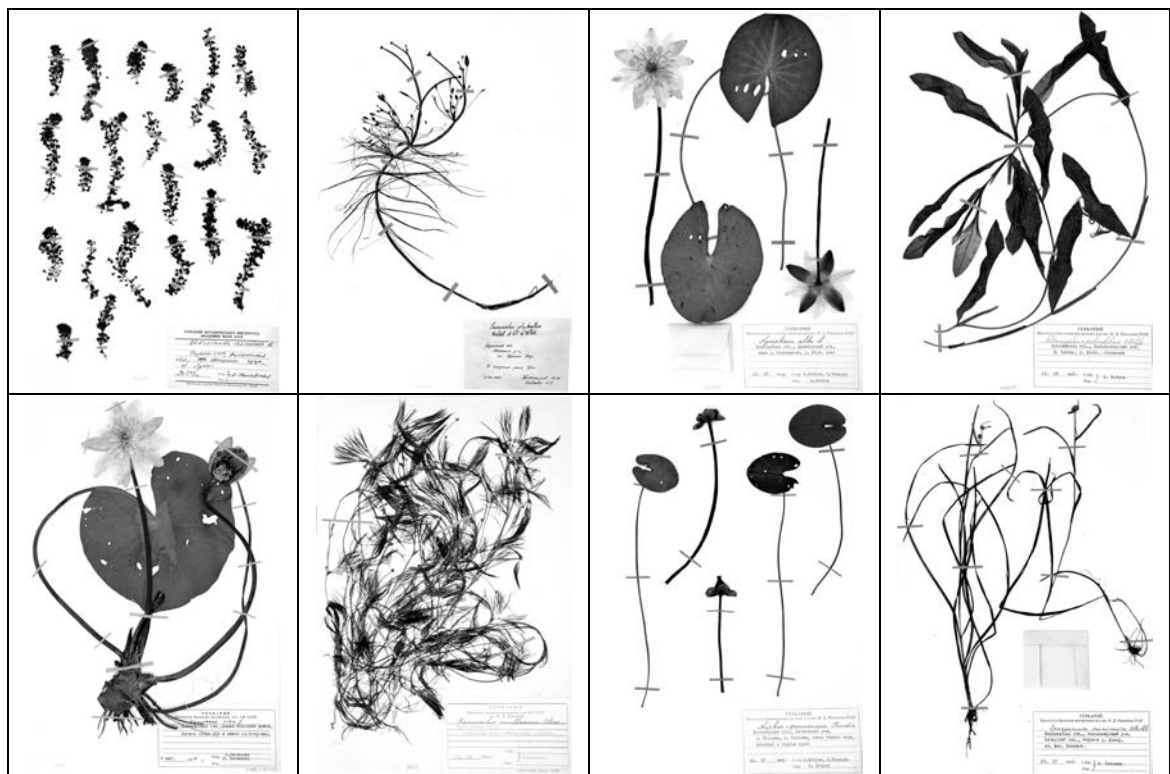


Рис. Примеры закладки и монтирования водных растений

Почему я обращаю внимание на этикетки? — Дело в том, что присылаемые в наш гербарий коллекции, не всегда сопровождаются правильно оформленными этикетками.

Как правильно оформить гербарные этикетки? — Для чистовых этикеток желательно брать качественную бумагу. В идеале детальные сведения об образце должны быть напечатаны, так как это избавляет от чтения мало разборчивого текста. Многие гербарии придерживаются своего стиля изготовления этикеток, исходя из собственных потребностей. Но в общем виде в этикетке должно быть отражено следующее:

Название гербария и его сокращённый символ согласно международному индексу (если таковой имеется).

Научное название вида.

Место сбора, желательно с указанием географической широты и долготы. Сначала указывают крупный географический регион (область, республика, край и т.д.), затем более мелкий ориентир, позволяющий локализовать место сбора. Ориентиры должны быть хорошо находимы на самой заурядной мелкомасштабной географической карте. Далее указываются более детальные ориентиры (названия деревень, посёлков, рек, озёр и других водоёмов).

Приводятся данные о местообитании и экологические комментарии (рельеф, субстрат, тип растительности, для водных растений — глубина произрастания и характер грунта). Указывается дополнительная информация, например, об окраске венчика, так как ряд видов из сем. *Boraginaceae*, *Campanulaceae*, *Apiaceae*, *Orchidaceae* в высушенном состоянии изменяют окраску венчика, что затрудняет определение. Если растение заложено на 2—3 листах, этикетку заполняют на каждый.

Для чистовых этикеток нужно, по возможности, брать хорошие сорта бумаги. Размеры в разных учреждениях разные но предпочтительней 10×7 или 14×9 см. Помещают этикетки в правом нижнем углу гербарного листа, но если это невозможно, то в любом другом месте. Приклеивают этикетку полностью. В том случае, когда на обратной стороне этикетки есть какая-либо информация, её приклеивают к внешней стороне гербарного листа одной стороной.

Завершает этикетку дата сбора (число, месяц и год) и фамилия коллектора с инициалами отчётливо читаемая, а не закорючка. Излишне указывать на бланках этикеток такие термины, как семейство, род, вид, местообитание. Порядок написания этикеток должен чётко помнить каждый коллектор и писать без этих слов. В какой-то мере такие этикетки оправданы, когда проводится работа с учащимися или студентами, чтобы выработать у них навыки работы с гербарием, а для основного гербария это не нужно.

Достаточно трудный процесс, особенно в полевых условиях, сушка растений. В руководствах как отечественных, так и зарубежных, приводятся самые различные материалы, используемые для этих целей. Прежде всего, это достаточный запас бумаги газетной или фильтровальной. В качестве прокладок применяют войлок, гофрированный картон, ватные матрасики, сукно и т.д. Но чаще всего, к сожалению, коллекторы располагают лишь бумагой. В этом случае высушить тоже можно, но процесс сушки при этом более длительный и хлопотный. Чтобы получить нормальные образцы, нужно чаще их перекладывать, один, а лучше всего два раза в день.

Гербарными сетками располагает, наверное, каждое учреждение. Варианты их различны и описаны А. К. Скворцовым в руководстве (1977, стр. 79). Чтобы растения при сушке не деформировались, они должны быть правильно запрессованы. Плохо спрессованные растения коробятся, имеют неприглядный вид, а самое главное, такие образцы плохо хранятся в гербарии, крошатся и быстро рассыпаются. При укладке в пресс нужно так расположить растения, чтобы не было «кочек», о которых упоминалось выше, толстые стебли и корневища разрезать вдоль. Если при закладке растений крупные сочные листья налегают друг на друга, их следует переложить бумагой. Стебли растений сем. *Orchidaceae*, *Alliaceae* можно передавить ногтем под соцветием в одном—двух местах; этим предотвращается поступление влаги к соцветиям и облегчается высушивание. Женские соцветия рогозов плотно обернуть целлофаном или окунуть в раствор коллодия. Распределив, таким образом, образцы помещают в сетку и по возможности крепко стягивают. Стационарные прессы и сушильные камеры есть далеко не везде. Обычно сушка осуществляется в обычных гербарных сетках на воздухе.

Очень важный этап в работе с гербарными образцами — определение растений. Оно имеет не только научное, но и большое педагогическое значение, особенно в вузах, т.к. прививает студентам исследовательские навыки, умение наблюдать, анализировать, приучает к отчётливой формулировке выводов, обобщений, т.е. к стройному логическому мышлению. Но приступающий к определению должен хорошо знать основные понятия морфологии растений, владеть важнейшими терминами, касающимися всех частей растительного организма (стебель, лист, корень, цветок, соцветие, плод, семя). Ведь каждый термин имеет строго определённое значение и нельзя его употреблять произвольно. Тем, кто впервые приступает к определению нужно не пожалеть времени на предварительный морфологический анализ растений, с тем чтобы овладеть терминологией. Очень хорошо дан такой анализ в монографии Ю. В. Рычина «Флора гигрофитов» (1948). Даже и не новичкам будет не лишним время от времени освежать знание морфологии.

Одно из важнейших условий успешного определения — это наличие достаточной литературы. Чем больше удаётся собрать флористической и таксономической литературы, тем больше возможность правильно определить образец. Но начинать определение нужно с региональных флор и определителей, и только потом, чтобы убедиться в правильности определения обращаться уже к крупным сводкам: «Флора СССР», «Флора Европейской части СССР», «Флора Восточной Европы», «Флора Сибири», «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока», а также к другим справочникам или монографиям по отдельным семействам, например, «Злаки СССР» Н. Н. Цвелёва (1976), «Осоки (*Scyperaceae*) России и сопредельных государств» Т. В. Егоровой (1999) и др. Очень полезными в отдельных случаях оказываются старые издания по флоре: Д. П. Сырейщиков (1907—1914), П. Ф. Маевский (1964), С. С. Станков и В. И. Талиев (1957), В. Н. Ворошилов (1982). При необходимости можно использовать отдельные статьи с новыми таксономическими обработками и ключами. Если определение по литературным источникам не получается, остаются сомнения в правильности определения, рекомендуется сравнить свои образцы с уже определёнными в каком-либо гербарии, желательно в крупном, или

обратиться к специалистам по тем или иным группам растений. Следует знать, что Ваше определение может быть не окончательным, так как в дальнейшем сборы могут просматриваться другими специалистами и они могут прийти к иному мнению. Все последующие замечания о просмотренном виде должны делаться на отдельных небольших листочках и подклеиваться на гербарный экземпляр. Ярлычок должен быть обязательно подписан автором и помечен датой просмотра.

Для определения лучше всего пользоваться стереомикроскопом (бинокуляр) МБС-1, МБС-2. В настоящее время имеются и более современные приборы, но их приобретение зависит от финансового положения научного или учебного учреждения. С помощью карманной лупы точное определение сделать невозможно. Она пригодна лишь в полевых условиях для предварительной ориентировки. Кроме того нужны препаровальные иглы, лезвия, тонкие пинцеты, линейка, спиртовка. При определении сухих образцов лучше их размачивать или разваривать. Узколистные рдесты, наяды, болотники и другие нежные тонкие растения можно просто положить в каплю воды на стекло, они быстро размягчаются и все структуры становятся хорошо видны. В том случае, когда исследуется внутреннее строение цветков или плодов, их приходится разваривать. Степень размягчения регулируют, добавляя спирт или глицерин. Спирт уплотняет структуру, глицерин делает мягче. Отчленять те или иные части растений для определения нужно очень осторожно. После исследования фрагменты не выбрасывать, а вложить в пакетик и наклеить на гербарный лист, чтобы при повторном определении не отделять лишний раз те или иные части гербарного образца.

Гербарий предназначенный для использования в данном учреждении, должен быть смонтированным. Некоторые учреждения держат гербарий не смонтированным. В целом такая практика не возбраняется, но, как указывают многие специалисты, подражать ей не следует, так как не смонтированный гербарий неудобен в работе, а кроме того существует опасность потерять или перепутать что-либо.

Растения монтируют обычно на листах плотной бумаги. Размеры листов в разных учреждениях используют разные, но наиболее приемлемые — 42×28 см. Меньший формат мало вместим, больший — громоздок. Кроме того, нужно иметь пакетики разной величины. В них помещают цветки или их части, семена плоды, листья. Иногда мелкие растения помещают полностью в пакетики и наклеивают их на гербарный лист. Переноса растения из сушильного листа на гербарный, следует ещё раз обратить внимание на размещение его на листе так, чтобы по возможности были видны все признаки растения. Если цветки и плоды закрыты листьями, последние можно удалить и положить их в пакетик, тем более что для определения часто нужно смотреть обе стороны листьев. Растения, выдернутые пучком, кустом или кочкой нужно осторожно разъединить и тщательно освободить от почвы.

При монтажке мелких растений, их следует располагать рядами верхушками вверх. Самые крупные экземпляры помещают в нижнюю часть листа, чтобы он не перегибался, когда берут в руки. Если растение выходит за пределы листа, можно подрезать часть стебля, отдельные листочки и всё это положить в пакетик. В противном случае образец будет ломаться при размещении его в шкафу. Крупные экземпляры можно разместить по диагонали листа. Тут же определить положение этикетки и пакетика, но наклеивать их следует в последнюю очередь. Растения прикрепляются к листу или нитками, или полосками бумаги. Пришивая растение ниткой, не рекомендуется протягивать её от стежка к стежку с нижней стороны, так как в дальнейшем растение может сломаться и, кроме того, за стежки будут цепляться ниже лежащие образцы.

Определённые требования предъявляются и к клеящему материалу, но это зависит от возможностей учреждения и, в первую очередь, финансовых. Для приготовления клеящей ленты можно использовать следующий рецепт. Лист бумаги равномерно покрывают слоем разогретого и немного разведённого столярного клея, в который добавляют глицерин (1 чайная ложка на 250—300 мл клея). После высыхания, листы разрезают на полоски нужной ширины и длины. При монтажке полосками бумаги не рекомендуется наклеивать её на цветки, кончики листочков и соцветия. Это создаёт неудобства при

пользовании, кроме того, в месте прикрепления цветки и листочки быстро разломаются. Этикетки и пакетики приклеивают клеем ПВА.

Смонтированные листы должны быть размещены на постоянное место хранения. При этом используют разные принципы раскладки материала, исходя из запросов того или иного учреждения (географический, систематический и т.д.). Чаще всего при размещении гербарных образцов используют систематический принцип. Роды внутри семейств и виды внутри родов размещают по алфавиту и по флористическим или географическим районам.

Гербарии создаются для того, чтобы ими пользовались. И каждый гербарий больше гордится числом посетителей, чем его увеличением, т.е. чем больше он востребован, тем он ценнее. Но с другой стороны, с увеличением числа потребителей, если можно так сказать, ускоряется изнашивание коллекций. А так как каждый образец не повторим, полной замены изношенных и утраченных образцов осуществить нельзя. Выход один — более тщательное соблюдение правил пользования, большее чувство ответственности у тех, кто пользуется гербарием. Основные правила пользования следующие.

Образцы берут за боковые стороны, а не за низ, так как в этом случае лист может перегнуться и повредить растение.

Нельзя переворачивать образцы как листы книги; после просмотра их откладывают в сторону, потом возвращают обратно.

Нельзя выравнивать образцы в рубашке, держа их вертикально и постукивая по столу. Растения при этом будут рассыпаться. Выравнивать их надо в горизонтальном положении.

Не рекомендуется вынимать и вкладывать листы в середину пачки. Нужно вынуть всю пачку и найти нужный лист.

Нельзя удалять старые этикетки с определением. Новое название следует написать на небольшом ярлыке с датой и чёткой подписью определившего. Он приклеивается рядом с этикеткой.

В том случае, когда в целях систематики нужны какие-то части растений, взять их можно только с разрешения куратора.

Обобщая выше изложенное, следует отметить, что методы техники и гербаризации растений изложены в ряде публикаций, а также в специальных отечественных и зарубежных руководствах (Рычин, 1948; Сюез, 1949; Катанская, 1956, 1981; Скворцов, 1967, 1977; Васильченко, 1973). Тем, кто собирается заниматься флористическими исследованиями серьёзно, необходимо познакомиться с ними более подробно.

Список литературы

- Васильченко И. Т. О рациональной организации гербариев // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 12. С. 1723—1726.
- Ворошилов В. Н. Определитель растений Советского Дальнего Востока, М.: Наука, 1982. 672 с.
- Гербарное дело. Справочное руководство. Русское издание / Под ред. Д. Бридсон, Л. Формана. Кью: Королевский бот. сад, 1995. xvi + 341 с.
- Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. С.-Петербург, Сент-Луис, 1999. 772 с.
- Катанская В. М. Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 160—182.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов (методы исследования). Л.: Наука, 1981. С. 66—68.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. М.: Колос, 1964. 879 с.
- Рычин Ю. В. Флора гигрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.
- Скворцов А. К. Усовершенствование метода сушки растений для гербария // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 975—978.
- Скворцов А. К. Гербарий. Пособие по методике и технике. М.: Наука., 1977. 199 с.
- Станков С. С., Талиев В. И. Определитель растений Европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1957. 740 с.
- Сырейщиков Д. А. Флора Московской губернии. М., 1906—1914. Ч. 1—4.
- Сюез П. В. Гербарий. Руководство к собиранию и засушиванию растений для гербария. 7-е изд. М.: Изд-во МОИП, 1949. 87 с.
- Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 787 с.

РЕГИОНАЛЬНАЯ ВОДНАЯ ФЛОРА КАК МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ ДЛЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

А. В. Щербаков

МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т. 119992 г. Москва, Воробьевы горы

Одной из черт последнего десятилетия является резкий рост числа работ как по биоразнообразию в целом (Гиляров, 1996), так и по его отдельным аспектам в частности. Так по нашим данным, за последние 15 лет число публикаций, содержащих информацию по флоре Средней России и входящих в неё регионов, возросло более чем втрое. Подобный рост, не оставивший в стороне и гидробиотическую литературу, имеет под собой ряд политических (принятие международных и национальных правовых документов об охране биоразнообразия, отмена цензуры в странах бывшего СССР и др.), технологических (широкое использование компьютерных технологий и созданных на их базе настольных издательских систем и т. п.) и экономических (в условиях кризиса финансирования образования и науки местные и региональные флористические и фаунистические исследования в ряду биологических дисциплин оказываются наименее затратными) причин.

К сожалению, рост «внимания» к изучению биоразнообразия в сфере флористики лишь в слабой степени отразился на разработке и внедрении здесь методологических основ и методических подходов. Причём это касается не только методик анализа флористической информации, но и сбора первичного материала, где до сих пор основными пособиями являются работы В. В. Алёхина (1938) и В. М. Катанской (1979), или же созданные на их основе.

Если в моём предыдущем обзоре по данному вопросу (Щербаков, 2003а) большее внимание было уделено вопросам методически корректной инвентаризации сосудистой водной флоры, то сейчас хотелось бы более подробно остановиться на проблемах анализа флористической информации. К сожалению, в подавляющем большинстве случаев «анализ флоры» заключается в перечислении некоторого числа параметров флоры и заметно реже — в сравнении их с аналогичными показателями для других территорий или участков. При этом исследователи, использующие этот подход, как правило, не задают себе таких вопросов, как: а) какова полнота выявления флоры; б) в каком объёме приняты таксоны; в) по какому критерию выделяется данная частная флора; г) каковы основания для включения или исключения тех или иных адвентивных и культивируемых видов; д) для каких целей, объектов и территорий первоначально использовался данный набор параметров и вид анализа и какие в связи с этим он имеет ограничения; а также ряд других.

Однако игнорирование этих вопросов не столь безобидно, как может показаться на первый взгляд. Из экологии мы знаем, что виды по их численности в сообществах обычно распределены по гиперболе или сходной с ней кривой: имеется относительно небольшое число массовых видов и множество малочисленных. Из этого положения можно сделать вывод, что процесс выявления видов в сообществе должен иметь или логарифмический, или степенной характер (с положительным, но меньше единицы, показателем степени). Именно эти зависимости в 1920-х годах были описаны О. Аррениусом (Arrhenius, 1920, 1921, 1923а, б) в виде степенной функции: $y = b \times x^z$, или $\ln(y) = z \times \ln(x) + c$, и Г. Глизенем (Gleason, 1922, 1925) в виде логарифмической функции: $y = z \times \ln(x) + c$ (где y — число видов, x — площадь территории, b , c и z — коэффициенты).

В дальнейшем эти уравнения переключались и в литературу по сравнительной флористике на локальном и региональном уровнях (Малышев, 1973, 1976б и др.; Шмидт, 1980, 1984). Однако используя эти уравнения применительно к выявлению видового состава локальных и региональных флор, нельзя обойти следующее противоречие. Дело в том, что и та, и другая зависимости не имеют предела, то есть, используя их, мы вынуждены признать, что на той или иной территории (неизбежно ограниченного размера) теоретически может быть встречено неограниченное число видов. Если же этот участок не-

велик (например, это локальная северотаёжная или тундровая флора площадью около 100 км^2), то в отсутствие такого предела трудно поверить с чисто логической точки зрения.

Однако для описания зависимости видового богатства от площади участка в экологии используются и логистические функции, например уравнение Е. Арчибальда (Archibald, 1949): $y = b: (c + x^{-z})$, имеющие предел (где y — число видов, x — площадь территории, b , c и z — коэффициенты). К подобным же функциям может быть отнесено и эмпирическое уравнение приблизительного прогноза видового богатства локальной флоры в зависимости от её широтного положения В. М. Шмидта (1984: цит. по: Баранова, 2002): $y = 984: (1 + 10^{-4,7886} + 0,0773 \times x)$, где y — видовое богатство локальной флоры, а x — её географическая широта.

Однако и логистическое распределение не всегда даёт удовлетворительные результаты, что в основном было показано в фаунистических работах. Дело в том, что в фаунистике, когда многие организмы ведут ночной образ жизни, обитают в непрозрачных средах или на больших глубинах и т. п., значительно реже, чем во флористике, возможны прямые натурные наблюдения и подсчёты. Поэтому в фаунистике значительно чаще используются методы расчётов, основанные на отборе тех или иных «проб», имеющих количественное нормирование: число следов промысловых животных на километр маршрута или ловушкосуток при изучении численности мышевидных грызунов и землероек в териологии; учёт особей птиц в фиксированной полосе обзора в орнитологии; «промысловое усилие» в ихтиологии; число светоловушечасов в энтомологии; стандартные по объёму или площади планктонные и бентосные пробы в гидробиологии и т.д. К сожалению, предлагаемый пока в этом отношении применительно к флористике «метод выборочных проб флоры» Б. А. Юрцева и Р. В. Камелина (1987, 1991) в отношении его статистической достоверности едва ли можно считать удовлетворительным.

Именно зоологи стали обладателями больших репрезентативных (достаточных и случайных) выборок, характеризующих распределение организмов и таксонов в пределах сообществ и фаун. Анализ же этих выборок позволил им сделать следующие неутешительные выводы: а) для очень больших (или гетерогенных) выборок наиболее вероятное распределение относительного обилия разных видов — логнормальное, за которым не стоят, однако, какие-либо собственно экологические взаимодействия (Fisher et al., 1943: цит. по: Гиляров, 1996); б) для корректного расчёта видового разнообразия сообщества или участка по логнормальной модели в исходных материалах должно присутствовать не менее 85% слагающих его видов (Hughes, 1986: цит. по: Андреев, 2002); в) попытки описать множество структур видового разнообразия в конкретных сообществах [вероятно, и во флорах — *Прим. А. Ш.*] одним универсальным типом статистического распределения обречены на неудачу (Гиляров, 1996); г) и вообще, определение конечного числа видов по выборке — тупик (Андреев, 2002).

Однако если мы не можем даже примерно определить число видов во флоре (а независимо от модели — степенной, логарифмической, логнормальной или логистической — процесс полного выявления её видового состава будет носить бесконечный характер), наше знание этого показателя в большей или меньшей степени всегда будет носить неполный характер, так что при сравнении флор мы будем всегда оперировать неполными данными, то есть не собственно флорами, а некоторыми выборками из них. Поэтому мы решили попытаться ответить на следующие вопросы: насколько эти данные будут неполны; как их использование отразится на точности обычно применяемых в сравнительной флористике математических методов; что можно предпринять, чтобы минимизировать ошибки (или же избежать их).

В качестве своеобразных «проб флоры» нами были взяты флористические описания водоёмов Московской (401 описание) и Тульской (153 описания) областей, составленные в 1984—1992 гг. и равномерно распределённые по территории этих регионов. Из этих флористических описаний были выбраны только виды «водного ядра» флоры (Щербаков, 1991, 2003а; Папченков и др., 2003) — 53 вида для Московской обл. и 35 ви-

дов для Тульской обл., данные по встречам которых во всех описаниях были занесены в электронные таблицы Microsoft Excel.

В дальнейшем из этих таблиц через специальную программу, написанную А. С. Николаевым, были сделаны расчёты среднего числа видов «водного ядра» флоры, присутствующих в определённом числе описаний. Среднее число видов определялось на основе псевдослучайной выборки (когда уже встречавшиеся комбинации отбраковывались) по 200 комбинациям для каждого числа описаний. При этом средние числа видов в зависимости от числа описаний просчитывались на глубину до 200 описаний для Московской обл. и 100 описаний для Тульской.

Данные по среднему числу видов для определённого числа описаний затем были представлены в виде электронных таблиц Microsoft Excel и обработаны в пакете программ «Statistica 6.0». Используя этот же пакет, для приведённых выше степенной модели О. Аррениуса, логарифмической модели Г. Глизна и логистической модели Е. Арчибалда раздельно для Московской и Тульской областей были подобраны коэффициенты b , c и z . Кроме того, с помощью программы «Curve Expert» были определены модели, наиболее хорошо описывающие данный процесс (ими оказались MMF-Model — $y = (z \times b + c \times x^d) : (b + x^d)$ и Weibull Model — $y = z - b \times 2,71828^{-c \times x^d}$), и определены коэффициенты для этих моделей.

На основании этих коэффициентов затем были сделаны расчёты числа видов для 401 описания применительно к Московской обл. и 153 описаний применительно к Тульской, и полученные таким путём цифры сравнены с фактическими. Для логистических моделей были также рассчитаны их пределы и сравнены с известными на сегодняшний день числами видов «водных ядер» флор Московской и Тульской областей. Результаты приведены в табл. 1 (401 описание; 53 вида в описаниях, в том числе 2 адвентивных натурализовавшихся и 2 адвентивных не натурализовавшихся; коэффициенты подобраны для чисел описаний от 1 до 200; среднее число видов в 200 описаниях — 47,57; стандартная ошибка — 0,12165; среднеквадратичное отклонение — 1,72; всего в области достоверно отмечено 64 вида водных и земноводных сосудистых растений, в том числе 6 адвентивных не натурализовавшихся) и табл. 2 (153 описания; 35 видов в описаниях, в том числе 1 адвентивный натурализовавшийся и 1 адвентивный не натурализовавшийся; коэффициенты подобраны для чисел описаний от 1 до 100; среднее число видов в 100 описаниях — 33,48; стандартная ошибка — 0,07433; среднеквадратичное отклонение — 1,05; всего для региона указывалось 48 видов водных и земноводных сосудистых растений, в том числе 1 не натурализовавшийся).

Таблица 1. Данные по «водному ядру» флоры Московской области

Модель	Коэффициенты	Точность описания	Расчётное число видов по 200 описаниям	Фактическое число видов по 200 описаниям	Расчётное число видов по 401 описанию	Фактическое число видов по 401 описанию	Предел функции
Степенная	$b = 15,82167$; $z = 0,21068$	98%	48,30	47,57	55,94	53	нет
Логарифмическая	$c = 7,7208$; $z = 7,476726$	99,9%	47,33	47,57	52,54	53	нет
Логистическая	$b = 12,81621$; $c = 0,19367$; $z = 0,48043$	99,8%	47,10	47,57	51,30	53	66,2
MDM-Model	$z = -57,5702$; $b = 1,8741$; $c = 131,9015$; $d = 0,1592$	99,9%	47,33	47,57	52,48	53	нет
Weibull Model	$z = 75,7$; $b = 112,565$; $c = 0,519$; $d = 0,184$	99,9%	47,26	47,57	52,13	53	75,7

Таблица 2. Данные по «водному ядру» флоры Тульской области

Модель	Уравнение	Точность описания	Расчётное число видов по 100 описаниям	Фактическое число видов по 100 описаниям	Расчётное число видов по 153 описаниям	Фактическое число видов по 153 описаниям	Предел функции
Степенная	$b = 13,39749$; $z = 0,20738$	94,8%	34,82	33,48	38,03	35	нет
Логарифмическая	$c = 8,815$; $z = 5,5323$	98,8%	34,29	33,48	36,64	35	нет
Логистическая	$b = 9,71119$; $c = 0,250468$; $z = 0,700287$	99,9%	33,46	33,48	34,69	35	38,8
MDM-Model	$z = 2,297$; $b = 3,304$; $c = 39,542$; $d = 0,6445$	99,9%	34,13	33,48	35,28	35	нет
Weibull Model	$z = 36,3$; $b = 46,886$; $c = 0,4819$; $d = 0,3825$	99,9%	33,41	33,48	34,52	35	36,3

Из анализа двух этих таблиц мы можем сделать три основных вывода:

1. Лучше всего прогнозные функции выполняют логарифмическая модель Г. Глизна и MDM-Model (напомним, что эти функции не имеют предела). При дополнительных прогнозных расчётах по этим моделям, экстраполированных на 4000 описаний для Московской обл. и 2000 — для Тульской, для Московской обл. мы получили примерно одинаковые результаты (различия в пределах 1 вида), а для Тульской более реалистично выглядел результат, рассчитанный по модели Г. Глизна.

2. Степенная модель О. Аррениуса с увеличением числа описаний даёт завышенные оценки.

3. Логистическая модель Е. Арчибальда и сигмоидальная Weibull Model, хорошо описывая начальные части кривых, на уровне прогноза занижают результаты, причём рассчитанный по ним предел числа видов «водного ядра» флоры Тульской обл. превышен даже для видов природной флоры.

О чём, на наш взгляд, свидетельствуют эти выводы? Вероятно, то что процесс выявления флоры лучше всего описывается не имеющей предела логарифмической кривой связано с тем, что сам процесс изучения флоры также требует времени (обычно нескольких полевых сезонов). При этом традиционно принято составлять флористические списки, прибавляя вновь выявленные виды к уже встреченным ранее и не исключая виды, которые не удалось обнаружить повторно в тех же самых местонахождениях. Некоторые же виды могут ряд лет существовать в фитоценозах в «ненаблюдаемом» состоянии (например, в виде банка семян в почве или грунте), некоторые редкие виды, произрастающие близ границы своих ареалов, могут встречаться здесь периодически и т. п. Кроме того, используя гербарные или литературные данные, мы продолжаем числить вид во флоре региона, если здесь имеются подходящие для него экотопы, хотя в ранее известных местообитаниях этот вид уже давно не регистрируется. Например, в сосудистой водной флоре Тульской обл. сегодня насчитывается 13 таких видов, причём 6 из них, вероятно, исчезли довольно давно.

Кроме того, логарифмическая кривая в своей правой части сильно выполаживается, и мы можем предположить, что в дальнейшем добавление новых видов во флору будет уже связано с перемещением границ ландшафтных зон в связи с флуктуациями климата, с процессами видообразования и, наконец, флорогенеза. То есть, иными словами, флоры равнинных территорий являются полуоткрытыми системами, в которых число видов в каждый конкретный момент конечно (и, вероятно, может быть оценено по модели Е. Ар-

чибальда или по Weibull Model), но процесс выявления флоры в силу его вышеприведённых особенностей лучше всего описывается логарифмической моделью Г. Глизена.

Рекогносцировочные исследования (200 описаний водной флоры Московской обл.) позволили выявить 70% от известного ко времени окончания работ «водного ядра» её флоры, а полные — более 80%. Однако поскольку и ко времени окончания работ даже при наличии обширной литературы и крупных гербарных коллекций процесс выявления флоры не может считаться законченным, мы оцениваем выявление видового состава флоры на рекогносцировочном этапе (выявлены все виды с встречаемостью «изредка» и выше) примерно в 60%, а при завершении полевых работ — примерно в 80%. Привлечение дополнительных литературных и гербарных данных может в хорошо изученных районах повысить этот показатель до 90—95% (Бакин, Ситников, 2005), но полное выявление флоры (даже при условии, что мы ведём речь о природной флоре в пределах фиксированных таксономических подходов, основанных на линнеонах) оказывается невозможным. К аналогичным выводам мы пришли при анализе наших работ по изучению флор национальных парков «Орловское Полесье» и «Смоленское Поозерье» (Щербаков и др., 2002), локальных, или конкретных, флор в понимании школы А. И. Толмачёва (1974).

В этом смысле весьма сомнительным представляется высказывание Л. И. Малышева (1976а) о том, что на плато Путорана «обычно требовалось около 20 дней, чтобы выявить видовой состав растений в предельных случаях с полнотой ориентировочно до 95—97%» (с. 7). Едва ли за 20 дней можно досконально изучить более 3,2 км² территории (работа 2 маршрутными группами, без выходных, полоса учёта — 10 м, длина дневного маршрута — 8 км). На площади же такого размера, согласно вышеприведённому уравнению О. Аррениуса, используемому автором (Малышев, 1976б), будет обитать: $(3,2^{0,1056} : 100^{0,1056}) \times 100\% \approx 70\%$. Конечно, этот процент реально будет несколько выше за счёт того, что маршруты по этой территории будут прокладываться не случайно, а по наиболее богатым с флористической точки зрения участкам и местообитаниям. Но ведь, с другой стороны, и в пределах этой полосы учёта невозможно обеспечить 100-процентное выявление растений, да и часть видов, наиболее заметных в сезоны вне периода наблюдений или же имеющих сильные колебания численности в зависимости от погодных условий конкретного года, также ускользнёт от взгляда флориста. По нашей оценке, при изучении «водного ядра» региональной флоры 40 исследовательских маршрутов, равномерно заложенных по территории региона, захватывающие основные типы водоёмов и выполненные квалифицированными флористами, позволяют выявить её флористический состав примерно на 60—65%.

Как такая неполнота изучения флоры может отразиться на её сравнительном анализе? Для этого мы разделили полную выборку наших описаний по флоре водоёмов Московской области на две, одну из которых составили чётные описания, а другую — нечётные. При этом каждая из новых выборок также равномерно охватывала территорию региона, соответствовала среднему числу видов, выявляемых при такой точности работ (табл. 1), а число описаний соответствовало обычно практикуемой детальности таких исследований. Затем эти две выборки мы сравнили друг с другом, используя коэффициент сходства Жаккара в традиционном и модифицированном (Малышев, 1976б) виде и коэффициент сходства Чекановского, то есть применили метод, до сих пор весьма популярный (напр., Поспелова, 2002; Румянцева, 2002; и др.) в сравнительной флористике. Результаты приведены в табл. 3.

Анализируя эту таблицу, можно сделать вывод, что при обычно используемых методиках полевых исследований подобные величины коэффициентов могут относиться и к идентичным флорам и быть обусловлены не реальными различиями состава этих флор, а случайными различиями между выборками из них. Ситуация ещё больше усложняется, когда сравниваются флоры, составленные разными исследователями, придерживающимися разных трактовок объёма вида (актуально в родах *Trapa*, *Potamogeton* и некоторых других), включения во флору недолгоживущих в природе адвентивных видов (*Eichhornia*, *Pistia* и др.), а также стерильных гибридов.

Таблица 3. Сравнение двух выборок флоры «водного ядра» Московской области

Показатель	Величина
Число видов флоры «водного ядра» региона (400 описаний) (d)	53
Число видов флоры «водного ядра» региона (200 нечётных описаний) (a)	47
Число видов флоры «водного ядра» региона (200 чётных описаний) (b)	46
Число видов только в нечётных описаниях	7
Число видов только в чётных описаниях	6
Число общих видов (c)	40
Коэффициент сходства по Жаккару: $K = c: (a + b - c)$	0,75
Коэффициент сходства по Чекановскому: $K = 2c: (a + b)$	0,86
Коэффициент сходства по Жаккару в модификации Малышева: $K = 2 \times (a + b) / d - 3$	0,51

Не обсуждая вопроса о применимости этого метода в геоботанике, вероятно, следует отметить, что использование данных коэффициентов сходства для сравнения смежных локальных или региональных частных флор нецелесообразно. Будет правильнее вести прямое сравнение таких флор не по их сходству, а по их различиям, анализируя причины присутствия того или иного вида в одной из сравниваемых флор и его отсутствия в другой и определяя, связаны ли эти различия с неизбежными различиями выборок либо же с реальными различиями в составе этих флор.

Неполнота флористических данных, необходимых для анализа, на практике обычно нивелируется обращением к производным параметрам, то есть анализом не видов, а их спектров (систематического, географического, эколого-биоморфологического и др.). Есть основания предполагать, что те виды, которые пока неизвестны во флоре, по крайней мере в систематическом плане будут раскладываться по семействам и родам примерно так же, как и виды уже обнаруженные, и едва ли существенно изменят расположение семейств и родов в головных частях спектров. А головные части спектров могут количественно сравниваться между собой с помощью коэффициента ранговой корреляции Кендалла, или тау-коэффициента (Kendall, 1948 и др.; Малышев, 1972, 1976б и др.; Ребристая, Шмидт, 1972; Шмидт, 1980, 1984).

К сожалению, этот метод также имеет ряд ограничений, и при его слепом копировании тоже может стать источником серьёзных неточностей и ошибок. Во-первых, он зависит от понимания объёма вида. Так, если во флоре Московской и Рязанской областей или Мещеры *Trapa natans* принимать в качестве линнеона, семейство *Trapaceae* окажется в конце систематических спектров этих регионов среди одновидовых таксонов, а если использовать трактовки видов В. Н. Васильева или Н. Н. Цвелёва, то применительно к «водному ядру» региональных флор — на вторых местах с 7 видами в Московской и Рязанской областях (Ворошилов и др., 1966; Казакова, 2004), а в Мещере с 16 видами (Определитель..., 1987) и вовсе попадёт на первое место.

В частных флорах (водной, кальцефильной, псаммофильной и др.) спектр ведущих семейств будет зависеть от числа включаемых в них видов пограничных местообитаний (табл. 4). Причём, как мы уже неоднократно отмечали (Щербаков, 1991, 2003а; Щербаков, Тихомиров, 1994), изменения этих и им подобных систематических параметров накладываются на изменения аналогичных параметров в зависимости от географического положения флоры.

Наконец, заметное влияние на вид головных частей систематических спектров оказывает уровень изучения адвентивной флоры. В табл. 5 приведены 10 ведущих по видовому богатству семейств из высококачественных во флористическом отношении работ «Местная флора Удмуртии» (Баранова, 2002), «Флора Рязанской области» (Казакова, 2004) и «Флора Липецкой области» (Александрова и др., 1996).

Таблица 4. Систематические спектры сосудистой водной флоры Московской области в зависимости от числа включаемых в неё прибрежно-водных видов

Место	64 вида (прибрежно-водных нет)	195 видов (прибрежно-водных 131)	276 видов (прибрежно-водных 212)
1	<i>Potamogetonaceae</i> — 16	<i>Cyperaceae</i> — 24	<i>Cyperaceae</i> — 37
2	<i>Hydrocharitaceae</i> — 6	<i>Gramineae</i> — 20	<i>Gramineae</i> — 30
3	<i>Lemnaceae</i> — 5	<i>Potamogetonaceae</i> — 16	<i>Compositae</i> — 16
4	<i>Lentibulariaceae</i> — 4	<i>Ranunculaceae</i> — 10	<i>Potamogetonaceae</i> — 16
5	<i>Ranunculaceae</i> — 4	<i>Polygonaceae</i> — 9	<i>Polygonaceae</i> — 11
6	<i>Callitrichaceae</i> — 3	<i>Juncaceae</i> — 8	<i>Ranunculaceae</i> — 11
7	<i>Elatinaceae</i> — 3	<i>Compositae</i> — 7	<i>Juncaceae</i> — 10
8	<i>Nymphaeaceae</i> — 3	<i>Hydrocharitaceae</i> — 6	<i>Scrophulariaceae</i> — 10
9	<i>Sparganiaceae</i> — 3	<i>Labiatae</i> — 6	<i>Cruciferae</i> — 9
10	<i>Ceratophyllaceae</i> — 2	<i>Scrophulariaceae</i> — 6	<i>Salicaceae</i> — 8
11	<i>Haloragaceae</i> — 2	<i>Sparganiaceae</i> — 6	<i>Umbelliferae</i> — 8
12	<i>Isoëtaceae</i> — 2		

Таблица 5. Спектры ведущих семейств флор трёх регионов Европейской России

Место	Спектры ведущих семейств флоры		
	Удмуртия	Рязанское обл. (адвентивных видов)	Липецкая обл.
1	<i>Compositae</i> — 118	<i>Compositae</i> — 167 (58)	<i>Compositae</i> — 200
2	<i>Gramineae</i> — 96	<i>Gramineae</i> — 118 (34)	<i>Gramineae</i> — 134
3	<i>Cyperaceae</i> — 78	<i>Rosaceae</i> — 81 (14)	<i>Rosaceae</i> — 86
4	<i>Rosaceae</i> — 65	<i>Cyperaceae</i> — 71 (0)	<i>Cruciferae</i> — 80
5	<i>Caryophyllaceae</i> — 55	<i>Cruciferae</i> — 62 (37)	<i>Cyperaceae</i> — 78
6	<i>Cruciferae</i> — 43	<i>Leguminosae</i> — 61 (16)	<i>Leguminosae</i> — 63
7	<i>Scrophulariaceae</i> — 42	<i>Caryophyllaceae</i> — 55 (12)	<i>Caryophyllaceae</i> — 61
8	<i>Leguminosae</i> — 41	<i>Scrophulariaceae</i> — 48 (6)	<i>Labiatae</i> — 52
9	<i>Ranunculaceae</i> — 41	<i>Labiatae</i> — 47 (19)	<i>Scrophulariaceae</i> — 52
10	<i>Labiatae</i> — 38	<i>Umbelliferae</i> — 39 (9)	<i>Umbelliferae</i> — 42

Таблица 6. Спектры ведущих семейств природных флор трёх регионов Европейской России

Место	Спектры ведущих семейств флоры		
	Удмуртия	Рязанское обл.	Липецкая обл.
1	<i>Compositae</i> — 118	<i>Compositae</i> — 109	<i>Compositae</i> — 153
2	<i>Gramineae</i> — 96	<i>Gramineae</i> — 84	<i>Gramineae</i> — 94
3	<i>Cyperaceae</i> — 78	<i>Cyperaceae</i> — 71	<i>Rosaceae</i> — 72
4	<i>Rosaceae</i> — 65	<i>Rosaceae</i> — 67	<i>Cyperaceae</i> — 71
5	<i>Caryophyllaceae</i> — 55	<i>Leguminosae</i> — 45	<i>Leguminosae</i> — 52
6	<i>Cruciferae</i> — 43	<i>Caryophyllaceae</i> — 43	<i>Caryophyllaceae</i> — 51
7	<i>Scrophulariaceae</i> — 42	<i>Scrophulariaceae</i> — 42	<i>Cruciferae</i> — 46
8	<i>Leguminosae</i> — 41	<i>Ranunculaceae</i> — 33	<i>Scrophulariaceae</i> — 46
9	<i>Ranunculaceae</i> — 41	<i>Umbelliferae</i> — 30	<i>Labiatae</i> — 42
10	<i>Labiatae</i> — 38	<i>Labiatae</i> — 28	<i>Umbelliferae</i> — 35

Однако следует обратить внимание, что из названия удмуртской работы следует, что эта флора является природной, тогда как рязанская и липецкая — полными. При этом подача материала в рязанской флоре допускает его переформатирование применительно к природной флоре без обращения к флористическому списку, а в липецкой флоре — нет. Спектры ведущих семейств природной флоры этих регионов приведены в табл. 6.

Теперь попытаемся рассчитать тау-коэффициенты по таблицам 5 и 6, а также с пересчётом рязанской флоры на природную и без такого пересчёта флоры липецкой (табл. 7).

Таблица 7. Тау-коэффициенты для сравнения систематических спектров флор Удмуртии, Рязанской и Липецкой областей

Регион	Тау-коэффициенты								
	Таблица 5			Таблица 5 с поправкой по Рязанской области			Таблица 6		
	Удм.	Ряз.	Лип.	Удм.	Ряз.	Лип.	Удм.	Ряз.	Лип.
Удм.	—	0,74	0,70	—	0,76	0,70	—	0,76	0,82
Ряз.	0,74	—	0,97	0,76	—	0,63	0,76	—	0,83
Лип.	0,70	0,97	—	0,70	0,63	—	0,82	0,83	—

Примечание: К сожалению, в настоящее время в большинстве флористических работ приводятся только спектры ведущих семейств флоры, тогда как сами флористические списки отсутствуют, так что какие-либо пересчёты, типа сделанных выше, невозможны.

Как видно из табл. 7, результаты сравнения очень сильно зависят от применяемой методики отбора видов, а сделанные расчёты в пределах табл. 4 между 1-м и 2-м и 3-м столбцами показывают, что тау-коэффициенты имеют тут отрицательные значения. Таким образом, можно утверждать:

1) публикации любых спектров (систематических, географических, эколого-биоморфологических и др.) в отсутствие доступных флористических списков (в печатной или электронной формах), послуживших основой для составления этих спектров, бессмысленны, а с научной точки зрения они являются «информационным шумом», от которого больше вреда, чем пользы;

2) вид в качестве счётной единицы сравнительной флористики, по-видимому, исчерпал свои возможности, поскольку основные закономерности на общепланетарном и макрорегиональном уровнях к настоящему времени, вероятно, уже установлены, а на региональном и локальном уровнях выявляемые различия по своей размерности сопоставимы с различиями, объективно обусловленными неполнотой выявления флористического состава этих территорий.

Выход из последнего положения видится в использовании в качестве счётных единиц таких более точно характеризующих поведение видов на изучаемой территории показателей, как встречаемость (применительно к региональной флоре она будет произведением встречаемости вида в пределах экотопа на встречаемость экотопа в пределах региона) или активность (применительно к локальной флоре она будет квадратным корнем из произведения встречаемости вида на его обилие) с последующей балльной оценкой данного показателя (Малышев, 1976а; Решетникова, 2003; и др.). Так, проведённая нами оценка встречаемости видов «водного ядра» флоры 5 регионов Средней России (табл. 8) показала, что средняя встречаемость слагающих его видов примерно равна 3. Следовательно, находка нового вида (а его встречаемость на первых порах едва ли будет отличаться от 1) повлияет на изменение оценки вклада той или иной группы (систематической, географической и др.) в сложение флоры почти втрое меньше, если при расчётах в качестве счётных единиц мы будем оперировать не видами, а их встречаемостями.

В качестве примера возможного подхода к анализу водной флоры приведём краткий такой анализ (только по её «водному ядру») для 5 областей центра Средней России (табл. 8).

Прежде чем приступить к анализу сделаем некоторые замечания:

— мы не учитывали в таблице виды, видовая самостоятельность или сведения о находках которых вызывали у нас слишком большие сомнения (*Nymphaea alba* s.str., *Ceratophyllum platyacanthum*, *Ranunculus divaricatus*, *Elatine callitrichoides*);

— в разных регионах один и тот же вид мог быть аборигенным или же адвентивным (*Wolffia arrhiza* — аборигенная в Липецкой обл. и адвентивная в Московской; *Trapa natans* — интродуцированный в Орловской обл. и на севере Московской обл. и природный в остальных местах);

Таблица 8. Особенности распространения видов «водного ядра» с различными типами ареалов по территории 5 областей Средней России (начало)

Тип ареала и показатель	Московская обл.					Тульская обл.			
	Вся	Сев.	Зап.	Вост.	Южный	Вся	Сев.	Центр.	Юго-Вост.
Плюризональные, число видов	26	23	26	25	24	23/2	22/1	23	20
Плюризональные, сумма встречаемостей	97	92	98	91	93	85	82	85	72
Азональные, % во флоре	43	55	48	46	54	57	74	60	81
Азональные, % сумм встречаемостей	59	67	62	60	63	72	81	74	85
Северные, число видов	20	15	18	18	13	10/2	5/2	8	3
Северные, сумма встречаемостей	46	41	47	41	32	20	10	14	7
Северные, % во флоре	32	34	32	32	28	24	16	20	12
Северные, % сумм встречаемостей	27	28	28	25	22	16	9	12	8
Южные, число видов	10	5	8	8	6	7/2	3/1	7/2	2
Южные, сумма встречаемостей	16	7	13	15	15	13	10	15	6
Южные, % во флоре	16	16	14	14	13	17	10	18	8
Южные, % сумм встречаемостей	9	5	8	9	10	10	9	13	7
Адвентивные, число видов	7/1	1/1	4/1	6	3	2	1	2	1
Адвентивные, сумма встречаемостей	9	5	9	14	7	6	5	7	3
Всего видов	63/1	44/1	56/1	57	46	42/6	31/4	40/2	26
Общая сумма встречаемостей	173	145	167	161	147	124	107	121	88

Примечание. «—» — данные отсутствуют или расчёт показателя пока нецелесообразен; под дробью написано число видов, на сегодняшний день достоверно выпавших из состава флоры территории.

— встречаемости каждого вида в регионе (или его части) нами давалась балльная оценка по следующей шкале: 1 балл — встречаемость «единично» или «очень редко», 2 балла — «редко», 3 балла — «изредка», 4 балла — «нечасто» или «нередко», 5 баллов — «часто», «очень часто» или «обыкновенно» (о формальных критериях встречаемости: см. Щербаков, 1990, 1999, 2003а);

— в присвоении баллов частот встречаемости для разных видов и регионов возможны расхождения субъективного характера: флоры водоёмов Московской, Тульской и большей части Рязанской областей обследовались нами самостоятельно и достаточно подробно (Щербаков, 1990, 1999 с позднейшими дополнениями), данные по Орловской, Липецкой и частично по Рязанской областям были взяты из опубликованных работ (Александрова и др., 1996; Еленевский, Радыгина, 1997; Казакова, 2004);

— ареалам видов присвоены названия, исходя из критериев, изложенных в моих более ранних работах (Щербаков, 1999, 2003а).

Таблица 8 (окончание)

Тип ареала и показатель	Рязанская обл.				Липецкая обл.			Орловская обл.			Все области
	Вся	Мещера	Зап. часть	Вост. часть	Вся	Басс. Дона	Басс. Воронежа	Вся	Зап. часть	Вост. часть	
Плюризональные, число видов	26	26	23	25	25	21	25	24	24	19	26
Плюризональные, сумма встречаемостей	99	100	84	97	—	79	95	—	86	76	—
Азональные, % во флоре	47	50	60	57	51	79	51	60	60	91	40
Азональные, % сумм встречаемостей	60	61	74	67	—	87	63	—	76	95	—
Северные, число видов	18	18	7	10	11	2	11	10	10	1	21
Северные, сумма встречаемостей	40	41	14	24	—	5	22	—	16	3	—
Северные, % во флоре	31	33	18	22	22	7	22	24	24	4	31
Северные, % сумм встречаемостей	23	24	12	16	—	5	17	—	14	4	—
Южные, число видов	12	9	8	10	12/1	4	12/1	6/1	6	1	14
Южные, сумма встречаемостей	29	26	15	27	—	8	30	—	10	1	—
Южные, % во флоре	21	17	20	21	24	14	24	14	14	4	21
Южные, % сумм встречаемостей	17	15	13	18	—	8	20	—	9	1	—
Адвентивные, число видов	2	1	2	1	3	1	3	2	2	1	7/1
Адвентивные, сумма встречаемостей	6	5	7	5	—	5	7	—	4	2	—
Всего видов	58	54	40	46	51/1	28	51/1	42/1	42	22	68/1
Общая сумма встречаемостей	174	172	120	153	—	97	154	—	116	82	—

Примечание. пояснения см. выше.

Перейдём к анализу этой таблицы. Прежде всего обращает на себя внимание снижение числа видов при движении с севера на юг: Московская обл. — 63 (без учёта не натурализовавшихся видов — 56), Рязанская — 58 (57) видов, Липецкая — 51 (50 без *Valisneria spiralis*), Тульская — 42 (41) и Орловская — 42.

Те же закономерности показывают и суммы встречаемостей видов. По этому параметру при сравнении сопоставимых по площади территорий мы видим следующую картину: Западный район Московской обл. имеет сумму встречаемостей видов «водного ядра» флоры, равную 167, Восточный район Московской обл. — 161, Рязанская Мещера — 172, бассейн р. Воронеж в Липецкой обл. — 154, восточная часть Рязанской обл. — 153; Южный район Московской обл. — 147, Центральный район Тульской обл. — 121, западная часть Рязанской обл. — 120; Северный район Тульской обл. — 107, западная часть Орловской обл. — 116, Юго-Восточный район Тульской обл. — 88 и восточная часть Орловской обл. — 82.

Из приведённых цифр можно сделать такие выводы:

а) в целом видовое богатство и суммы встречаемостей видов «водного ядра» в пределах Средней России закономерно уменьшаются при движении с севера на юг;

б) в этой закономерности имеются исключения (водная флора Липецкой обл. оказывается богаче, чем Тульской; водная флора западной части Орловской обл. богаче, чем Юго-Восточного района Тульской обл.; водная флора Северного района Тульской обл.

оказывается беднее, чем Центрального), что связано с действием в первую очередь особенностей орографии территории;

в) некоторые из указанных территорий даже по этим двум показателям можно объединить в группы (Восточный район Московской обл. с Рязанской Мещерой, Центральный район Тульской обл. с западной частью Орловской и западной частью Рязанской обл., Юго-Восточный район Тульской обл. с восточной частью Орловской и бассейном р. Дон в Липецкой обл.).

Попробуем дополнительно проверить верность выделения указанных групп территорий и объяснить причины наблюдающихся явлений. С этой целью разделим виды «водного ядра» на имеющие ареалы с выраженным зональным тяготением (северным либо южным) и на не имеющие такового, для краткости назвав их «азональными» (из адвентивных в эту группу включим только натурализовавшуюся *Elodea canadensis*), и проведем некоторые сравнения раздельно внутри этих групп.

При анализе встречаемости «азональных» видов видны следующие закономерности:

— число видов изменяется незначительно со слабой тенденцией к снижению этого показателя при движении с севера на юг (последнее особенно заметно, если мы будем оперировать не числом видов, а суммами их встречаемостей);

— доля «азональных» видов во флоре водоёмов и доли сумм их встречаемостей в отдельных частях регионов всегда выше, чем в регионах в целом;

— имеются явно выраженные тенденции к увеличению доли азональных видов (и особенно доли сумм их встречаемостей) при движении с севера на юг (с поправками на возможные различия в оценках встречаемостей видов, даваемые разными авторами).

С чем же связаны эти особенности? Рассмотрим конкретные виды этой группы. Во всех областях, их частях и районах встречаются 20 видов: *Potamogeton berchtoldii*, *P. crispus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Spirodela polyrhiza*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Polygonum amphibium*, *Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus trichophyllus*, *Callitriche cophocarpa*, *C. palustris*, *Myriophyllum spicatum*, *Limosella aquatica*, *Utricularia vulgaris*.

Обращает на себя внимание широкая экологическая амплитуда этих видов. Из шести групп водоёмов (реки и ручьи; материковые озёра; пруды и водохранилища; старицы и иные стоячие пойменные водоёмы; эфемерные водоёмы; обводнённые болота) в среднем 1 вид из этой группы относительно регулярно может быть встречен на рассмотренной территории в трёх типах водоёмов.

Характерно, что значительная часть видов из этой группы (16 видов) регулярно встречаются в реках или в эфемерных водоёмах, то есть в экотопах, относительно равномерно распространённых по территории всех областей. Следует также отметить, что разброс значений частот встречаемости этих видов по пяти областям значительно меньше, чем у более характерных для стоячих и слабопроточных водоёмов водокраса, ряски трёхдольной, горца земноводного и пузырчатки обыкновенной.

Что же представляют собой остальные 7 видов? С одной стороны, это виды стоячих и слабопроточных водоёмов, встречающиеся преимущественно в старицах и не отмеченные в отдельных районах (бассейне верхнего Дона в целом или его отдельных частях; Северном районе Тульской обл.): *Stratiotes aloides*, *Nymphaea candida*, *Myriophyllum verticillatum*. С другой стороны, это виды сложные в систематическом и диагностическом отношении, которые, вероятно, на самом деле распространены шире, но нередко просматриваются: *Potamogeton pusillus*, *Utricularia australis*. Всюду редок также тяготеющий к эфемерным водоёмам *Elatine alsinastrum*, к тому же он просматривается из-за своих небольших размеров. *Potamogeton gramineus*, всюду редок в Средней России (отсутствует в Тульской обл.). Вероятно, под этим названием объединены 2 (а возможно, и больше) вида, из которых один — северного, а другой — южного тяготения. Именно эти семь видов обеспечивают наблюдаемые в рассматриваемых областях особенности распределения азональных видов.

Все многолетники, входящие в эту группу, — высоко вегетативно подвижные растения, перемещающиеся по водоёму или захватывающие новые участки свободным перемещением особей по водоёму (неукореняющиеся виды), а также с помощью корневищ, столонов, ползучей формы роста. Широко распространено у видов этой группы и турионообразование. А вот полностью погруженные укореняющиеся виды в этой группе отсутствуют.

Наиболее же заметны различия между флорами водоёмов рассматриваемых областей при сравнении участия в их сложении видов, имеющих зональное тяготение.

Начнём с видов северного тяготения. Во флоре всех областей их насчитывается 21, причём по отдельным районам это число снижается с 18—20 видов (Смоленско-Московская возвышенность, Мещера) до 1—4 (Среднерусская возвышенность в бассейне Дона, кроме самых верховьев этой реки). При этом следует отметить, что встречающийся во всех районах *Ranunculus circinatus* является преимущественно речным видом. Широта экологической амплитуды в этой группе заметно меньше, чем в «азональной»: 1 вид в среднем встречается в водоёмах двух типов.

Известны из всех областей, но отсутствуют в отдельных флористических районах 6 видов: *Sparganium minimum*, *Potamogeton compressus*, *P. friesii*, *P. obtusifolius*, *Elatine hydropiper* и *Hottonia palustris*. Эти виды могут быть разбиты на три группы: ежеголовник, рдест Фриза и турча характерны как для стоячих, так и для проточных водоёмов; рдесты сплюснутый и туполистный — виды материковых озёр, выработанных карьеров, а также пойменных озёр (чаще — *P. compressus*), то есть преимущественно стоячих и слабопроточных водоёмов, причём рдест туполистный весьма характерен для дистрофных водоёмов; повойничек перечный — полностью погруженный однолетник, требовательный к чистоте воды, а потому предпочитающий материковые озёра и пруды с чистой водой и относительно стабильным её уровнем. Общим для этих видов является и то, что за последние 75—150 лет число и площади подходящих для них экотопов в рассматриваемых областях заметно сократились.

6 видов отсутствуют в 1—2 областях: 3 — в одной (*Potamogeton alpinus* — в Липецкой, *Utricularia intermedia* — в Тульской и *U. minor* — в Орловской) и 3 — в двух (*Potamogeton praelongus* и *Callitriche hermaphroditica* в Орловской и Тульской, а *Ranunculus kauffmannii* — в Липецкой и Рязанской). Из списка видно, что большинство указанных видов по предпочитаемым ими экотопам примыкают к предыдущей группе. Так, *Potamogeton alpinus* и *Ranunculus kauffmannii* — в значительной степени виды рек и связанных с ними водоёмов; *Callitriche hermaphroditica* имеет практически ту же жизненную форму и обитает в тех же экотопах, что и *Elatine hydropiper*, а в более северных областях они нередко произрастают совместно; *Utricularia intermedia* и *U. minor* — виды мочажин обводнённых болот, а типично озёрный вид *Potamogeton praelongus* нередко проникает из озёр в близлежащие пруды и реки. Мы не исключаем, что некоторые из перечисленных видов (*Potamogeton praelongus*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*) в настоящее время действительно отсутствуют на территории некоторых из указанных областей.

Наконец, 8 видов встречаются в 1—2 областях: *Isoetes setacea*, *I. lacustris*, *Sparganium angustifolium*, *S. gramineum* и *Elatine triandra* — в Московской и Рязанской; *Potamogeton rutilus* и *Nuphar pumila* — только в Московской, а *Najas tenuissima* — только в Рязанской. Большинство видов этой группы преимущественно или исключительно озёрные, встречающиеся, как правило, и здесь, и на значительной части остального ареала, в олиго- или мезотрофных озёрах со стабильным уровнем воды, характерных для умеренных и холодных гумидных областей Северного полушария. В эту же группу входят и водные растения обводнённых болот. Иными словами, здесь собираются виды с ярко выраженными «зональными» предпочтениями. Кроме того, именно здесь собраны вегетативно малоподвижные многолетники и укореняющиеся полностью погруженные водные растения.

Из табл. 8 видно постепенное снижение доли видов с ареалами северного тяготения от севера Московской обл. (34% видов, 28% суммарной встречаемости) к востоку Орлов-

ской (4% видов, 4% суммарной встречаемости) и западу Липецкой (7% видов, 5% суммарной встречаемости).

Виды с ареалами южного тяготения (14 видов) на территории рассматриваемых областей более редки, чем северного (см. табл. 8), а на 1 вид в среднем приходится 1,7 типа водоёмов. Именно по этой причине при переходе от территорий с условиями избыточного увлажнения к территориям с увлажнением недостаточным происходит уменьшение видового богатства «водного ядра» флор водоёмов (Щербаков, 1991).

Из всех областей сегодня известны *Potamogeton acutifolius*, *P. trichoides*, *Zannichellia palustris* и *Lemna gibba*; в Орловской пока не обнаружены *Alisma gramineum* и *Ranunculus polyphyllus*; из флоры Тульской обл., видимо, исчезли *Najas minor* и *Trapa natans*; в Липецкой и Орловской обл. пока не собиралась *Salvinia natans*, а в Тульской и Московской — *Potamogeton nodosus*. С другой стороны, *Najas major* известна из Рязанской и Липецкой областей, *Ceratophyllum submersum* — из Московской и Рязанской, а *Potamogeton sarmaticus* и *Wolffia arrhiza* в природной флоре — только из Липецкой. Тем не менее в «водных ядрах» флор доля видов с ареалами южного тяготения при движении с севера на юг постоянно нарастает: Московская обл. — 16%, Рязанская обл. — 21%, Тульская обл. — 17%, бассейн Воронежа в Липецкой обл. — 24%. Меньшая величина этого показателя в Орловской обл. по сравнению с Тульской, вероятно, связана только с меньшей её изученностью: по нашему мнению, в будущем, несомненно, здесь будут найдены *Alisma gramineum*, *Ceratophyllum submersum* и *Ranunculus polyphyllus*.

Если же мы станем учитывать не виды, а суммы их встречаемостей, то картина будет ещё более наглядной: Сев. район Московской обл. — 5%, Зап. район Московской обл. — 8%, Московская Мещера — 9%, Юж. район Московской обл. — 10%, Центр Тульской обл. и граничащая с ним зап. часть Рязанской обл. — по 13%, Рязанская Мещера — 15%, вост. часть Рязанской обл. — 18%, бассейн Воронежа в Липецкой обл. — 20%.

Следует отметить, что подавляющее большинство из перечисленных видов (кроме *Wolffia*) либо однолетники, численность которых может сильно колебаться от года к году, либо виды довольно трудно диагностируемые в поле (*Potamogeton acutifolius*, *Ceratophyllum submersum* и др.). Поэтому общая встречаемость видов южного тяготения занижается исследователями чаще, чем видов «азональных» или северных.

Виды южного тяготения, хотя и в меньшей степени, чем северного, также оказывают предпочтение тем или иным типам водоёмов. Прежде всего это относится к водоёмам с понижающимся в течение лета уровнем воды (в Средней России это водохранилища питьевого и гидроэнергетического назначения, пруды, предназначенные для водопоя скота и полива, эфемерные водоёмы, а также мелководные старицы). В подобных водоёмах средней полосы моделируются гидрологические условия, характерные для озёр аридных областей, для которых данные виды наиболее характерны. Исключениями здесь являются преимущественно речные *Potamogeton nodosus* и *P. sarmaticus*, а также весьма обычная на течении крупных рек *Najas major*.

Старицы предпочитают *Salvinia natans*, *Potamogeton acutifolius*, *P. trichoides*, *Najas minor*, *Wolffia arrhiza*, *Trapa natans*, нередко здесь и *Najas major*; пруды и водохранилища — *Zannichellia palustris*, *Alisma gramineum*, *Ceratophyllum submersum*; эфемерные водоёмы — *Ranunculus polyphyllus*, но эти предпочтения, будучи выраженными у разных видов в разной степени, ни у одного из них не носят исключительного характера. Нам не удалось обнаружить определённой экотопической приуроченности у *Lemna gibba*.

Наблюдения последних лет показывают тенденцию расширения присутствия видов с ареалами южного тяготения по Средней России. Так ведут себя *Potamogeton acutifolius*, *P. trichoides*, *Zannichellia palustris*, *Alisma gramineum*, *Lemna gibba* и *Ceratophyllum submersum*. В термальные водоёмы Московской обл. в последние годы проникли или были занесены *Elodea densa*, *Pistia stratiotes*, *Wolffia arrhiza*, *Eichhornia crassipes* (Щербаков, 2003б).

Поскольку многие виды с ареалами южного тяготения в Средней России предпочитают старицы и затоны, их крайне мало на юго-востоке Тульской обл., востоке Орлов-

ской и западе Липецкой. Именно поэтому водные флоры некоторых более южных районов нередко оказываются беднее южными видами, чем районов более северных (например, Северный и Центральный районы Тульской обл., бассейн р. Воронеж Липецкой обл. и Юго-Восточного район Тульской).

Если же говорить о современной динамике флоры водоёмов рассматриваемых областей, то, вероятно, в ближайшем будущем мы будем наблюдать следующие тенденции:

— будет продолжаться проникновение во флору видов южного тяготения и увеличения их сумм встречаемостей;

— будет продолжаться уменьшение числа видов северного тяготения и сумм их встречаемостей, вызываемое уничтожением или изменениями гидрологического и гидрохимического режимов их экотопов, но, с другой стороны, этот процесс несколько замедлится по сравнению с 1960—1980 годами из-за уменьшения промышленного и сельскохозяйственного производства (и связанного с ними загрязнения водоёмов) и началом строительства частных декоративных прудов, благоприятных для сохранения видов этой группы;

— в общей динамике второй процесс, видимо, всё же будет преобладать над первым, что будет вести к обеднению флоры водоёмов;

— обеднение флоры водоёмов, возможно, будет несколько компенсироваться вселением в водоёмы и на их берега адвентивных видов, причём, вероятно, станет набирать силу процесс ухода декоративных водных растений из культуры открытых водоёмов.

Выражаю искреннюю благодарность А. С. Николаеву, Т. Е. Краминой и С. В. Огурцову за помощь в обработке и обчёте данных, а также А. И. Азовскому и В. О. Мокиевскому за ценные советы при обсуждении данной работы.

Список литературы

- Александрова К. И., Казакова М. В., Новиков В. С. и др.* Флора Липецкой области / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Аргус, 1996. 375 с.
- Алехин В. В.* Методика полевого изучения растительности и флоры. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Наркомпрос, 1938. 208 с.
- Андреев А.* Оценка биоразнообразия, мониторинг и экосети. Кишинёв: ВІОТІСА, 2002. 168 с.
- Бакин О. В., Ситников А. П.* К вопросу изученности флоры Татарстана // Изуч. флоры Вост. Европы: достижения и перспективы: Тез. докл. Международ. конф. (Санкт-Петербург, 23—28 мая 2005 г.) / Под ред. А. Н. Сенникова и Д. В. Гельмана. М.; СПб., 2005. С. 6—7
- Баранова О. Г.* Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана: Учеб. пос. Ижевск: Изд. РИО Удмурт. ун-та, 2002. 199 с.
- Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н.* Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966. 367 с.
- Гиляров А. М.* Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Успехи соврем. биол. 1996. Т. 116. Вып. 4. С. 493—506.
- Еленевский А. Г., Радыгина В. И.* Определитель сосудистых растений Орловской области. Орёл: Труд, 1997. 202 с.
- Казакова М. В.* Флора Рязанской области. Рязань: Рус. слово, 2004. 387 с.
- Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1979. 278 с.
- Мальшиев Л. И.* Флористические спектры Советского Союза // Ист. флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 1—40.
- Мальшиев Л. И.* Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581—1588.
- Мальшиев Л. И.* Флористические исследования на плато Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976а. С. 4—10.
- Мальшиев Л. И.* Количественная характеристика флоры Путорана // Там же. 1976б. С. 163—186.
- Определитель растений Мещеры* / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. Ч. 2. 224 с.

Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидрботаника: методология, методы: Матер. школы по гидрботанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 27—38.

Поспелова Е. Б. Сравнительный анализ конкретных флор основных ландшафтов территории Таймырского биосферного заповедника // Сравнит. флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Матер. V раб. совещ. по сравнит. флористике, Ижевск, 1998. СПб., 2002. С. 129—162.

Ребристая О. В., Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1353—1364.

Решетникова Н. М. Флора национального парка «Смоленское Поозерье»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.

Румянцева Е. Е. Сравнительный анализ флор Завалдайской части Северо-запада европейской России // Сравнит. флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Матер. V раб. совещ. по сравнит. флористике, Ижевск, 1998. СПб., 2002. С. 122—128.

Толмачёв А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. 176 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.

Щербаков А. В. Конспект флоры водоёмов Московской области // Флористич. исслед. в Моск. обл. М., 1990. С. 106—120.

Щербаков А. В. Флора водоёмов Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 25 с.

Щербаков А. В. Атлас флоры водоёмов Тульской области. М.: Изд-во Рус. ун-та, 1999. 45 с.

Щербаков А. В. Изучение и анализ региональных флор водоёмов // Гидрботаника: методология, методы: Матер. школы по гидрботанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003а. С. 56—69.

Щербаков А. В. К динамике некоторых водных и прибрежно-водных адвентивных макрофитов в Московской области // Пробл. изуч. адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. М.-Тула, 2003. С. 126—128.

Щербаков А. В., Полевова С. В., Решетникова Н. М. К динамике изучения флоры особо охраняемой природной территории // Ист. и развитие идей П. П. Семёнова-Тян-Шанского в соврем. науке и практике школьного образования: Матер. Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 175-летию со дня рождения П. П. Семёнова-Тян-Шанского. Липецк, 2002. Т. 2. Зоол., ботаника, экол. С. 208—209.

Щербаков А. В., Тихомиров В. Н. Трудности анализа региональных флор водоёмов и пути их преодоления // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 83—87.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретич. и методич. пробл. сравнит. флористики. Л., 1987. С. 242—266.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики: Учеб. пос. по спецкурсу. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1991. С. 242—266.

Archibald E. E. A. The species character of plant communities. II. A quantitative approach // J. of Ecol. 1949. Vol. 37. P. 260—274.

Arrhenius O. Distribution of the species over the area // Medd. fran. K. Vetens. Akad. Nobelinstitut. 1920. Vol. 4. № 7. P. 3—6.

Arrhenius O. Species and area // J. of Ecol. 1921. Vol. 9. P. 95—99.

Arrhenius O. On the relation between species and area: a replay // Ecology. 1923a. Vol. 4. P. 90—91.

Arrhenius O. Statistical investigations in the constitution of plant associations // Ecology. 1923b. Vol. 4. P. 68—73.

Gleason H. A. On the relation between species and area // Ecology. 1922. Vol. 3. P. 158—162.

Gleason H. A. Species and area // Ecology. 1925. Vol. 6. P. 66—74.

Kendall M. G. Rank correlation methods. L., 1948. 160 p.

3. Сложные группы водных растений

ГИБРИДЫ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ И ОСОБЕННОСТИ ИХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

В. Г. Папченков

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: papch@mail.ru

Работая в различных гербариях, я неоднократно убеждался в слабом знании многими флористами водных растений и отсутствии интереса к ним у большинства ботаников. В значительной степени причиной такого положения являются реально существующие сложности, связанные с полиморфизмом водных растений, их большой сезонной и экологической изменчивостью и высокой гибридогенной активностью. На это уже обращалось внимание на прошедшей в 2003 г. в пос. Борок первой гидрботанической школе (Папченков, 2003). Наиболее детально тогда была рассмотрена группа видов и гибридов, обычно объединяемых под названием *Potamogeton gramineus* L. s.l. — рдест злаковый. В данном же сообщении обратимся к гибридам *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L. и *P. natans* L., а также рассмотрим гибриды рода *Bidens*.

Можно выделить две особенности определения гибридов: 1) гибриды не возможно правильно определить, если не знать виды, от скрещивания которых они образовались; и 2) гибриды, как правило, не определяются, а «угадываются».

Предположение, что перед Вами гибрид возникнет, когда в облике хорошо известного вида Вы увидите отчётливые признаки какого-то другого, либо так же хорошо знакомого — тогда всё просто, либо (что чаще всего) какого-то другого, но не понятно какого вида — тогда кропотливый и часто долгий поиск этого второго партнёра. Понятно, что виды надо не просто знать, их надо знать хорошо. То есть знать пределы варьирования, неоднократно и в разных условиях видеть в природе, просматривать в гербариях из разных регионов. Внешний облик растений вида должен сложиться настолько хорошо, что бы Вы их узнавали в любое время и в любом месте, не задумываясь, по каким признакам это делаете.

***Potamogeton lucens* L.** — рдест блестящий. Один из самых распространённых широколистных рдестов и один из самых многоликих, поэтому прежде чем рассматривать его гибриды, несколько фотографий гербарных листов рдеста блестящего (рис. 1).



Рис. 1. *Potamogeton lucens* L.

Ещё более распространён рдест пронзеннолистный — *P. perfoliatus* L. Разнообразие его форм также велико (рис. 2).



Рис. 2. *Potamogeton perfoliatus* L.

Между собой эти два рдеста нередко скрещиваются, образуя один из наиболее известных и широко распространённых гибридов — *P. × salicifolius* Wolfg. (= *P. × decipiens* Nolte) (Wiegleb, 1988; Preston, 1995). Он часто встречается и местами весьма обилен на малых реках Верхнего Поволжья (Папченков и др., 1995, 1996, 1997; Папченков, 1996; Бобров, 1997, 1999). Растения этого гибрида хорошо узнаваемы по листьям, которые похожи на небольшие листья *P. lucens*, но лишены черешка, не имеют остроконечия на верхушке и часто, особенно самые верхние, бывают неравномерно углом полусложены или отчасти кверху завернуты (рис. 3). Но нередко встречаются растения больше похожие либо на рдест блестящий, либо на рдест пронзённолистный (рис 4.). Очевидно это результат возвратного скрещивания.



Рис. 3. *Potamogeton × salicifolius* Wolfg. (1)

Рис. 4. *Potamogeton × salicifolius* Wolfg. (2)

P. longifolius J. Gay я признаю в качестве самостоятельного вида. Распространение этого растения связано главным образом с Верхней Волгой. Наиболее обилен он в речной части Горьковского водохранилища и нередко отмечается на малых реках Верхнего Поволжья, особенно в пределах Вологодской обл. (Папченков и др., 1996; Бобров, 1999).

У рдеста длиннолистного, в отличие от рдеста блестящего, все листья длинные (до 30 см), узкие (1,5—2,5 см), на значительном протяжении с параллельными краями, с черешком до 5 см (рис. 5). Тем не менее обычно это своеобразное растение часто рассматривается как *P. lucens* var. *longifolius* (J. Gray) Cham. et Schlecht.

Этот рдест, так же как и рдест блестящий, скрещивается с *P. perfoliatus* и даёт гибриды достаточно специфичного облика (рис. 6). Но, принимая рдест длиннейший в качестве вариации рдеста блестящего, их следует включать в состав *P. × salicifolius* Wolfg. При рассмотрении же *P. longifolius* в качестве самостоятельного вида, его гибрид с *P. perfoliatus* будет называться *P. × lithuanicus* Gorski.



Рис. 5. *Potamogeton longifolius* J. Gay

Рис. 6. *Potamogeton* × *lithuanicus* Gorski



Рис. 7. *Potamogeton* × *fluitans* Roth (по: Preston, 1995)

Хорошо известен, но, похоже, везде редко встречается *P. × fluitans* Roth — гибрид между *P. lucens* и *P. natans*. Погруженные листья этого растения в целом похожи на листья *P. lucens*, но более плотные, интенсивно-зелёные, заметно уже и короче, поверхность их обычно гладкая, а не волнистая, черешок от короткого до довольно длинного. Плавающие листья, если они имеются, длинночерешковые, полукожистые или кожистые, без гибкого сочленения пластинки с черешком.

Данное описание и изображение (рис. 7) гибридного рдеста плавающего взято мною из работы С. D. Preston (1995). У нас к этому рдесту разные авторы относят явно разные растения. Так, среди сборов, хранящихся в гербарии ИБВВ РАН (IBIW), на мой взгляд, наиболее близки к приведённому на рис. 7 изображению первых три гербарных листа, приведённых на рис. 8. Однако два из них другим исследователем, работающим с гибридными рдестами, определены как *P. × angustifolius*. В тоже

время крайний справа на том же рисунке сбор, определённый им как *P. × fluitans*, мною отнесён к *P. × sparganiifolius*, о котором речь пойдёт ниже.



Рис. 8. Гербарные сборы (IBIW), определённые как *Potamogeton* × *fluitans* Roth

Эта ситуация лишний раз свидетельствует в пользу утверждения, что определение гибридов дело весьма не простое.

***P. × sparganiifolius* Laest ex Beurl.** — гибрид между *P. gramineus* и *P. natans* L. У растений этого таксона наблюдается постепенный переход от филлоидов в нижней части стебля к длинным линейным и узколанцетным погруженным листьям на длинных черешках в средней его части до ланцетных и продолговатых полукожистых и кожистых плавающих листьев на верхушке побега. Фотографии гербарных листов с этим растением приведены на рис. 9.

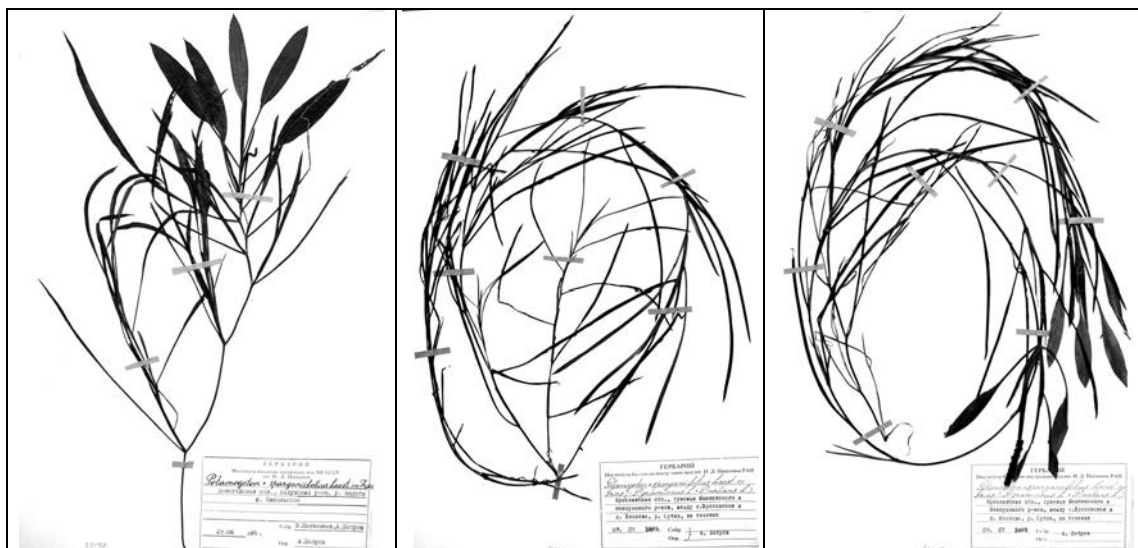


Рис. 9. *Potamogeton × sparganiifolius* Laest ex Beurl.

На это растение очень похож редкий гибрид ***P. × schreberi* G. Fisch.** (*P. natans* L. × *P. nodosus* Roug.), известный пока лишь из Смоленской обл. (Бобров, Решетникова, 2002).

У этого растения более крупные, по сравнению с *P. × sparganiifolius*, несколько утолщённые плавающие листья, у погруженных же листьев небольшая листовая пластинка может развиваться только в верхней трети филлоида (рис. 10), тогда как у рдеста ежеголовниковолистного она может быть выражена на большей части черешковидного листа (рис. 9).



Рис. 10. *Potamogeton × schreberi* G. Fisch.

Многие другие гибридные рдесты рассматривались ранее (Папченков, 2003), поэтому далее обратим внимание на виды и гибриды рода *Bidens*.

В XVIII веке в Европу проникла и постепенно расселилась по всему европейскому континенту *Bidens frondosa* L. (Koch, 1988) — однолетнее растение, наиболее яркими отличительными чертами которого являются наличие черешков у боковых долей листа и семянки, покрытые сидящими на бугорках щетинками (рис. 11). Долгое время вид был известен лишь в ботанических садах. Массовое дичание его отмечено в конце 19-го века. Бурный период инвазии вида в Европу и на Дальний Восток начался после Первой Мировой войны (Виноградова, 2003).

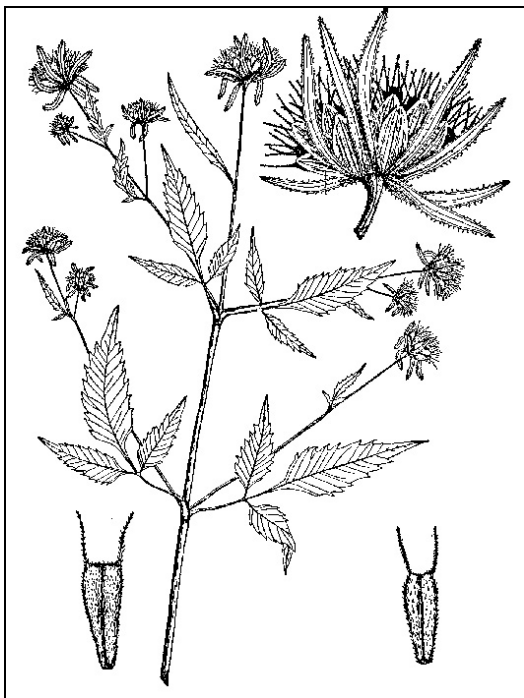


Рис. 11. *Bidens frondosa* L.
(по: Fassett, 1975)

Во второй половине 70-х годов 20-го столетия *Bidens frondosa* попала на Волгу (Скворцов, 1982). Уже в конце 80-х — начале 90-х годов она отмечалась в Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском, Ивановском водохранилищах, а также на прилегающих к ним территориях. Совсем недавно *B. frondosa* наконец проникла в Рыбинское водохранилище, дойдя до 58-й широты. Дальнейшее продвижение этого растения на север по Волге, по-видимому, сдерживают климатические условия (Цвелёв, Бочкин, 1992).

Большинство исследователей, отмечая быстрое расселение *B. frondosa* по территории, указывают, что она занимает местообитания, характерные для *Bidens tripartita* L. и вытесняет последнюю из фитоценозов.

Известно, что в пределах естественного ареала *B. frondosa* имеет очень высокую вариабельность (Fassett, 1975). В Евразии же инвазийные популяции вида выглядят физиономически единообразными (Виноградова, 2003), но специальных исследований по его морфологической изменчивости, а также по биологии и экологии, похоже, не проводилось.

Ничего на этот счёт не известно о гибридах вида, которые неоднократно отмечались в Восточной Европе (Мосякин, 1988). В Северной Америке *B. frondosa*, являясь самоопыляющимся растением, гибриды образует редко. Считается, что так же редко вид гибридизирует и в местах заноса (Мосякин, 1988). Однако наши полевые исследования в бассейне Волги свидетельствуют об обратном (Папченков, 2003).

Проведённая в 2001 г. экспедиция по водохранилищам Волги показала, что *B. frondosa* на водохранилищах, в которые она проникла 10—15 лет назад, стала не только достаточно массовым видом с высокой жизнеспособностью и обильным плодоношением, но и видом с очень высокой гибридогенной активностью.

Особенно широко распространённым и обильным в настоящее время стал гибрид *B. frondosa* с *B. tripartita* (= *B. × garumnae* Jeanjean et Debray); довольно часто встречается *B. frondosa* L. × *B. radiata* Thuill., изредка — *B. cernua* L. × *B. frondosa* L.

Интересно отметить, что в тех местах прибрежий водохранилищ, где поселяется *B. frondosa* практически исчезает *B. tripartita*, которая замещается на *B. × garumnae* либо на продукты гибридизации последней с *B. tripartita*.

Это подтверждается тем, что среди многих гербарных листов растений, габитуально похожих на *B. tripartita*, собранных в 2001 г. во многих местах Куйбышевского, Чебоксарского и Горьковского водохранилищ не оказалось ни одного экземпляра, соответствующего этому виду — все они были его гибридами с *B. frondosa*.

Для визуального сопоставления гибрида с его родительскими видами приведу фотографии гербарных листов с *B. frondosa* (рис. 12), *B. × garumnae* (рис. 13) и *B. tripartita* (рис. 14).



Рис. 12. *Bidens frondosa* L.



Рис. 13. *Bidens × garumnae*
Jeanjean et Debray



Рис. 14. *Bidens tripartita* L.

У большинства листьев гибрида первого поколения нет боковых долей, семена в той или иной мере опушены (встречаются следующие варианты: 1) значительное опушение при невыраженных бугорках; 2) слабое опушение при хорошо выраженных бугорках; 3) умеренное опушение при слабо выраженных бугорках). Боковые щетинки обычно направлены вниз, но отдельные из них иногда изогнуты кверху или торчат вбок.



Рис. 15. *Bidens × garumnae* (низкорослые формы)

Гибридные растения имеют три ростовые формы, связанные, очевидно, со сроками прорастания семян. Можно предположить, что семена, прорастающие весной дают крупные растения, не уступающие по высоте родительским. Это летняя форма, приведённая на рис. 13.

Семена, прорастающие в начале лета, дают коренастые, обильно ветвящиеся, невысокие растения (рис. 15, левое фото) (позднелетняя форма), прорастающие же в середине — конце лета обра-

зуют низкие, сильно разветвлённые, почти распластанные растения, остающиеся зелёными до конца октября (рис. 15, правое фото) (осенняя форма).

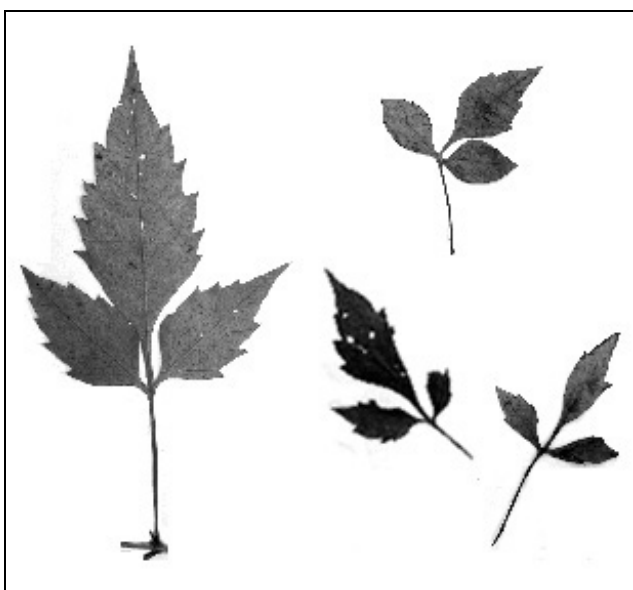


Рис. 16. Листья гибрида *B. frondosa* с *B. × garumnae*

Практически во всех популяциях *B. × garumnae* встречаются возвратные гибриды с родительскими видами. Они очень похожи на последние. Гибрид *B. × garumnae* с *B. frondosa* хорошо отличается от последней лишь по боковым долям листьев, черешки которых становятся крылатыми (рис. 16). Возвратный гибрид с другим родительским видом можно отличить от *B. tripartita* только по опушенным семенам.

Гибрид *B. frondosa* × *B. radiata* (рис. 18), в отличие от *B. × garumnae*, листья которого отличаются как от листьев *B. frondosa*, так и листьев *B. tripartita*, внешне похож на последний родительский вид (рис. 19), но корзинки у него более соответствуют соцветиям *B. frondosa* (рис. 17) и на семенах имеется опушение.



Рис. 17. *B. frondosa*



Рис. 18. *B. frondosa* × *B. radiata*



Рис. 19. *B. radiata*

Редкий гибрид *B. cernua* × *B. frondosa* нами был встречен лишь однажды (Чувашия, Чебоксарское водохранилище, пристань Шишкарская, небольшой залив, сырой грунт, 27.09.2001, В. Папченков). Внешне он очень похож на *B. cernua* (рис. 20), но листовые пластинки на черешках (рис. 21), плоды бугорчатые с редкими щетинками, приобретёнными гибридом от второго родительского вида — *B. frondosa* (рис. 22).

Немного чаще встречается гибрид *Bidens* × *polakii* **Velenovski** (рис. 24), сочетающий в себе признаки родительских видов *B. radiata* (рис. 23) и *B. tripartita* (рис. 25). От первого у него широкая корзинка и узкие, особенно боковые, доли листьев, от второго — форма зубцов края листовой пластинки: верхняя сторона верхушки которых прямая или немного выпуклая, тогда как у *B. radiata* внутренняя часть верхушки зубца загнута во внутрь (этот признак ярко выражен и у *B. cernua*).



Рис. 20. *B. cernua*



Рис. 21. *B. cernua* × *B. frondosa*



Рис. 22. *B. frondosa*



Рис. 23. *B. radiata*



Рис. 24. *Bidens* × *polakii*
Velenovskii



Рис. 25. *B. tripartita*

Список литературы

Бобров А. А. О гибридах флоры рек Верхнего Поволжья // Проблемы экологии, биоразнообразия и охраны прибрежноводных и водных экосистем: Сборник тезисов X Всероссийской конференции молодых учёных. Борок, 1997. С. 3—5.

Бобров А. А. Флора водотоков Верхнего Поволжья // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 93—104.

Бобров А. А., Решетникова Н. М. Новый для флоры России рдест — *Potamogeton* × *shreberi* G. Fisch. (*Potamogetonaceae*) из Смоленской области // Новости систематики высших растений. СПб.: Изд-во СПХФА, 2002. Т. 34. С. 7—11.

Виноградова Ю. К. Роль эффекта основателя при формировании вторичного ареала *Bidens frondosa* L. // XI Международ. совещ. по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28—31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 31—32.

Мосякин С. Л. Рід *Bidens* L. (*Asteraceae*) у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 63—64.

Папченков В. Г. О гибридизации в типовой секции рода *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*) // IX Московское совещание по филогении растений: Тез. докл. Москва, 23—25 дек. 1996. М., 1996. С. 107—109.

Папченков В. Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 82—91.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Богачёв В. В., Чемерис Е. В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. с. 109—118.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Чемерис Е. В. Флора водотоков бассейна Рыбинского водохранилища в пределах Ярославской области // Флора Центральной России (Материалы Российской конференции 1—3 февр. 1995 г.). М., 1995. С. 41—43.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Чемерис Е. В., Борисова М. А., Гарин Э. В. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 153—157.

Скворцов А. К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. III // Бюл. ГБС. 1982. Вып. 124. С. 43—47.

Цвелёв Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106.

Fassett N. C. A manual of aquatic plants / With revision and appendix by E. C. Ogden. Madison: University of Wisconsin, 1975. 405 p.

Koch U.-V. Ökologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa. Verdrängt er *Bidens tripartita* L. // Flora. 1988. Bd. 180. № 3—4. S. 177—190.

Preston C. D. Pondweeds of Great Britain and Ireland. London, 1995. 352 p.

Wiegand G. Notes on pondweeds outlines for a monographical treatment of the genus *Potamogeton* L. // Feddes Repert. 1988. Vol. 99. № 7—8. P. 249—266.

РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

О. В. Юрцева

МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т. 119992 г. Москва, Воробьевы горы

В последние десятилетия в связи с развитием молекулярных и экспериментальных экологических исследований появились возможности по-новому оценить роль межвидовой гибридизации в эволюции.

Гибридизацию определяют как скрещивание между генетически отличными особями. *Естественным гибридом в широком смысле* можно назвать особь, возникшую при скрещивании организмов из природных популяций, отличных по одному или более наследуемым признакам (Arnold, 1997; Heslop-Harrison, 1990; Rieseberg, 1997; Rieseberg, Carney, 1998). *Гибридом в узком смысле, или межвидовым гибридом*, можно назвать особь, возникшую при скрещивании организмов, относящихся к разным видам.

Признаки гибридов

Ранее господствовало представление, что гибриды несут комбинацию признаков родителей, поэтому гибридизация в принципе не может дать ничего нового. Исследования последних лет показали, что в популяциях гибридов наблюдается большое разнообразие в проявлении морфологических, биохимических и физиологических признаков, а также в проявлении экологических предпочтений (Rieseberg, Carney, 1998).

У гибридов первого поколения преобладает комбинация проявлений признаков от обоих родителей (45,2% от 46 проанализированных случаев) или наблюдаются промежуточные значения признаков (44,7% случаев). Доля примеров, когда у гибридов первого поколения F_1 имели место новые (трансгрессивные) значения признаков по сравнению с родителями, составляла 10%, у гибридов более поздних поколений доля таких случаев составляла более 30% (Rieseberg, Ellstrand, 1993; Rieseberg, Carney, 1998).

Сходные данные получены и для биохимических признаков. Из 24 проанализированных примеров в 46% случаев у гибридов первого поколения были выявлены вторичные метаболиты, не характерные для родителей. Правда, доля их среди других соединений была мала (4%), но в последующих поколениях она повышалась. У гибридов поздних поколений доля новых соединений выросла до 7,8%, у гибридных видов — до 17,9% (Rieseberg, Carney, 1998). Появление новых значений признаков у гибридов объясняют за счёт увеличения скорости мутаций; комплементарного взаимодействия генов, полученных от родительских видов; явлений эпистаза и сверхдоминирования (Rieseberg et al., 2000), а также за счёт нарушения развития из-за кроссинговера и сегрегации различных аллелей в гаметах у родителей и несовместимости их геномов (Levin, 1970).

Ранее господствовало убеждение, что гибриды первого и других поколений, а также бэкроссы, отличаются пониженной жизнеспособностью. Последние работы по изучению гибридных зон показывают, что в них образуются гибриды с очень разной приспособленностью, иногда равной или превышающей приспособленность родителей, что повышает инвазивность первых (Ellstrand, Schierenbeck, 2000). Среди причин можно назвать сверхдоминирование, гетерозис и комплементарное взаимодействие генов. (Rieseberg, 1995; 1997; Rieseberg, Carney, 1998). Так, среди гибридов *Iris fulva* × *I. hexagona* были гибриды, способные вытеснить *I. fulva* из его местообитаний (Arnold, 1992). В связи с биохимическим разнообразием гибриды более разнообразны и в плане устойчивости к паразитам и фитофагам, что влияет на их выживаемость.

Появление у гибридов новых проявлений признаков говорит о наличии нового материала для отбора и эволюции.

Частота гибридизации в природе

Гибридизация чаще встречается у многолетних растений с перекрёстным опылением (чаще энтомофилией), слабыми механизмами репродуктивной изоляции (далее РИ) и способностью к бесполому размножению и апомиксису (Ellstrand, Whitkus, 1996; Ellstrand, Schierenbeck, 2000). Общее число гибридов у высших растений составляет 23—27 тысяч, что по оценкам Knobloch (1971) составляет от 30 до 80% видов. Доля естественных гибридов в конкретной флоре колеблется от 22% для Англии до 5,8% для межгорий Северной Америки, что в среднем составляет 11% (Ellstrand et al., 1996). Согласно таким оценкам, при мировом богатстве в 250000 видов высших растений мы должны ожидать в природе до 27500 гибридных форм.

Гибриды отмечены в 16—34% семейств и у 6—16% родов мировой флоры (Ellstrand et al., 1996). Большую долю среди гибридов составляют аллополиплоиды.

Есть таксоны, в которых гибридизация не отмечена. Напротив, отдельные роды и семейства характеризуются высокой частотой межвидовой гибридизации: *Amelanchier*, *Crataegus*, *Geum*, *Potentilla*, *Rosa*, *Sorbus* (*Rosaceae*), *Antennaria*, *Helianthus* (*Asteraceae*), *Betula* (*Betulaceae*), *Juniperus* (*Cupressaceae*), *Carex*, *Scirpus*, *Schoenoplectus* (*Cyperaceae*), *Quercus* (*Fagaceae*), *Paeonia* (*Paeoniaceae*), *Pinus*, *Picea* (*Pinaceae*), *Poa* (*Poaceae*), *Asplenium* (*Aspleniaceae*), *Aquilegia* (*Ranunculaceae*), *Populus* (*Salicaceae*) (Stace, 1975; Ellstrand, Whitkus, Rieseberg, 1996). В этих и некоторых других таксонах гибридизация достаточно часта, способствует созданию сложной картины изменчивости и сглаживает морфологическую обособленность видов.

Междуродовая гибридизация отмечена гораздо реже межвидовой, но при этом важно помнить, что роды — это не более чем конструкции, созданные в уме человека, и что не существует чётких родовых границ. Известны междуродовые природные гибриды у *Maloideae* (*Rosaceae*) между родами *Amelanchier*, *Crataegus*, *Malus*, *Pyrus*, *Cotoneaster*, *Sorbus*. Например, в Северной Америке *Amelanchier* с простыми листьями гибридизирует с *Sorbus*, имеющим сложные листья. Потомки их гибридизации (\times *Amelasorbus*) очень необычны. Известен природный гибрид между *Festuca rubra* и *Vulpia fasciculata* (Bailey, Stace, 1992; Stace, 1993).

Условия, способствующие гибридизации в природе

Главное условие гибридизации видов в природе и в культуре — нарушение внешних (экологических, этологических) барьеров РИ при слабости внутренних барьеров РИ.

Гибридизация часто связана с нарушениями среды, поскольку в нарушенной среде часто исчезают презиготические барьеры РИ между родительскими видами (Anderson, Stebbins, 1954; Rieseberg, 1997). Кроме того, нарушения среды приводят к возникновению большого разнообразия местообитаний, которые активно используются гибридами с различной приспособленностью.

Kerner (1894—1895) указывал на решающую роль открытых местообитаний в закреплении гибридов в природе. Anderson (1948) сформулировал теорию «гибридизации местообитаний». Он подчёркивал важность нарушений среды для облегчения нарушения барьеров РИ между родительскими видами и для обеспечения получающихся сегрегантов пригодными местообитаниями. В нарушенной среде ослаблены конкурентные отношения, что благоприятствует гибридам, способным найти себе подходящую нишу. В природе такие условия встречаются в горах, в сильно пересечённой местности, по берегам морей и других водоёмов. Особенно благоприятствуют гибридизации антропогенно нарушенные местообитания, занос видов человеком и введение таксонов в культуру (Anderson, Stebbins, 1954).

Последствия гибридизации

Гибридизация может иметь разные последствия в зависимости от степени выраженности следующих факторов (Rieseberg, Ellstrand, 1993; Rieseberg, Wendel, 1993; Arnold, 1992, 1997):

1. Фертильности и жизнеспособности гибридов.
2. Репродуктивной изоляции гибридов от родителей.
3. Доступности подходящих свободных ниш и селективного преимущества в них гибридов.

Фертильность и жизнеспособность гибридов

1. Если гибриды полностью стерильны и нежизнеспособны, то считают, что гибридизация не имеет эволюционных последствий.

Но в случае гибридизации редкого малочисленного вида с более распространённым видом с образованием стерильных потомков первый находится под угрозой, поскольку обычно его растения выступают в роли материнских и не смогут дать потомства. Это делает особенно уязвимыми редкие и исчезающие дикорастущие виды, особенно при массовом введении в культуру их более активных родичей. В этом же — одна из причин неудач при интродукции видов. Эволюционные последствия при этом — полное исчезновение редкого вида и сокращение биоразнообразия (Rhymer, Simberloff, 1996).

Другой вариант развития событий при низкой фертильности и жизнеспособности гибридов — начало отбора на усиление барьеров РИ, препятствующих гибридизации (reinforcement), что ведёт к прекращению гибридизации. Например, при скрещивании сортов кукурузы, цветущих в разное время, отбор против гибридов может привести к усилению механизмов РИ, возникновению презиготических барьеров, сохраняющих родительские виды в чистоте в зоне перекрывания их ареалов (Paterniani, 1969; Грант, 1984). Правда, у малочисленного вида для отбора на усиление барьеров РИ может не хватить запаса генетической изменчивости.

2. Если образуются стерильные, но жизнеспособные гибриды, они могут перейти к иному способу возобновления — вегетативному размножению (*Circaeae*, *Fallopia*, *Glyceria*, *Mentha*, *Potamogeton*) и апомиксису (*Amelanchier*) (Ellstrand, Schierenbeck, 2000). Это позволяет гибридам репродуктивно изолироваться от родителей и самостоятельно воспроизводиться неопределённо долго. Например, *Amelanchier bartramiana* — половой вид, *A. laevis* размножается преимущественно агамоспермно, а их гибрид, *A. × neglecta* — всегда строго бесполой вид. Агамоспермия у *Amelanchier* контролируется одним или немногими генами. Ещё один возможный вариант — перейти на новый уровень пloidности, что соответствует явлению аллополиплоидии (Ellstrand, Schierenbeck, 2000).

Если продукты гибридизации частично фертильны и жизнеспособны, дальнейший ход событий зависит от степени РИ гибридов от родителей.

1. При слабой степени РИ гибридов от родителей важна степень приспособленности гибридов к местообитаниям родителей.

При *высокой приспособленности* гибридов к местообитаниям родителей возможно слияние видов. Идёт ослабление барьеров РИ и в конечном итоге — стирание видовых границ в зоне гибридизации, что ведёт к сокращению биоразнообразия. Например, у *Gilia capitata* с Тихоокеанского побережья Северной Америки (Grant, 1963) три расы вполне отличны и могли бы считаться разными таксонами, если бы не гибридизировали между собой. Предполагается, что они имели максимальный уровень дивергенции в плиоцене (2—5 миллионов лет назад). Позднее генный поток между ними привёл к формированию одного вида с непрерывно интерградирующими расами.

Если же один из гибридизирующих видов малочисленен и редок, то его гибридизация ведёт не просто к слиянию с более многочисленным видом, а ставит его под угрозу существования. Особи редкого вида обычно выступают в роли материнских растений и являются мишенью для однонаправленной интрогрессии и поглощения со стороны более

многочисленного вида. Например, в Северной Америке популяция редкого вида *Cercocarpus traskiae* состоит из 11 взрослых деревьев и 75 проростков. Аллозимный анализ и метод RAPD показали, что 5 взрослых деревьев из 11 и отдельные проростки имеют гибридную природу и несут аллели широко распространённого *C. betuloides* var. *blancheae*, способного поглотить первый вид (Rhymer, Simberloff, 1996).

Такое явление часто встречается при интродукции видов и при нарушении среды человеком, когда ранее экологически изолированные виды вступают в тесный контакт (Rhymer, Simberloff, 1996). *Platanus racemosa* в Калифорнии находится под угрозой поглощения со стороны *P. acerifolia*, возникшего в результате гибридизации североамериканского *P. occidentalis* и средиземноморского *P. orientalis*. Многие виды *Helianthus* находятся под угрозой интрогрессии и поглощения со стороны сорной расы *H. annuus*, распространяющейся по нарушенным местообитаниям.

При *пониженной приспособленности* гибридов в местообитаниях родителей гибриды находят ниши только в нарушенных местообитаниях, и происходит формирование локальных гибридных свармов или гибридных зон, дальше которых процесс обмена аллелями не идёт. Гибридизация при этом не ведёт к сокращению биоразнообразия.

Гибридный сварм — локальная популяция, состоящая из родительских видов, гибридов и результатов бэккроссинга (можно «возвратных скрещиваний») гибридов с одним или обоими родителями. Генный поток ограничен 1—2 точками, где виды растут вместе. В такой популяции наблюдается разнообразие условий — от пригодных для родительских видов до всевозможных переходных местообитаний, в которых живут гибриды.

Гибридная зона устроена аналогично гибридному сварму, но более протяжённа в местах соприкосновения ареалов родительских видов. Гибридная зона возникает в ситуациях, в которых две популяции особей, отличных по 1—нескольким признакам, перекрываются в пространстве и во времени и при скрещивании образуют жизнеспособное и отчасти фертильное потомство (Arnold, 1997).

В гибридных зонах и свармах имеет место *интрогрессия* — обмен генетическим материалом через бэккроссинг, или повторные возвратные скрещивания. Формирование гибридных свармов обычно рассматривают как локальную интрогрессию.

В результате интрогрессии возможны: а) увеличение генетического разнообразия и экологической адаптации скрещивающихся видов, что имеет последствия для расширения их ареала, экологической амплитуды и дальнейшей эволюции; б) при изоляции удачного интрогрессанта в новой экологической нише — возникновение и эволюция нового гибридного вида.

2. При высокой степени РИ интрогрессантов от родителей возможно гибридное видообразование. Новый вид гибридной природы может возникнуть и стабилизироваться при соблюдении следующих условий: 1) обособлении гибрида от родителей с помощью внешних и внутренних барьеров РИ; 2) преодолении гибридом стерильности и низкой жизнеспособности и переходе к самостоятельному воспроизведению половым или иным путём; 3) при доступности подходящих свободных ниш и селективном преимуществе в них гибридов.

Таким образом, для увеличения биоразнообразия и числа видов наиболее существенные последствия для эволюции представляют случаи интрогрессивной гибридизации и гибридного видообразования, на которых мы остановимся подробнее.

Интрогрессивная гибридизация

Интрогрессивная гибридизация особенно интенсивно протекает в антропогенно нарушенных местообитаниях, а также при введении таксонов в культуру (Anderson, Stebbins, 1952). В отсутствие антропогенного влияния зоны интрогрессивной гибридизации приурочены к нестабильным условиям (горы, берега морей и рек) и к экологически неоднородным местообитаниям, отвечающим предпочтениям как обоих родителей, так и гиб-

ридов. Известно 165 примеров интрогрессии, из которых 65 хорошо документированы (Rieseberg, Wendel, 1993).

При численном преобладании родительских видов гибриды скрещиваются преимущественно с одним или обоими родителями — идёт бэккроссинг или повторные возвратные скрещивания гибридов с обоими родителями или с одним из них. В результате продукты бэккроссинга близки к родителям по экологическим требованиям, морфологии и физиологии. Им легче найти нишу вблизи родителей, чем гибридам первого и второго поколений. Поэтому они растут, главным образом, в местообитаниях, отвечающих экологическим предпочтениям родителей, и с ними, в основном, и скрещиваются (Грант, 1984).

Интрогрессия не предполагает формирования барьеров РИ. Бэккроссинг способствует восстановлению фертильности, а поскольку нет катастрофических потерь от неродственных скрещиваний, нет нужды в усилении РИ гибридов от родителей и между родительскими видами. Поскольку жизнеспособность и фертильность часто скоррелированы, то преобладающие бэккроссы вполне жизнеспособны.

Благодаря преобладающему бэккроссингу осуществляется *интрогрессия* — обмен генетическим материалом, т.е. перенос аллелей или новых генов в составе целых хромосомных блоков от одного вида к другому без слияния последних. Бэккроссы несут часть генов иного родителя, идёт взаимное обогащение генофондов родителей (при двустороннем бэккроссинге) или односторонний перенос аллелей (при одностороннем бэккроссинге). При этом *за пределами гибридной зоны* возрастает генетическое разнообразие обоих скрещивающихся видов или популяция таксона-реципиента меняется в направлении таксона-донора по значениям морфологических, биохимических и физиологических признаков. В результате экологическая адаптация родительских видов расширяется за счёт появления у них значений признаков, полезных в новых условиях. Это создаёт возможности для дальнейшей их эволюции и расширения ареала и спектра местообитаний.

Гибридная зона отличается относительной стабильностью в течение долгого времени. Гибриды образуются постоянно и стремятся расселиться за пределы гибридной зоны, но на границах зоны гибридизации, в местообитаниях, благоприятных для родителей, гибриды менее приспособлены, против них идёт отбор, и это ограничивает расширение гибридной зоны (Arnold, 1997). Это предотвращает слияние родительских видов (Rieseberg et al., 2000). Однако в случае резкого изменения эколого-климатических условий возможно отступление родителей и широкое расселение гибридов, или наоборот.

Гибриды в гибридной зоне не могут быть стабилизированы, поскольку не изолированы от численно преобладающих родителей внешними и внутренними барьерами РИ. Бэккроссинг постоянно разрушает гибриды, и они не могут дать начало новому виду. Гибриды не могут накопить в геноме достаточно изменений, чтобы развить внутренние механизмы РИ. Теоретически стабилизация интрогрессантов возможна, но только при соблюдении всех условий гибридного видообразования (см. Гибридное видообразование). Это — репродуктивная изоляция от родителей хотя бы внешними барьерами, плодovitость и наличие подходящей ниши, в которой гибриды обладают наибольшей приспособленностью.

Случаи современной интрогрессии

Два вида ирисов из Южной Луизианы — *Iris fulva* и *I. hexagona* — классический пример современной интрогрессивной гибридизации, показанной морфологическими методами, а недавно подтверждённой также исследованиями с применением молекулярно-биологических и биохимических методов (Arnold, 1992; Rieseberg, Wendel, 1993). Оба вида растут в Южной Луизиане, США: *I. fulva* — вдоль сильно заболоченных берегов Миссисипи, *I. hexagona* — по берегам протоков со свежей водой. Гибридизируют они в нарушенных человеком местах, по заболоченным пастбищам и канавам, где местообитания *Iris fulva* смыкаются с местообитаниями *I. hexagona*.

В 1930 году в Луизиане выделяли многочисленные формы ирисов, которые отнесли к 80 видам. Позднейшие морфологические, экологические и генетические исследования показали, что эти формы возникли при гибридизации *Iris fulva* и *I. hexagona* (Anderson, 1949). Предположение о гибридизации было сделано на основе 7 признаков цветка, в том числе окраски — кирпично-красной у *I. fulva* и голубой у *Iris hexagona*. У гибридов наблюдалась разнообразная форма и окраска цветков.

Наблюдения за опылителями в гибридной зоне *Iris fulva* и *I. hexagona* и других видов показали, что у родительских видов и гибридов опылители были преимущественно разные: у *I. fulva* — колибри, у *I. hexagona* — шмели-матки, у гибридов F₁ — рабочие шмели. Однако колибри, помимо *I. fulva*, могли опылять также гибридов, а рабочие шмели опыляли не только гибридов, но и *I. hexagona*. Таким образом, опылители могут выступать как агенты гибридизации и бэккроссинга (Rieseberg, Carney, 1998).

На луизианских ирисах были проведены эксперименты с посадкой корневищ *I. hexagona* в популяцию *I. fulva*. Генотипирование семян из цветков внедрённого вида показало, что гибридных семян F₁ было менее 1% и они были слабо фертильны, причём в качестве материнского растения выступал внедрённый малочисленный вид, а опылителем — местный вид *I. fulva*, чья пыльца численно преобладала. Однако через несколько лет стало больше гибридов последующих поколений, F₂ и бэккроссов, причём последних было в 10—60 раз больше, чем F₁. Так что образование F₁ в гибридной зоне — узкое «горлышко», преодолев которое даже малочисленный вид может дать генерацию гибридов.

Недавние исследования с применением молекулярно-биологических и биохимических методов подтвердили гипотезу об интрогрессивной гибридизации двух луизианских ирисов (Rieseberg, Wendel, 1993). Для этого был использован анализ ядерных и хлоропластных маркеров, метод RAPD (Randomly Amplified Polymorphic DNA) и исследование изотимов (Arnold, 1992; 1994). Во всех типах анализа видоспецифичные маркеры одного вида были обнаружены у другого вида в зонах совместного и раздельного произрастания. Таким образом, интрогрессия идёт в обоих направлениях.

Известно, что ядерная ДНК наследуется как через спермии, так и через яйцеклетки, в то время как хлоропластная ДНК обычно наследуется через цитоплазму яйцеклетки, т.е. по материнскому типу. В одной из изученных гибридных популяций в области перекрытия ареалов *I. fulva* и *I. hexagona* генный поток ядерной и хлоропластной ДНК резко различался (Arnold, 1992). Сопоставление ядерных геномов гибридов и родителей свидетельствовало о множественном бэккроссинге гибридов с *I. hexagona*. Из 37 генотипированных особей популяции ядерная ДНК *I. fulva* понемногу присутствовала почти у всех особей. Растения *I. hexagona* служили материнскими растениями и мишенью для пыльцы гибрида, несущей ядерный геном *I. fulva*. Таким образом, растения *I. hexagona* получали ядерную ДНК от *I. fulva*.

Хлоропластная ДНК была обнаружена только у отдельных гибридных особей, получивших её, видимо, от растений *I. fulva*, выступивших в роли материнских (Arnold, 1992). Гибриды обычно выступали в роли опылителя (источника пыльцы) и цитоплазматические маркеры в направлении *I. hexagona* почти не передавали. Поэтому поток хлоропластной ДНК между видами был значительно меньше.

У *I. hexagona* и *I. fulva* найдено различие в нуклеотидной последовательности межгенного спейсера ядерной rDNA. В чистых популяциях *I. hexagona* есть вставка, которая отсутствует в отдалённых аллопатрических популяциях *I. fulva* в Луизиане и Флориде. Однако две популяции *I. fulva* демонстрируют рассеянную интрогрессию. В первой 20 особей из 24 содержат вставку, характерную для *I. hexagona*. Во второй популяции *I. fulva* 8 особей несли вставку в немногих повторностях, а 4 вовсе её не имели. Эта вставка попала в две популяции *I. fulva* от *I. hexagona* за счёт скрещивания двух разных видов.

Известно, что у обоеполых видов интрогрессия возможна в обоих направлениях, но не всегда симметрична. У раздельнополых видов она идёт только в одном направлении, что подтверждают результаты анализа хлоропластной ДНК (Arnold, 1992).

Случаи древней интрогрессии

Случаи современной интрогрессии говорят о том, что интрогрессия неоднократно происходила в прошлом. Пример древнего веерного видообразования и современной интрогрессии — род *Helianthus*.

В Южных штатах США *Helianthus annuus* гибридизирует с несколькими другими видами; в результате его гибридизации с *H. petiolaris* возникли *H. anomalus*, *H. paradoxus*, *H. deserticola*. (Arnold, 1997). Гибриды были воспроизведены экспериментально. Оказалось, что судьба хлоропластного и ядерного геномов после гибридизации была различна. У гибридов при бэккроссинге обычно очень быстро элиминировалась ядерная ДНК вида-донора, но у некоторых гибридов сохранялась донорская хлоропластная ДНК. Это явление известно как *захват хлоропластной ДНК* или *дифференциальная интрогрессия*. Это явление было зафиксировано во многих группах растений (Rieseberg, Wendel, 1993). Хлоропластная ДНК чаще проникает в геном гибрида и дольше в нём сохраняется, поэтому её наличие — свидетельство древней интрогрессии.

Древняя интрогрессия оставила свои следы во многих группах (Rieseberg, Wendel, 1993; Wendel et al., 1992) и доказана исследованиями с использованием методов молекулярной генетики. Она проявляется в несоответствии дендрограмм кластерного анализа, построенных на основе ядерных и хлоропластных маркеров ДНК, в несоответствии положения отдельных таксонов в дендрограммах, построенных по ядерным и хлоропластным маркерам, а также в отсутствии разрешения в определённых кладах при использовании отдельных генетических маркеров (Arnold, 1997).

Древняя интрогрессия показана, в частности, в роде *Helianthus* (Arnold, 1992; Arnold, 1997). Филогенетическая дендрограмма для 26 видов этого рода, построенная на основе морфологических признаков, совпадает с таковой, построенной на основе ядерного маркера ДНК. Филогенетические деревья, построенные на результатах анализов ядерных и хлоропластных маркеров ДНК, существенно различаются между собой (Arnold et al., 1992). Несовпадение данных по ядерным и хлоропластным маркерам говорит об имевшей место в древности гибридизации и задержке в геноме чужеродной хлоропластной ДНК (Arnold, 1992). Древняя интрогрессия показана в роде *Gossypium* (Rieseberg, 1995; Wendel et al., 1991).

Гибридное видообразование

Для стабилизации межвидовых гибридов существенны следующие условия (Грант, 1984; Rieseberg, 1997; Rieseberg, Carney, 1998):

1) преодоление стерильности и низкой жизнеспособности, характерных для гибридов первого поколения F_1 ;

2) РИ вновь образовавшегося гибрида от родителей;

3) наличие подходящих свободных ниш и селективное преимущество в них гибридов.

Гибридное видообразование может осуществляться на том же уровне пloidности, что и у родителей (гомопloidное видообразование), но гораздо чаще связано с увеличением уровня пloidности (аллополипloidия).

Аллополипloidное видообразование

Аллополипloidия — очень быстрый и распространённый способ гибридного видообразования у цветковых растений и папоротников (Brochman, Soltis, Soltis, 1992; Soltis, Soltis, 1993; 2000). Среди ПКСМ примерно 70% видов возникли путём аллополипloidии или удвоения хромосомного набора гибрида. Считается, что этот способ позволяет мгновенно преодолеть стерильность гибрида и репродуктивно изолировать его от родителей, то есть соблюсти два условия его стабилизации.

В XX веке аллополиплоидное видообразование было подтверждено на обширном фактическом материале путём исследования кариотипов, поведения хромосом в мейозе, фенольных соединений, белков-аллозимов, ДНК и РНК (Soltis, Soltis, 1993).

Хорошо изучено видообразование в роде *Tragopogon*. В 1900 году в Северную Америку были интродуцированы три вида козлородника — *Tragopogon dubius*, *T. porrifolius*, *T. pratensis*. На востоке штата Вашингтон в 1949 году были зарегистрированы их тетраплоидные гибриды. При гибридизации *T. dubius* × *T. porrifolius* возник гибрид *T. mirus*. При гибридизации *T. dubius* × *T. pratensis* возник *T. miscellus* (Soltis et al., 1995). Исследована морфология, мейотические хромосомы, сделан генетический анализ хлоропластной и ядерной ДНК аллополиплоидов. Оба аллополиплоида морфологически отличны и репродуктивно изолированы от родительских видов, поскольку продукты бэк-россинга — триплоиды, большей частью стерильные. Структурные хромосомные различия между 3 родительскими видами предотвращают спаривание хромосом у их гомоплоидных гибридов, делая их гаметы нежизнеспособными. Фертильность восстанавливается через удвоение хромосом. В результате у гибридов-аллополиплоидов каждой хромосоме находится пара и мейоз протекает успешно.

Анализ изотимов, ядерных и хлоропластных маркеров ДНК показал, что аллополиплоиды возникали политопно и многократно. *T. miscellus* возникал от 2 до 21 раза, *T. mirus* возникал 5—9 раз (Soltis, Soltis, 1993). Политопное видообразование, по-видимому, характерно для многих аллополиплоидов. Наблюдая у гибридов cpDNA, наследуемую от матери, можно понять направление генного потока при скрещивании. Для *T. mirus* материнским растением во всех случаях служил *T. dubius*, т.к. только от него во всех случаях он получал cpDNA. Для *T. miscellus* родителями служили оба вида — *T. dubius* и *T. pratensis*. Наблюдение за расселением новых видов, их экологией, морфологией показало, что оба аллополиплоида неуклонно повышают свою численность на востоке штата Вашингтон и на севере Идахо. В настоящее время *T. miscellus* стал одним из самых распространённых сорняков в окрестностях г. Спокан, штат Вашингтон.

Появление новых видов-аллополиплоидов наблюдалось в эволюции многих культур, таких, например, как хлопок и пшеница, и облегчило эволюцию признаков, полезных для человека. Особо важную роль сыграла аллополиплоидия в эволюции *Gramineae* (Stebbins, 1985).

Один из наиболее интересных случаев гибридизации известен в роде *Brassica*. В 1935 году учёный U предположил, что 3 вида — *Brassica nigra* (чёрная горчица), *B. oleracea* (вид, давший брокколи, брюссельскую капусту, кочанную капусту, цветную, калли и кольраби) и *B. rapa* (= *B. campestris*, турнепс) дали при гибридизации 3 других вида-аллополиплоида. Их взаимосвязи известны под названием «треугольника U». Они были подтверждены многочисленными исследованиями генома (Soltis, Soltis, 1993; Song et al., 1988). Известен случай межродового аллополиплоида *Raphanobrassica* — в 1920 году Г. Д. Карпеченко попытался создать капустно-редечный гибрид, имеющий листья капусты и корнеплоды редьки. Он нашёл фертильные особи гибридов, полученных при слиянии нередуцированных гамет. Они были аллотетраплоидами с $2n = 36$. Однако, гибрид не оправдал ожиданий — он имел листья редьки и корни капусты (Карпеченко, 1927; Soltis, Soltis, 1993).

Гибридное видообразование на гомоплоидном уровне

Гибридное видообразование на гомоплоидном уровне менее распространено и в меньшей степени доказано в ходе молекулярных и эколого-генетических исследований (Rieseberg, 1997; Rieseberg, Carney, 1998). Однако со времени выхода книги В. Гранта (1984) появились новые теоретические и экспериментальные сведения. Известно более 50 примеров образования гомоплоидных гибридов из 20 семейств, в 17 случаях исследованы молекулярные маркеры (Rhymer, Simberloff, 1996; Rieseberg, 1997).

1. Первый важный фактор успеха гомотропных гибридов — *преодоление низкой фертильности и жизнеспособности гибридов*.

Фертильность гибридов сильно варьирует в зависимости от генотипов родителей, участвующих в скрещивании. Например, у гомотропных гибридов *Helianthus anomalus* × *H. annuus* было 1,8—4,1% фертильной пыльцы, а у гибридов *H. anomalus* × *H. petiolaris* — 2—58,4% фертильной пыльцы.

Фертильность в гибридных линиях быстро восстанавливается. При экспериментальном скрещивании *H. annuus* × *H. petiolaris* получили 3 синтетические гибридные линии, сходные с природным *H. anomalus*. Если у гибридов первого поколения было $5,6 \pm 2,21\%$ фертильной пыльцы, то уже через 4 поколения скрещивания гибридов или бэккроссинга уже было $91,8 \pm 4,47\%$ фертильной пыльцы. (Ungerer et al., 1998). Восстановлению фертильности способствует расщепление гибридов и отбор.

Гибриды первых поколений бывают менее жизнеспособными, чем родители из-за нарушения адаптивных генных комбинаций, что известно как явление *аутбредной депрессии*. Причины его — хромосомные различия, разрушение коадаптированных генных комплексов или то и другое вместе. Однако пониженная приспособленность гибридов не всегда является правилом. У культурных видов известно явление *гетерозиса* (мощного развития гибридов F_1). Причины его неясны, возможно играют роль высокая гетерозиготность, доминирование и сверхдоминирование отдельных генов, эпистаз (подавление влияния) вредных рецессивных аллелей. Среди диких видов гетерозис проявляется реже — в родах *Artemisia*, *Iris* и *Oryza*. Степень гетерозиса или депрессии гибридов, вероятно, связана с генетической конституцией родителей. Высокая жизнеспособность гибридов более вероятна, когда постзиготические барьеры РИ слабы, и гибриды осваивают новую территорию или условия среды меняются (Грант, 1984; Rieseberg, 1997).

Если гибридный вид будет более жизнеспособным во всех местообитаниях, чем родительские формы, то он быстро их вытеснит. Если же гибрид всегда будет менее жизнеспособен по сравнению с родительскими формами, то он не сможет существовать на одной территории с ними, а выживет только в особых местообитаниях.

Но даже если в среднем гибриды менее жизнеспособны в местообитаниях родителей, иногда образуются очень мощные гибриды, процветающие в местообитаниях родителей и за их пределами. Например, гибрид от скрещивания североамериканского *Platanus occidentalis* со средиземноморским *Platanus orientalis*, возникший спонтанно в Англии при интродукции платанов в Лондоне — *Platanus* × *acerifolia* — оказался очень устойчив к угольной пыли, дыму, плотной почве и другим городским условиям. Он распространился в крупных городах как в пределах ареалов родительских видов, так и за пределами их ареалов, где родители не выживали, то есть оказался более жизнеспособен. Он даже угрожает поглотить в Калифорнии местный редкий вид *P. racemosa* (Rhymer, Simberloff, 1996).

2. Второй необходимый фактор стабилизации гибридов — *создание барьеров РИ*, ограничивающих разрушение гибридного генотипа. Различают механизмы РИ, действующие до оплодотворения (*презиготические*) и действующие после оплодотворения (*постзиготические*) — они снижают жизнеспособность и фертильность гибридов. Обычно в изоляции гибриды играют роль как те, так и другие барьеры.

Среди **презиготических барьеров РИ** особенно важны экологическая изоляция, поскольку гибриды должны занять иную экологическую нишу, нежели родители, и этологическая изоляция. Примеры внешней изоляции гибридов встречаются в высокогорьях, где смежные местообитания различаются довольно сильно. Гибрид *Rhododendron intermedium*, полученный при скрещивании *R. ferrugineum* × *Rh. hirsutum* в Альпах (Грант 1984, Kerner, 1894—1895) изолирован от родительских видов за счёт иной окраски цветков, поведения пчёл и иных почвенных требований. В горной Азии *Pinus densata* — гибрид *P. tabulaeriformis* × *P. yunnanensis* — растёт высоко в горах, где не встречается ни один из его родителей, растущих ниже (Wang et al., 2001). Гибрид *Penstemon spectabilis* и

его родители *P. centranthifolius* и *P. grinnellii* изолированы за счёт разной формы и окраски цветков и работы разных опылителей (Грант, 1984).

Постзиготические барьеры РИ — это слабость или нежизнеспособность гибридов, стерильность гибридов, разрушение гибридов поздних поколений, хромосомные перестройки (Rieseberg, Carney, 1998).

Хромосомные перестройки (транслокации) ведут к низкой фертильности гетерозигот по ним. У гибридов двух видов чечевицы (*Lens culinaris* × *L. ervoides*), различающихся по транслокации, было менее 65% фертильной пыльцы, в то время как гомозиготы по транслокации имели более 85% фертильной пыльцы (Rieseberg et al., 2000). Большинство видов *Helianthus* отличаются по 1-нескольким транслокациям, их наличие коррелирует с низкой жизнеспособностью пыльцы у гибридов (Rieseberg, Carney, 1998).

Muntzing (1930) предположил, что хромосомные перестройки у гибридов поздних поколений могут изолировать их от родителей, а благодаря инбридингу (при самоопылении или родственном скрещивании) гибридная популяция становится гомозиготной по уникальным комбинациям факторов хромосомной стерильности, и перестройки закрепляются. Эти предпосылки послужили основой для создания, по крайней мере, двух моделей гомотипного гибридного видообразования, связанных с хромосомными перестройками.

Stebbins (1957) и Grant (1958) предложили **рекомбинационную модель** видообразования (Грант, 1984). Суть её в том, что два родительских вида, изолированных хромосомными перестройками, при скрещивании могут дать редкий гибридный сегрегант с новой комбинацией взаимно сбалансированных хромосомных перестроек. Гибрид воспроизводится за счёт самоопыления и изолирован от родителей барьером хромосомной стерильности. Экспериментальные подтверждения этой модели получены на *Crepis tectorum*, на *Elymus glaucus* (*E. glaucus* × *Sitanion jubatum*), *Gilia inconspicua* (*G. malior* × *G. modocensis*) (Грант, 1984).

В эксперименте скрещивали две линии *Crepis tectorum*, различающиеся по реципрокным транслокациям. При самоопылении полустерильного F₁ получено фертильное F₂, гомозиготное по обеим транслокациям, полустерильное при скрещивании с родителями. Недостаток этого опыта — малое число проанализированных поколений и изначальная слабость барьеров стерильности между родителями и гибридом.

При экспериментальном скрещивании *Elymus glaucus* × *Sitanion jubatum* получено 4 семени F₁ (Stebbins, 1957). Удалось получить одно семя бэккросса, скрестив гибрид F₁ с родителем *E. glaucus*. Бэккросс имел 30% фертильных семян, а после двух поколений самоопыления фертильность восстановилась до 88—100%, но скрещивания с родителями не получалось (фертильность 0—3%). Этот вариант говорит о достаточности бэккроссинга для образования гибрида, изолированного от родителей. Потомство от возвратного скрещивания получить легче, чем потомство F₂.

В опытах показано, однако, что, даже если гибриды преодолели барьер стерильности, они остаются конституционно слабыми и идёт их разрушение или возврат к признакам одного из родителей. Это говорит о редкости рекомбинационного видообразования в природе. Пока известно очень небольшое число видов, достоверно возникших в природе путём рекомбинационного видообразования. Одним из них является *Gilia achilleifolia*. Считается, что этот диплоидный вид возник в Калифорнии в результате гомотипной гибридизации *G. capitata* × *G. angelensis*. По морфологическим признакам растения *G. achilleifolia* занимают промежуточное положение между родительскими видами, кроме того, они крайне изменчивы, что выражается в дифференциации его на локальные расы, близкие к одному или другому родителю. В настоящее время родительские виды гибридизируют между собой в природе, что свидетельствует об их слабой репродуктивной изоляции, а возникающие при этом интрогрессивные формы морфологически сходны с *G. achilleifolia*. Часть хромосом гибрида гомологична, а часть — негомологична хромосомам родительских таксонов (Грант, 1984).

Templeton (1981) предложил **модель видообразования с постепенным формированием хромосомных и генных барьеров стерильности** между гибридами и родителями

ми. Согласно ей, отбор поддерживает гибриды с высокой фертильностью и жизнеспособностью, и побочным продуктом такого отбора являются хромосомные и генные факторы стерильности, изолирующие гибридов от родителей. Гибриды при этом возобновляются посредством инбридинга, который способствует фиксации хромосомных перестроек.

В пользу этой модели свидетельствуют данные о быстрой эволюции кариотипа у видов *Helianthus*. Молекулярными методами доказано, что два широко распространённых в США диплоидных вида — *H. annuus* и *H. petiolaris* — в прошлом гибридизировали с образованием трёх видов — *H. anomalus*, *H. deserticola* и *H. paradoxus* (Rieseberg, Wendel, 1993). У всех трёх $n = 17$. Эти три вида ныне обособлены географически и морфологически от обоих родителей, но имеют аллозимы и повторяющиеся последовательности рибосомальной ядерной ДНК от обоих родителей, а хлоропластную ДНК — от одного или обоих родителей (Rieseberg, 1997: 379; Rieseberg, Carney, 1998).

От тех же двух родителей получили ряд искусственных гибридных линий. Родители отличались последовательностью хромосомных участков в 11 хромосомах из 17 (3 инверсии и 7 транслокаций). Однако у гибридов возникли и новые **хромосомные перестройки**, отличные от тех, что различали родителей. У одного из гибридов в 7 из 11 различающихся хромосом был иной порядок участков (произошло 3 разрыва, 3 слияния и 1 дупликация) по сравнению с родителями. Через 5—10 поколений гибриды до некоторой степени восстановили фертильность, но благодаря хромосомным перестройкам все три гибрида были полустерильны по отношению к родителям (Rieseberg, 1995; 1997; Rieseberg, Carney, 1998). Их отличали три разрыва, 3 слияния и один повтор. Расчёты показали, что *H. anomalus* стабилизировался менее чем за 60 поколений (Rieseberg et al., 2000).

Помимо хромосомных перестроек, в создании барьеров стерильности принимают участие особые гены и цитоплазматические факторы.

3. Третий фактор *стабилизации гибридов* — наличие пригодной *экологической ниши и селективное преимущество* в ней гибридов.

Arnold и Hodges (1995, цит. по: Arnold, 1997) сопоставили приспособленность гибридных и родительских особей. В 5 из 37 примеров гибриды превосходили родителей по приспособленности, в 15 случаях имели равную с родителями приспособленность, в 7 случаях имели промежуточную приспособленность и в 10 случаях были менее приспособлены, чем родители.

Экспериментально показано, что гибриды могут отличаться от родителей по экологическим требованиям и могут занять новую нишу, в которой обладают наибольшей приспособленностью (Ellstrand, Schierenbeck, 2000). Хотя гибридное видообразование начинается в условиях симпатрии с родителями, по мнению Charlesworth (1995), оно более вероятно, если группа гибридных растений колонизирует новое местообитание и станет пространственно или экологически изолирована от родителей.

Начало гибридного видообразования более вероятно в малых периферических популяциях или метапопуляциях на границе видового ареала (Levin, 1993). В мелких популяциях создаются более подходящие условия для возникновения гибридов — малая популяция служит мишенью для опыления чужой пылью, в ней выше число межвидовых скрещиваний (Ellstrand, 1992). Гибриды в ней первоначально изолированы от родителей внешними факторами — расстоянием, экологическими и этологическими факторами.

В мелкой изолированной гибридной популяции действуют такие явления как 1) дрейф генов; 2) фиксация хромосомных перестроек, ведущих к возникновению внутренних барьеров РИ, которые изолируют их от родителей; 3) накопление мутаций и освобождение прежде скрытой изменчивости, проявляющейся на новом генетическом фоне (Levin, 1993); 4) более быстрый и эффективный отбор на жизнеспособность и фертильность гибридов.

После стабилизации при наличии подходящих условий гибриды могут широко распространиться, не скрещиваясь с родителями.

Выводы

Межвидовая гибридизация важна в эволюции ВР как источник новых генных комбинаций для уже существующих видов и как механизм образования новых видов.

Результаты гибридизации в эволюции ВР неоднозначны и зависят от стечения многих случайных факторов.

1. Интенсивный обмен генным материалом между видами без РИ может привести к слиянию видов или, наоборот, к усилению барьеров РИ между ними.

2. Интрогрессивная гибридизация в природе может быть важна в эволюции ВР как источник новых генных комбинаций. Интрогрессия, или обмен генетическим материалом через бэккросинг, может привести к обогащению одного или обоих видов новым генетическим материалом, приводя к расширению их адаптивных возможностей, расселению и дальнейшей эволюции.

3. Судьба интрогрессантов при условии их РИ от родителей тоже может быть разной — слабые отмирают отбором, а занимающие новые ниши расширяют ареал и экологическую амплитуду.

4. Гибридизация может служить механизмом видообразования. Последнее возможно, если гибрид будет изолирован от родителей внешними или внутренними барьерами РИ, способен к самостоятельному воспроизведению и займёт в природе особую нишу. Применение молекулярных методов исследования показало важную роль гибридизации в становлении многих видовых комплексов.

Благодарности

Приношу искреннюю благодарность д.б.н. П. Ю. Жмылеву за неоценимую помощь при подготовке материала и А. А. Синюшину за ценные замечания по тексту.

Список литературы

- Грант В. Видообразование у растений. Пер. с англ. М., Мир: 1984. 528 с.
- Карпеченко Г. Д. Полиплоидные гибриды *Rhaphanus* L. \times *Brassica oleracea* L. // Труды бюро прикл. ботан., генет. и селекции. 1927. Vol. 17. С. 305—410.
- Anderson E. Hybridization of the habitat // *Evolution*. 1948. Vol. 2. P. 1—9.
- Anderson E. Introgressive hybridization. New York: J. Wiley and Sons, 1949.
- Anderson E., Stebbins G. L. Hybridization as an evolutionary stimulus // *Evolution*. 1954. Vol. 8. P. 378—388.
- Arnold M. L. Natural hybridization as an evolutionary process // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1992. Vol. 23. P. 237—261.
- Arnold M. L. Natural hybridization and Louisiana irises // *BioScience*. 1994. Vol. 44. P. 141—147.
- Arnold M. L. Natural hybridization and Evolution. New York, Oxford: Oxford University Press, 1997. 215 p.
- Bailey J. P., Stace C. A. Chromosome banding and pairing behaviour in *Festuca* and *Vulpia* (*Poaceae*, *Pooideae*) // *Plant Syst. Evol.* 1992. Vol. 182. P. 21—28.
- Brochman C., Soltis P. S., Soltis D. E. Recurrent formation and polyphyly of nordic polyploids in *Draba* (*Brassicaceae*) // *American Journ. Bot.* 1992. Vol. 79. P. 673—688.
- Charlesworth D. Evolution under microscope // *Current Biology*. 1995. Vol. 5. P. 835—836.
- Ellstrand N. C., Schierenbeck K. A. Hybridization as a stimulus for the evolution of the invasiveness in plants // *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 2000. Vol. 97. P. 7043—7050.
- Ellstrand N. C., Whitkus R., Rieseberg L. H. Distribution of spontaneous plant hybrids // *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 1996. Vol. 93. P. 5090—5093.
- Grant V. The regulation of recombination in plants // *ColdSpring Harbor Symposia Quant. Biol.* 1958. Vol. 23. P. 337—363.
- Grant V. The origin of adaptations. New York: Columbia University Press, 1963.
- Heslop-Harrison R. G. Hybrid zones: windows on evolutionary process // *Oxford Surv. Evol. Biol.* 1990. Vol. 7. P. 69—128.
- Kerner A. The Natural History of Plants. 2 vols. Translation. London: Blackie and Son, 1894—1895.

- Knobloch I. W.* Intergeneric hybridization in flower plants // *Taxon*. 1971. Vol. 21.
- Levin A.* Hybridization and Evolution — a discussion // *Taxon*. 1970. Vol. 19. P. 167—171.
- Levin D. A.* Local speciation in plants: the rule not the exception // *Systematic Botany*. 1993. Vol. 18. № 2. P. 197—208.
- Muntzing A.* Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis* // *Hereditas*. 1930. Vol. 13. P. 185—341.
- Paterniani E.* Selection for reproductive isolation between two populations of maize, *Zea mays* L. // *Evolution*. 1969. Vol. 23. P. 534—547.
- Rhymer J. M., Simberloff D.* Extinction by hybridization and introgression // *Annual Reviews in Ecology and Systematics*. 1996. Vol. 27. P. 83—109.
- Rieseberg L. H.* The role of hybridization in evolution: old wine in new skins // *American Journal of Botany*. 1995. Vol. 82. № 7. P. 944—953.
- Rieseberg L. H.* Hybrid origins of plant species // *Annual Review in Ecol. Syst.* 1997. Vol. 28. P. 359—389.
- Rieseberg L. H., Carney S. E.* Plant hybridization. Tansley Review No. 102 // *New Phytologist*. 1998. Vol. 140. P. 599—624.
- Rieseberg L. H., Baird S. J. E., Gardner K. A.* Hybridization, introgression, and linkage evolution // *Plant Molecular Biology*. 2000. Vol. 42. P. 205—224.
- Rieseberg L. H., Ellstrand N. C.* What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization? // *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1993. Vol. 12. P. 213—241.
- Rieseberg L. H., Wendel J. F.* Introgression and its consequences in plants. // *Hybrid zones and the evolutionary process* (ed. R. G. Harrison). Oxford: Oxford University Press, 1993. P. 70—109.
- Stace C. A.* The importance of rare events in polyploid evolution // *Evolutionary Patterns and processes*. The Linnean Society of London, 1993. 157—169.
- Soltis D. E., Soltis P. S.* Molecular data and the dynamic nature of polyploidy // *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1993. Vol. 12. № 3. P. 243—273.
- Soltis P. S., Soltis D. E.* The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids // *Proceedings of the national Academy of Sciences. U.S.A.* 2000. Vol. 67. № 13. P. 7051—7057.
- Soltis P. S., Plunkett G. M., Novak S. J., Soltis D. E.* Genetic variation in *Tragopogon* species: additional origins of the allotetraploids *T. mirus* and *T. miscellus* (*Compositae*) // *Amer. Journ. of Botany*. 1995. Vol. 82. № 10. P. 1329—1341.
- Song K. M., Osborn T. C., Williams P. H.* *Brassica* taxonomy based on nuclear restriction fragment length polymorphism (RFLPs). I. Genome evolution of diploid and amphidiploid species // *Theor. Appl. Genet.* 1988. Vol. 5. P. 784.
- Stebbins G. L. Jr.* Self fertilization and population variability in the higher plants // *American Naturalist*. 1957. Vol. 91. P. 337—354.
- Stebbins G. L.* Polyploidy, hybridization and the invasion of new habitats // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1985. Vol. 72. № 4. P. 824—832.
- Templeton A. R.* Mechanisms of speciation — a population genetic approach // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1981. Vol. 12. P. 23—48.
- Ungerer M. C., Baird S. J. E., Pan J., Rieseberg L. H.* Rapid hybrid speciation in wild sunflowers // *Proceedings of the national Academy of Sciences. U.S.A.* 1998. Vol. 95. P. 11757—11762.
- Wang Xiao-Ru, Szmidt A. E., Savolainen O.* Genetic composition and diploid hybrid speciation of a high mountain pine, *Pinus densata*, native to the Tibetan Plateau // *Genetics*. 2001. Vol. 159. P. 337—346.
- Wendel J. F., Stewart J. McD., Rettig J. H.* Molecular evidence for homoploid reticulate evolution among Australian species of *Gossypium* // *Evolution*. 1991. Vol. 45. № 3. P. 694—711.

КРИПТОГАМНЫЕ МАКРОФИТЫ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ: РАЗНООБРАЗИЕ, СООБЩЕСТВА, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ

Е. В. Чемерис, А. А. Бобров

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: lechem@ibiw.yaroslavl.ru

Введение

При проведении гидробиотических исследований пресных водоёмов и водотоков очень часто не учитываются широко распространённые, видимые невооружённым глазом, типично водные растения — макроскопические колониальные и многоклеточные водоросли разных отделов, лишайники, печеночники и мхи, так называемые, криптогамные («тайнобрачные») макрофиты. Они не только встречаются повсеместно, но могут за короткий промежуток времени размножиться в огромном количестве и стать основными поставщиками первичной продукции в водных экосистемах. Самые массовые, заметные и значимые из криптогамов — это макроскопические зелёные нитчатые водоросли (*Chlorophyta*), жёлтозелёные сифоновые (*Xanthophyta*), пресноводные красные, или багрянки (*Rhodophyta*), крупные, сложно устроенные харовые водоросли (*Charophyta*), а также водные печёночники и зелёные мхи (*Bryophyta*).

Всплывшие маты нитчаток, заросли харовых, студенистые куртинки багрянок, «бороды» водных мхов — важная составляющая растительного покрова пресноводных экосистем. Поселяясь в неприемлемых для цветковых растений условиях (слабая освещённость, низкая или наоборот высокая температура воды, сильная минерализация, высокая скорость течения), на недоступных субстратах (валуны, подвижный песок, незакреплённый ил, затопленная древесина), криптогамы создают таким образом «почву» для жизни массы разнообразных беспозвоночных, места для нереста, убежища и нагула рыб. В некоторых условиях криптогамные макрофиты выступают в роли доминантов и эдификаторов, определяют характер водоёма или водотока и его населения. Так, например, в холодноводных олиготрофных северных и горных реках и озёрах растительный покров преимущественно представлен макроскопическими видами водорослей, печёночников и мхов.

Разрастаясь в больших количествах, эти виды способны сильно изменять условия среды, как в микроэктопах в непосредственной близости от зарослей, так и в водоёме или водотоке в целом. В зарослях макрофитов уменьшается скорость течения, накапливается ил, песок, детрит, в воде изменяется содержание кислорода и углекислого газа в разное время суток, повышается температура; массовое разрастание влияет на световой режим, изменяет pH. Плавающие скопления так называемой «тины» (*Cladophora* Kütz., *Oedogonium* Link, *Spirogyra* Link и др.) способны практически полностью погребать под собой другие виды, лишая их доступа к питательным веществам, свету, кислороду. Таким образом, криптогамные макрофиты и их сообщества такие же полновесные составляющие водной флоры и растительности пресноводных объектов как и высшие растения, а вспышки их развития — неотъемлемая часть динамических процессов.

С сожалением можно отметить, что только в очень немногочисленных отечественных гидробиотических работах приведены списки видов и сообществ криптогамных макрофитов для пресных вод (Комулайнен, 1990; Свириденко, 2000; Папченков, 2001; и некоторые др.). Хотя в отечественной литературе работы систематического плана по отдельным семействам и видам, а также сводки по флористическому составу водорослей или мохообразных разных территорий выходят достаточно регулярно. Однако, в таких работах сведений по экологии и биологии пресноводных криптогамов крайне мало, ещё меньше данных об их фитоценотической роли, продуктивности и др. За рубежом ситуа-

ция принципиально отличается — макроводоросли и водные мохообразные исследуются наряду с сосудистыми растениями давно и разносторонне (Sauer, 1937; Roll, 1939; Panknin, 1941; Krausch, 1964; Hynes, 1972; Weber-Olderup, 1974, 1977; Holmes, Whitton, 1975; Johansson, Kronborg, 1975; Arendt, 1982; Eloranta, Kwandrans, 1996; и др.). Интересно, что в практике изучения морских и эстуарных экосистем отечественными исследователями все макроскопические виды растений изучаются вместе (!) (Калугина-Гутник, 1975; Кукк, 1978; Возжинская, 1986; и др.) и такой подход, на наш взгляд, надо только приветствовать.

Теперь немного о видовом разнообразии, сообществах и значении разных групп криптогамных макрофитов в пресноводных экосистемах.

Водоросли

Водоросли — самая распространённая группа в различных водных объектах. Они представляют собой довольно просто устроенные организмы, максимально приспособленные к водной среде, т.к. с момента возникновения их эволюция была связана преимущественно с водой. Именно этим можно объяснить их процветание в водоёмах и водотоках всех типов в настоящее время. Макроскопические размеры имеют представители разных отделов водорослей: *Cyanophyta*, *Chrysophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta*, *Xanthophyta*, *Chlorophyta*, *Charophyta* и некоторые др., обитающие как в пресных, так и в солоноватых водах. Из пресноводных массовых видов чаще всего обращают на себя внимание разнообразные представители классов *Ulotrichophyceae*, *Siphonophyceae*, *Conjugatophyceae* отдела *Chlorophyta*, имеющие преимущественно нитчатый таллом (за редким исключением, например, виды *Enteromorpha* Link), и виды класса *Xanthosiphonophyceae* отдела *Xanthophyta* с сифональным строением таллома. Среди первых это в основном виды родов *Cladophora*, *Mougeotia* C. Agardh, *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Ulothrix* Kütz., *Zygnema* C. Agardh, среди вторых — представители *Vaucheria* DC. Их скопления характерны для стоячих и текущих вод. Особенно многочисленны эти виды в местах с подвижной водой (волнение, прибой, течение), где движение воды даёт дополнительные преимущества, т.к. постоянное возобновление воды около водорослей усиливает поглощение биогенов в среднем в два раза, а интенсивность дыхания на 30—40%, также течение препятствует поселению на крупных водорослях микроскопических обрастателей и бентофагов (Петров, 1977). Вспышки развития таких водорослей, как правило, носят временный характер и связаны, как с сезонными изменениями среды (температура воды, продолжительность светового дня), так и с деятельностью человека (загрязнение органическими сельскохозяйственными и пищевыми стоками, смыв удобрений с полей, расположенных на водосборах, рекреационная нагрузка и т.д.). Пики развития нитчаток в основном приходятся на весну и начало лета, а также на период межени ближе к осени, когда вода достаточно прохладная и ослаблена конкуренция со стороны цветковых. Однако, в олиготрофных холодноводных водотоках и водоёмах чёткой привязанности к сезонам не наблюдается, нитчатые и сифоновые водоросли могут развиваться круглый год без резких количественных всплесков.

Наиболее обычные в водных экосистемах представители зелёных нитчатых: *Cladophora glomerata* (L.) Kütz., *C. fracta* (O. F. Müll. ex Vahl) Kütz., *C. rivularis* (L.) C. Hoek (нитчатые кладофоры), *C. aegagropila* (L.) Rabenh., *C. cornuta* F. Brand, *C. koktschetavensis* Sviridenko (эгагропильные кладофоры), *Draparnaldia mutabilis* (Roth) Cedergr., *Stigeoclonium tenue* (C. Agardh) Kütz. (хетофоровые), *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, *Ulothrix zonata* (Weber et D. Mohr) Kütz. (улотриксковые), *Mougeotia scalaris* Hassall, *Spirogyra crassa* Kütz., *S. fluviatilis* Hilse, *S. maxima* (Hassall) Wittr., *Zygnema cruciatum* (Vauch.) C. Agardh, *Z. pectinatum* C. Agardh. (зигнемовые), *Oedogonium capillare* (L.) Kütz. (эдогоНИЕВЫЕ); среди жёлтозелёных сифоновых: *Vaucheria aversa* Hassall, *V. dichotoma* (L.) C. Agardh, *V. geminata* (Vauch.) DC., *V. sessilis* (Vauch.) DC., *V. terrestris* (Vauch.) Lyngb.

Таблица 1. Сообщества *Cladophora glomerata*. Acc. Cladophoretum glomeratae (1—3), Vaucherio-Cladophoretum (4—6)

№ описания	1	2	3	4	5	6
Площадь описания, м ²	8	5	25	15	20	21
ОПП, %	100	100	85	90	75	70
Глубина, м	1.5	0.1	0.1-0.7	0.05-0.15	0.1-0.4	0.05-0.1
Грунт, субстрат	и.-г.	п.	г.-п.	к.+в.	к.+в.	к.
Скорость течения, м/с	0	0.1	0	0.7	0.7	0.7-0.9
Число видов	4	5	4	5	4	4
х. в. ассоциаций и более высоких синтаксонов Cladophoretea						
<i>Cladophora glomerata</i>	5	5	5	5	4	2
<i>Vaucheria sessilis</i> f. <i>clavata</i> (Vauch.) Heering	+	4
х. в. Charetea fragilis						
<i>Chara vulgaris</i> L.	.	.	+	.	.	.
х. в. Potamogetonion pectinati, Potamogetonetea						
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	.	.	+	.	.	.
х. в. Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae						
<i>Fontinalis antipyretica</i> L. ex Hedw.						
var. <i>gracilis</i> (Lindb.) Schimp.	+	+
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	.	.	.	+	.	.
х. в. Batrachion fluitantis, Potamogetonetea						
<i>Batrachium kauffmanii</i> (Clerc) V. Krecz.	.	.	.	+	.	+
<i>Agrostis stolonifera</i> L. f. <i>fluitans</i> Glück	г	.
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.
f. <i>submersa</i> Glück	+
Прочие						
<i>Lemna minor</i> L.	+	1	+	+	.	.
<i>Lemna trisulca</i> L.	.	.	.	1	.	.
<i>Bidens frondosa</i> L.	.	г
<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach	.	г
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	.	+

Примечание. Здесь и далее: х. в. — характерный вид; в. — валуны, г.-п. — глинисто-песчаный, и.-г. — илисто-глинистый, к. — каменистый, п. — песчаный. Обилие-покрытие видов дано в баллах шкалы Браун-Бланке. Полуширным выделены баллы характерных таксонов ассоциаций.

Описания. 1) Костромская обл., Островский р-н, ус. Щельково, р. Куекша, пруд, 11.08.2002, А. Бобров; 2) Московская обл., Подольский р-н, ус. Остафьево, р. Любучи, в русле на слабом течении, 02.07.2002, он же; 3) Казахстан, окр. г. Астана, р. Ишим, ниже города, заводь, 24.10.2005, он же; 4) Ярославская обл., Первомайский р-н, выше д. Пустынь, р. Соть, у моста, 22.07.2001, Е. Чемерис; 5) Тверская обл., Весьегонский р-н, окр. д. Мышкино, р. Сыроверка, перекат, 27.06.1995, А. Бобров, Е. Чемерис; 6) Ивановская обл., Заволжский р-н, д. Белоногово, р. Локша, перекат (бетонные плиты выше моста), 10.08.2002, А. Бобров.

Зелёные нитчатые и жёлтозелёные сифоновые водоросли, обитающие в пресных водоёмах, формируют своеобразные низко организованные сообщества. Они встречаются в стоячей или проточной воде, на разнообразных грунтах и глубинах. В водоёмах одни из самых обычных сообщества *Cladophora glomerata* и *C. fracta*. Ценозы первого вида (асс. Cladophoretum glomeratae Sauer 1937) (табл. 1) распространены в озёрах, прудах, речных плёсах и т.д. с нейтральными или слабо щелочными, пресными или солоноватыми водами, как правило, с повышенным трофическим статусом (мезо-, но чаще эвтрофными) или испытывающими органическое загрязнение. В сходных условиях произрастают и сообщества второго вида (асс. Cladophoretum fractae Sauer 1937), но они способны выживать в условиях более сильного органического загрязнения и даже выносят присутствие некоторых токсических веществ. На речных перекатах и стремнинах весьма обычны ценозы с доминированием *C. glomerata* и/или *V. sessilis* (асс. Vaucherio-Cladophoretum

Weber-Oldecop ex A. A. Bobrov et al. 2005) (табл. 1). Отмечены при скоростях течения от 0.2 до 1.2 м/с, на глубинах 0.1—1 м и каменистых грунтах (галечники, валунные скопления и т.п.). Они предпочитают чистые, прохладные, богатые кислородом (олиго- или мезотрофные) воды с нейтральной и слабо щелочной средой, средней минерализацией и умеренной жёсткостью.

Для глубоких и чистых озёр характерны сообщества *Vaucheria dichotoma* (acc. Nitello-Vaucherietum dichotomae (S. Pass. 1904) Krausch 1964), а также эгагропильных кладофор *Cladophora aegagropila* и *C. koktschetavensis* (acc. Aegagropiletum holsaticae (Jöns 1934) Sauer 1937 и Cladophoretum koktschetavensis Sviridenko in A. A. Bobrov et al. 2005). В озёрах они располагаются на глубинах от 2—5 м до самых нижних пределов распространения макрофитной растительности — 12—20 м, на каменистых и илистых грунтах. Фитоценозы *Vaucheria dichotoma* отмечены и в реках, при низких температурах воды (6—14°C), в самом начале лета или совсем уже осенью. Встречаются и другие фитоценозы нитчаток, например, сообщества *Ulothrix zonata* (acc. Ulothricetum zonatae Sauer 1937). Они, по-видимому, нередки в различных водных объектах, выдерживают значительное органическое загрязнение. В загрязнённых ручьях и реках на течении, на небольших глубинах, песчаных, песчано-каменистых, часто заиленных грунтах могут быть обнаружены ценозы *Stigeoclonium tenue* (acc. Stigeoclonietum tenuis (Fjerdingsstad 1964) Arendt 1982). Отмечались сообщества *Cladophora rivularis*, *Vaucheria geminata*, *V. terrestris* и некоторых других нитчатых и сифоновых макроводорослей (Бобров и др., 2005).

Своеобразные по внешнему виду ценозы кишечницы *Enteromorpha intestinalis* из класса *Ulotrichophyceae* (acc. Enteromorphetum intestinalis ass. prov.), которые предпочитают минерализованные тёплые воды и развиваются только летом в условиях хорошего освещения на небольших глубинах. Вид часто поселяется в эстуариях, в солоноватых озёрах или поблизости от мест выхода минеральных источников, формируя практически монодоминантные ценозы, способные выносить значительное органическое загрязнение (Hynes, 1972; Кукк, 1978; Балашова, Никитина, 1989).

Продукция сообществ нитчатых водорослей может достигать значительных величин. Так, сырая фитомасса всплывших матов кладофор на малых реках с 1 м² достигает 8 кг и более. В стоячих водоёмах нитчатые водоросли продуцируют ещё большую массу. В одних только озёрах Барабинской и Кулундинской степи ежегодный урожай нитчаток составляет не менее 100000 т (Голлербах, 1951). Ранее даже были предприняты изыскания по использованию запасов нитчатых водорослей, как сырья для производства бумаги, даже создавались экспериментальные предприятия (Вележев, 1932; Воронихин, 1932, 1953). Наибольшее внимание привлекали огромные запасы нитчаток (*Cladophora*, *Rhizoclonium* Kütz.) в многочисленных озёрах Западной Сибири и Казахстана.

Иногда массовое развитие нитчаток, особенно кладофор и некоторых спирогир, связано с загрязнением воды азотными веществами. Большинство видов нитчатых водорослей способны активно связывать содержащийся в воде азот и фосфор. Например, при проведении эксперимента в естественных условиях на р. Москва в месте попадания в неё стоков ферм, в период максимального развития, водоросли вынесли с 1 га водоёма до 45 кг только одного азота (Воронихин, 1953). Эту способность используют в некоторых животноводческих хозяйствах в процессе доочистки сточных вод (Ленова, Ступина, 1990).

При очень обильном развитии нитчатки негативно влияют на биоту водоёмов и наносят вред хозяйственной деятельности человека. Они способны создавать препятствия для водного транспорта, забивать водоводы, засорять рыбацкие сети и т.д., ухудшать органолептические свойства воды, придавая ей специфичный запах, мешать нормальному функционированию экосистемы в целом (Воронихин, 1953; Caffrey, Monahan, 1999). Поглощение большого количества кислорода массами водорослей может стать причиной заморов рыб в осенне-зимний период. Обильное разрастание нитчаток вредно для молоди

рыб на рыбозаводных предприятиях, т.к. мальки запутываются в длинных нитях и гибнут (Воронихин, 1953).

Красные водоросли, или багрянки (*Rhodophyta*) — ещё одна группа криптогамных макрофитов. В подавляющем большинстве — это морские организмы. В пресных водоёмах обитают очень немногие виды, из которых макроскопические размеры имеют только некоторые представители классов *Bangiophyceae* и *Floridiophyceae*. Первый из них объединяет преимущественно пресноводные одноклеточные и колониальные формы, второй — в основном сложно устроенные морские виды и весьма немногие пресноводные. В пресных водах красные водоросли обитают в разнообразных экотопах: лужах, прудах, озёрах, водотоках. Но отдают явное предпочтение быстро текущим холодноводным рекам и ручьям. Благодаря наличию дополнительных светоулавливающих пигментов — фикоэритрина и фикоцианина, красные водоросли способны обитать при очень низкой освещённости и поселяться там, где не могут расти ни зелёные водоросли, ни мохообразные, ни тем более сосудистые растения.

Наиболее известен из пресноводных багрянок род *Batrachospermum* Roth (лягушечник; названный так из-за некоторого сходства слизистых кустиков растения со скоплениями лягушечьей икры). В настоящее время известно около 100 видов рода. Их желеобразные куртинки могут достигать довольно крупных размеров до 20—30 см, быть разнообразных оттенков от ярко-зелёных и серовато-голубых до чёрно-фиолетовых, они часто встречаются в весенних лужах, родниковых ручьях, чистых озёрах и реках, тёмных и кислых болотных водах. Наиболее распространены на территории европейской части России *Batrachospermum gelatinosum* (L.) DC. (*B. moniliforme* Roth), *B. keratophytum* Bory, *B. turfosum* Bory (*B. vagum* (Roth) C. Agardh) и др. В быстотекущих водах, на порогах, водопадах иногда встречаются представители рода *Lemanea* Bory: *L. borealis* G. F. Atk., *L. condensata* Israelson, *L. fluviatilis* (L.) C. Agardh, *L. rigida* (Sirod.) De Toni и др. Всего в мировой флоре насчитывается немногим более 20 видов этого рода (включая *Paralemanea* Vis et Sheath). Их трубчатые жёсткие, похожие на пучки плотных верёвок, слоевища прикрепляются к подводным предметам на очень быстром течении (более 1 м/с). В подобных условиях, а часто как эпифиты на леманеях, растут виды рода *Audouinella* Bory. Самый распространённый среди них — *A. hermannii* (Roth) Duby.

Красные водоросли способны формировать низкоорганизованные маловидовые, а часто и монодоминантные ценозы. Например, такие как сообщества *Batrachospermum gelatinosum* (асс. *Batrachospermetum gelatinosi* A. A. Bobrov et Chemeris 2006¹) и *B. turfosum* (асс. *Batrachospermetum vagi* Donat 1926) (табл. 2). Фитоценозы обоих распространены на участках водотоков с течением от довольно сильного до слабого, на разнообразном субстрате (валуны, галька, затопленная древесина), как правило, приурочены к выходам грунтовых вод, т.к. предпочитают стабильные микротермные условия и хорошую обеспеченность кислородом. Ценозы очень теневыносливые: могут нормально развиваться при сильном затенении береговой растительностью, нависающими берегами реки, в очень тёмных болотных водах и т.п. Сообщества *B. gelatinosum* распространены в водах с более широким диапазоном гидрохимических характеристик, тогда как фитоценозы *B. turfosum* тяготеют к мягким цветным болотным водам.

В отличие от сообществ лягушечника ценозы *Lemanea* обитают в условиях очень хорошего освещения и высокой скорости течения. Они прекрасно себя чувствуют в быстрых горных реках, на водопадах, на порожистых участках равнинных рек и т.д. Все леманеи — ярко выраженные микротермные виды, очень сильно реагируют на повышение температуры. Даже при летнем прогревании воды куртинки леманей замедляют рост, ослабляется их конкурентная способность, они покрываются эпифитными водорослями и частично разлагаются (Weber-Oldecop, 1974; собственные наблюдения).

¹ см. статью Боброва и Чемерис в этом сборнике, стр. 117.

Таблица 2. Сообщества *Batrachospermum gelatinosum*, *B. turfosum* и видов *Lemanea*.
Асс. *Batrachospermetum gelatinosi* (1, 2), *Batrachospermetum vagi* (3), *Lemaneetum fluviatilis* (4, 5)

№ описания	1	2	3	4	5
Площадь описания, м ²	10	3	6	0.4	12
ОПП, %	60	40	60	100	65
Глубина, м	0.1-0.2	0.1-0.2	0.2-0.3	0.05-0.2	0-0.3
Грунт, субстрат	к.	изв. пл.	п.-к.	в.	изв. пл.
Скорость течения, м/с	0.6-0.8	0.3-0.4	0.1-0.2	0.5	1
Число видов	3	4	4	3	7
х. в. ассоциаций и более высоких синтаксонов Lemaneetea					
<i>Batrachospermum gelatinosum</i>	3	3	.	.	.
<i>Batrachospermum turfosum</i>	.	.	3	.	.
<i>Lemanea borealis</i>	.	.	.	4	.
<i>Lemanea rigida</i>	3
х. в. Cladophoretea					
<i>Cladophora glomerata</i>	.	+	.	1	1
<i>Vaucheria sessilis</i>	1
х. в. Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae					
<i>Fontinalis antipyretica</i> var. <i>gracilis</i>	1	+	.	3	1
<i>Fontinalis dalecarlica</i> Bruch et Schimp.	.	.	2	.	.
<i>Platyhypnidium riparioides</i> (Hedw.) Dixon	.	1	.	.	.
<i>Scapania undulata</i> (L.) Dumort.	.	.	1	.	.
х. в. Batrachion fluitantis, Potamogetonetea					
<i>Batrachium kauffmannii</i>	+	.	.	.	1
<i>Butomus umbellatus</i> L. f. <i>vallisneriifolius</i> (Sagorski ex Asch. et Graebn.) Glück	г
<i>Potamogeton</i> × <i>sparganiifolius</i> Laest. ex Fries	г
Прочие					
<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.	.	.	+	.	.

Примечание. Здесь и далее: изв. пл. — известковые плиты, п.-к. — песчано-каменистый.

Описания. 1) Костромская обл., Островский р-н, окр. бывш. д. Мелехово, р. Сендега, быстрый перекат, 11.08.2002, А. Бобров; 2) Вологодская обл., Бабаевский р-н, д. Кябелево, р. Суда, по краю русла, 09.08.2005, Е. Чемерис; 3) там же, д. Колошма, р. Колошма, затишной участок по краю русла, вода цветная (очень темная), 11.07.2002, она же; 4) там же, Чагодощенский р-н, д. Кобожа, р. Кобожа, крупный валун, 09.07.2003, А. Бобров; 5) там же, Бабаевский р-н, окр. д. Кийно, р. Ножема, известковые плиты, 12.07.2003, он же.

На территории Верхнего Поволжья нами обнаружены сообщества леманей только одной ассоциации *Lemaneetum fluviatilis* Weber-Oldescop 1974 (табл. 2). Её ценозы распространены на бурных перекатах и порогах в основном малых и средних рек Вепсовской возвышенности (Вологодская обл.), протекающих по руслам, сложенным коренными карбонатными породами. Представляют собой щётковидные куртинки на крупных валунах или известковых плитах (пластинах) на небольшой глубине при очень высокой скорости течения (до 1.5 м/с и более). В сообществах доминируют *Lemanea borealis*, *L. condensata* и *L. rigida*., присутствуют некоторые другие водоросли и мхи. В Западной Европе в горных районах распространены и ценозы других видов леманей: *L. annulata* Kütz., *L. catenata* Kütz., *L. torulosa* (Roth) C. Agardh (Weber-Oldescop, 1974; Kučera, Marvan, 2004).

Пресноводные багрянки очень чутко реагируют на всякого рода нарушения и изменения окружающей среды. Подавляющее большинство видов могут расти только в очень чистых водах. Так, Е. Fjordingstad (1964, 1965) отмечает, что такие виды как *Batrachospermum turfosum* или *Bangia fuscopurpurea* (Dillwyn) Lyngb. (*B. atropurpurea* (Roth) C. Agardh) представляют собой ксенофобы, непереносящие загрязнения, их присутствие характерно для олигосапробных вод. То же можно сказать и о видах *Lemanea*, *Hildenbrandtia rivularis* (Leibm.) J. Agardh, которые также можно использовать как показатели доброкачественности воды. Интересный факт, что в Западной Европе в форелевых ручьях и реках, обычно всегда представлены сообщества перечисленных красных водорослей (Weber-Oldescop, 1974), а на территории Верхнего Поволжья, по нашим наблюде-

ниям, участие в растительном покрове ценозов красных водорослей характерно для рек, в которых обитает европейский хариус.

Следующая группа водорослей на которую мы обратим внимание — харовые. Описано более 300 видов этих растений, они имеют очень древнее происхождение (известны единичные находки из силурийских пластов палеозойской эры, а многочисленные и хорошо сохранившиеся встречаются в девонских пластах) (Голлербах, Красавина, 1983). Харовые (*Charophyta*, *Charophyceae*, *Charales*) — это погруженные «укореняющиеся» (закрепляющиеся в грунте с помощью ризоидов) растения, по своему строению похожие на хвощи. Подавляющее большинство харовых — пресноводные организмы, хотя есть виды, которые обитают исключительно в солоноватых и даже солёных водоёмах. Типичными местообитаниями харовых можно считать разнообразные озёра, пруды, копани, рисовые поля, канавы, дренажи, долго не высыхающие лужи. Встречаются они и в текучих водах — в реках, ручьях, родниках, однако, здесь они менее разнообразны и тяготеют к экотопам со спокойной водой или совсем слабым течением (затоны, прибрежные и заостровные мелководья и пр.). Чаще всего харофиты поселяются на мощных илистых грунтах сметанообразной консистенции, реже на песчаных, где высшие водные растения закрепляются слабо или не в состоянии закрепиться. Все харовые предпочитают прозрачную воду с нейтральной или слабощелочной средой, хотя диапазон pH в местообитаниях хар несколько шире — от 5 до 10, для многих видов необходимо повышенное содержание солей кальция и пониженное фосфатов (Голлербах, Красавина, 1983; Свириденко, 2000). При этом некоторые, такие как *Chara globularis* Thuill. (*C. fragilis* Desv.), *C. vulgaris* очень хорошо реагируют на присутствие нитратов (Х. Мязметс, Л. Жакова, устн. сообщ.). При повышенном фоне нитратов, указанные виды хар могут составлять конкуренцию сосудистым растениям и даже вытеснять их. Так, в некоторых озёрах Эстонии сообщества *C. globularis* замещают *Caulinia flexilis* Willd. в типичных местообитаниях последней (Х. Мязметс, устн. сообщ.).

При недостатке углекислого газа в качестве источника углерода для фотосинтеза харовые способны усваивать из воды растворимый гидрокарбонат кальция и откладывать его нерастворимые соединения на поверхности клеток. Механизм осаждения харами известен следующий. При отсутствии в воде углекислого газа макрофиты активно поглощают гидрокарбонат кальция и выделяют эквивалентное количество гидроксида кальция $\text{Ca}(\text{OH})_2$, который в свою очередь вступает в реакцию с гидрокарбонатами и вызывает осаждение извести: $\text{Ca}(\text{OH})_2 + \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 = 2\text{CaCO}_3 \downarrow + 2\text{H}_2\text{O}$. Карбонат кальция растворим в воде лишь в очень небольшом количестве, при 18 °C всего 13—15 мг/л, насыщенному раствору CaCO_3 соответствует pH 8.4—9. Дальнейшее поступление извести в воду ведёт к выпадению в осадок. Так, в зарослях харофитов озёр Белое и Синовино (Псковская обл.) pH показатель воды периодически поднимается выше 9, что способствует выпадению в осадок карбонатов. Иногда карбоната кальция так много, что он осаждается не только на растениях, но и оседает на дно (Абросов, 1959).

Харовые обладают большой нормой реакции, как в отношении химического состава воды, её температуры, так и глубины произрастания, освещённости, характера грунта. Они встречаются повсеместно, трудно найти водоём или водоток, в котором не было бы ни одного вида этой группы. Их успешности способствует и разнообразие способов переживать зимний период — в ооспорах, путём образования видоизменённых окончаний ризоидов (клубеньков), с помощью постоянно вегетирующих растений (Абросов, 1959; Charophytes..., 2003). Ооспоры могут долгое время (иногда не один год) находиться в покое и сохранять способность к прорастанию, иногда это приводит к тому, что хары дают нерегулярные всплески развития в водоёмах, а потом на время «исчезают». Ризоидальные клубеньки, развитие которых характерно для многих харовых, представляют собой приспособления для вегетативного размножения, для этого служат и особые отростки, или вторичные побеги, отрастающие от старых стеблевых узлов и клубеньков (Голлербах, Красавина, 1983). Вегетация в течение года также создаёт дополнительные преимущества для выживания, так, в оз. Иссык-Куль на участках с глубинами 2—10(30) м 2 вида

хар (*C. tomentosa* L. и *C. virgata* Kütz. (*C. delicatula* C. Agardh)) в течении всей зимы нормально вегетируют (Абросов, 1959). Способность долго сохраняться в покоящемся состоянии в ооспорах содействует также и расселению харовых. Особенно велика в этом роль водоплавающих птиц, которые останавливаясь при перелётах на харовых озёрах активно кормятся как участками талломов, так и многочисленными ооспорами (Пятков, 1955; Абросов, 1959; Свириденко, 2000).

В пределах территории бывшего СССР обнаружено около 70 видов харовых водорослей, самым богатым их разнообразием отличаются водоёмы европейской части (33 вида), Средней Азии и Северного Казахстана (34—37 видов), для территории Сибири приводится 21 вид, а для Приморского края — всего 4 (Шоякубов, 1970; Свириденко, 2000). Наиболее распространены и заметны в пресных водах виды рода *Chara* L. из сем. *Characeae* C. Agardh, представители остальных семейств — *Nitellaceae* Bessey (*Nitella* C. Agardh, *Tolypella* (A. Braun) A. Braun) и *Nitellopsidaceae* Krassav. (*Nitellopsis* Hy) встречаются несколько реже. Среди хар самый обычный и широко представленный на всех континентах (космополитный) вид — *Chara vulgaris*. Она распространена в эфемерных водоёмах, в обводнённых канавах, в озёрах, в реках, в эстуарных участках и даже в морских заливах и лагунах. Немного уступают по распространению *C. contraria* A. Braun ex Kütz., *C. globularis* и некоторые др. (Шоякубов, 1970; Голлербах, Красавина, 1983; Charophytes..., 2003).

Харовые водоросли — мощные ценозообразователи. Во многих озёрах с большими запасами илов (сапропелей) формируется своеобразный пояс харовых или дно полностью покрыто ими (Доброхотова, 1953; Абросов, 1959; Фортунатов, Московский, 1970). Существует даже особый тип озёр — так называемые харовые озёра. В таких водоёмах длительное время существуют мощные популяции харофитов, успешно конкурирующих с высшими водными растениями. К этому типу относятся, например, озёра Балхаш, Иссык-Куль, Валдайское, некоторые малые озёра Литвы, Эстонии, Северного Казахстана, некоторые карстовые озёра Татарстана и Мари-Эл (Свириденко, 2000; Sviridenko, Sviridenko, 2003). В одних случаях харовые образуют чистые или почти чистые заросли, в других — они содоминируют с сосудистыми растениями, в третьих — встречаются в качестве компонентов, диффузно распределённых среди других видов. Фитоценозы харовых водорослей весьма разнообразны (Corillion, 1957; Krausch, 1964; Krause, 1969; Oberdorfer, 1977; Свириденко, 2000; Киприянова, 2005). В системе Браун-Бланке они относятся к отдельному кл. *Charetea fragilis* Fukarek ex Krausch 1964. Ряд примеров сообществ приведён в табл. 3.

В озёрах активно формируют сообщества такие виды как *Chara aspera* Willd., *C. contraria*, *C. globularis*, *C. hispida* (L.) Hartm., *C. intermedia* A. Braun, *C. tomentosa* и многие др. Однако, не только в озёрах распространены харовые ценозы, хотя именно здесь они наиболее массовы и продуктивны, они представлены также в ручьях, реках, эфемерных водоёмах. В водотоках разнообразие хар и их сообществ значительно ниже, сказываются как влияние течения, так и более жёсткая конкуренция со стороны других видов. Например, в реках Верхнего Поволжья нами отмечено всего 3 вида харовых — это *Chara globularis*, *C. vulgaris* и *Nitella flexilis*. При этом только *C. vulgaris* можно назвать ценотически активным видом, её сообщества развиваются в период летне-осенней межени на мелководных заиленных участках русел, в местах с очень спокойным течением или же совсем без него.

Продукция органического вещества харовых сообществ в разных работах оценивается как средняя и высокая. Так, для водоёмов Северного Казахстана большинство харовых сообществ представляют собой умеренно продуктивные (т.е. продукция органического вещества не превышает 250 г/м² в год) (Свириденко, 2000). В более южных районах Средней Азии харовые более продуктивны, так сырая биомасса харовых может достигать 3040—11500 г/м² для *Chara globularis* и 10400—15600 г/м² для *C. vulgaris* (Шоякубов, 1970).

Таблица 3. Сообщества харовых водорослей. Асс. Nitellopsidetum obtusae Dąmbska 1961 (1), Charetum asperae Corill. 1957 (2), Charetum canescentis Corill. 1957 (3), Charetum tomentosae Corill. 1957 (4), Charetum vulgaris Corill. 1957 (5)

№ описания	1	2	3	4	5
Площадь описания, м ²	?	?	50	?	12
ОПП, %	100	80-90	55	70-80	40
Глубина, м	4	0.4-0.5	0.4	0.7-0.8	0.2-0.8
Грунт, субстрат	и.	?	и.-п.	и.	п.-к.+наил.
Число видов	4	5	3	6	8
х. в. ассоциаций и более высоких синтаксонов Charetea fragilis					
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Loisel.) J. Groves	5	.	.	sp.	.
<i>Chara aspera</i>	1	cop-3	.	.	.
<i>C. canescens</i> Desv. et Loisel.	.	.	4	.	.
<i>C. tomentosa</i>	.	.	.	cop-4	.
<i>C. vulgaris</i>	3
х. в. Charetea fragilis					
<i>C. globularis</i>	2
<i>C. filiformis</i> Hertzsch	1
<i>C. contraria</i>	.	cop-2	.	.	.
<i>C. intermedia</i>	.	.	.	sp.	.
<i>C. kirghisorum</i> Less.	.	.	.	sol.	.
х. в. Potamogetonetea s.l.					
<i>Ruppia maritima</i> L.	.	cop-2	.	.	.
<i>Najas marina</i> L.	.	sp.	+	.	.
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	.	sol.	.	.	.
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	.	.	1	cop-3	.
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	.	.	.	sp.	.
<i>Batrachium kauffmannii</i>	+
<i>Elodea canadensis</i>	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L. f. <i>vallisneriifolia</i> (Coss. et Germ.) Glück	+
<i>Scirpus lacustris</i> L. f. <i>submersa</i> Glück	+
Прочие					
<i>Butomus umbellatus</i>	+
<i>Lemna minor</i>	+
<i>Lemna trisulca</i>	+

Примечание. и. — илистый, и.-п. — илисто-песчаный, наил. — наилок. Обилие-покрытие видов в оп. 2 и 4 дано в баллах шкалы Друде.

Описания. 1) Deutschland, Mecklenburgische Seenplatte, Neuglobsow, Gr. Stechlin-See, SW-Bucht, große Uhtiefe, 13.09.1960, H.-D. Krausch (1964, стр. 164, табл. 5, оп. 7); 2) Казахстан, Тургайская депрессия, оз. Кичкенталь-Куль в 100 м к северу от г. Иргиз, 31.07.1947, К. Доброхотова (1953, стр. 259); 3) Новосибирская обл., Купинский р-н, оз. Яркуль, прибрежное мелководье в северо-восточной части озера, 17.08.2001, Л. Киприянова (2005, стр. 204, табл. 1, оп. 5); 4) Казахстан, дельта р. Или, оз. Ак-Куль, 09.08.1947, К. Доброхотова (1953, стр. 259); 5) Ярославская обл., Некоузский р-н, окр. с. Марьино, р. Ильд, прибрежное мелководье, 07.09.2005, Е. Чемерис, А. Бобров.

В местах массового разития хар их влияние на экосистему огромно. Долго растущие на одном месте харовые ценозы способны отлагать известь, благодаря чему изменяется реакция водной среды и грунтов. В некоторых озёрах, например, в Боденском (Швейцария) известковые отложения харовых образуют своеобразные холмики на дне, а отложения извести в небольших озёрах европейской части России разрабатываются местным населением для улучшения плодородия почвы, изготовления побелки и пр. (Воронихин, 1953; Абросов, 1959). Харовые способны угнетать развитие микроскопических водорослей, предотвращая массовое развитие последних — т.е. «цветение». Заросли харовых представляют собой мощный естественный фильтр, быстро улавливающий и минерализующий детрит из осевшего планктона. В некоторых случаях это имеет негативный характер — массовое разложение хар и детрита приводит к заморным явлениям в осенне-зимний период (Доброхотова, 1953). Однако, известен факт, что в зимний период хары

способны к фотосинтезу и наоборот обогащают воду кислородом (Абросов, 1959). Также как и массовое развитие других водных макрофитов, вспышки хар могут оказывать отрицательное влияние на хозяйственную деятельность человека, они создают препятствие для водного транспорта, могут сильно снижать рыбопродуктивность водоёмов, некоторые виды — злостные засорители дренажных, оросительных каналов и рисовых полей (Доброхотова, 1953; Шоякубов, 1970).

Необходимо отметить, что ценотический оптимум харовых находится в аридной зоне, а экологически они наиболее активны в зонах «подводных пустынь», где ограничивающими факторами выступают: характер грунта, степень минерализации воды, неблагоприятный кислородный режим, глубины водоёма. Прослеживается тенденция массового развития харовых в местах мало пригодных для высших водных растений, что можно объяснить в целом низкой конкурентной способностью харофитов. По-видимому, сообщества харовых представляют собой образчик очень древнего типа ценозов и их всестороннее изучение с позиций геоботаники и экологии, может пролить свет на некоторые моменты геологического прошлого Земли.

Лишайники

Говоря о водных криптогамных растениях, нельзя обойти стороной весьма небольшую группу водных лишайников. Они очень требовательны к чистоте воды и встречаются преимущественно в горных ручьях и реках, а также в горных озёрах, на каменистых субстратах. Из крупных листоватых лишайников к типично водным относятся всего 2 вида. Один из них североамериканский *Hydrothyria venosa* J. L. Russell с голубоватым слоевищем, распространён в горных ручьях и на орошаемых скалах, покрывая их нередко толстым слоем. Другой листоватый вид — *Dermatocarpon aquaticum* (Weiss) Zahlbr. — с толстыми кожистыми скученными лопастями. Он широко распространён на скалах и камнях потоков. На территории бывшего СССР этот лишайник был найден в горных ручьях Камчатки и Карелии. Существует целый ряд накипных форм, приспособившихся к водной среде, из них наиболее распространены *Bacidia inundata* (Fries) Körb. и представители рода *Verrucaria* Schrad. Между собственно водными и наземными лишайниками существует и ряд переходных форм, которые то живут под водой, то селятся на периодически омываемых водой местах, некоторые предпочитают околотоводные местообитания, довольствуясь испарениями и брызгами воды. Наконец, есть виды способные переносить длительное случайное затопление, но в основном обитают вне воды (Воронихин, 1953; Гарибова и др., 1978). Пожалуй, водные лишайники — это одна из самых малоизученных групп растений, ещё ожидающая своих исследователей.

Мохообразные

Обычными обитателями континентальных водоёмов и водотоков являются мохообразные. Водную среду полностью освоили очень немногие виды и облигатных гидрофитов мало. Однако, представители обоих классов (*Hepaticae*, *Musci*) демонстрируют завидную экологическую пластичность, произрастая с одинаковым успехом как в постоянно погруженном состоянии, так и при периодическом обводнении, что позволяет рассматривать многих представителей, как факультативные водные. Это отразилось даже в названии экологических групп. Так, по отношению к водной среде мохообразные делятся на гидрофиты, гигрогидрофиты, гидрогигрофиты, гигрофиты, гигромезофиты, мезофиты (Железнова, 1994). На разных территориях водный и околотоводный компонент бриофлоры насчитывает разное количество видов. Большинство мохообразных — микротермные виды, поэтому максимальное их разнообразие наблюдается в северных и высокогорных районах, а тундровая зона по праву называется «царством мхов и лишайников» (Абрамов, Абрамова, 1978). Так, список видов печёночников водных и прибрежно-водных местообитаний Мурманской обл. (тундровая, лесотундровая зона) насчитывает 83 вида (Константинова, 2000), а для территории Дарвинского заповедника Вологодской обл. (таёжная

зона) список всей гидрофильной бриофлоры насчитывает 53 вида, из них только 16 видов — печёночники (Немцева, 2000). Облигатных гидрофитов среди печёночников очень немного, так для территории Карелии приводится всего 4 вида типичных гидрофитов (Бакалин, 2000). Несмотря на малочисленность этой группы, некоторые виды способны играть заметную роль в водоёмах. На поверхности воды водохранилищ, озёр, небольших прудов, тихих заводей рек умеренной зоны и южнее часто можно обнаружить обширные заросли из *Ricciocarpus natans* (L.) Corda и *Riccia fluitans* L. Весьма интересна *Marchantia aquatica* (Nees) Burgeff, обитающая на ключевых выходах и в проточных водах. Некоторые авторы рассматривают её как разновидность *Marchantia polymorpha* L., а некоторые считают отдельным видом (Шляков, 1982; Dierßen, 2001). С водными экотопами связаны и некоторые другие представители печёночников. Так, в водоёмах и водотоках на различных субстратах распространены виды рода *Chiloscyphus* Corda (*C. polyanthos* (L.) Corda, *C. rivularis* (Schrad.) Hazsl., *C. fragilis* (Roth) Schiffn.). В тёмноцветных кислых водотоках представлены виды родов *Scapania* (Dumort.) Dumort. (*S. irrigua* (Nees) Nees, *S. undulata* и др.), *Marsupella* Dumort. (*M. aquatica* (Lindenb.) Schiffn., *M. emarginata* (Ehrh.) Dumort. и др.). Причём в проточных водах разнообразие печёночников выше, особенно это заметно на ручьях и в верховьях рек. Обогащение происходит за счёт гидрофитов переносящих затопление: например, вертикальные стенки и борта русел занимают *Conocephalum conicum* (L.) Dumort. ex Lindb., *Marchantia polymorpha*, *Pellia epiphylla* (L.) Corda и др.

Несколько более разнообразны в пресных водах представители листостебельных мхов. В вымочках верховых и переходных болот, в водоёмах и водотоках заболоченных территорий или водных объектах с болотными водами весьма активны сфагны: *Sphagnum cuspidatum*, *S. inundatum* Russ., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *S. riparium* Ångstr. и ряд др. На водоёмах эти виды, наползая с берегов, участвуют в сплавинообразовании. По сырым берегам озёр, тростниковым зарослям, топким черноольшатникам весьма распространены *Sphagnum squarrosum* Crome, *S. teres* (Schimp.) Ångstr. ex Hartm. Большинство сфагнов способны переносить длительное обводнение и образовывать при этом водные формы, сильно отличающиеся от типичных, что затрудняет их определение (Савич, 1936).

Кроме сфагновых, в переувлажнённых и обводнённых местообитаниях обычны и другие представители класса, известные под неправильным названием — гипновые мхи. Среди них виды родов *Calliergon* (Sull.) Kindb., *Calliergonella* Loeske, *Cratoneuron* (Sull.) Spruce s.l., *Drepanocladus* (Müll. Hal.) G. Roth s.l., которые могут доминировать на низинных, ключевых болотах, выходах родников, занимать мелководные участки водоёмов, способны образовывать сплавины.

В быстротекущих водотоках и холодноводных озёрах бриевые мхи — постоянные обитатели. Среди них, в первую очередь, обращает на себя внимание самый распространённый из них — *Fontinalis antipyretica*, ареал которого охватывает арктическую и умеренную зоны Голарктики. Оптимальными для роста и развития *F. antipyretica* являются прохладные, умеренно жёсткие, нейтральные проточные воды и каменистые грунты, поэтому этот вид особенно активен на перекатах малых и средних рек (Чемерис, Бобров, 2003). В подобных условиях обычен и другой вид — *Leptodictyum riparium*. В регионах, где имеются чистые и прозрачные озёра с каменистыми или песчаными грунтами, *Fontinalis antipyretica* — заметный компонент водной растительности, способный формировать значительные по размеру чистые или почти чистые заросли (Железнова, 1978; Muotka, Virtanen, 1995).

В водотоках северных регионов с мягкой, кислой водой и быстрым течением часто обитает другой вид — *F. dalecarlica*. В озёрных местообитаниях или в водотоках со слабым течением распространён *F. hypnoides* Hartm. Для быстротекущих ручьёв, порожистых участков рек, водопадов северных широт на периодически обсыхающих камнях, характерно присутствие желтовато-зелёных, иногда с рыжиной дернинок *Hygrohypnum ochraceum* (Turn. ex Wils.) Loeske и тёмно-зелёных — *Platyhypnidium riparioides*, на более крупных валунах в условиях периодического (часто лишь кратковременного) обводнения

произрастают *Schistidium rivulare* (Brid.) Podb., *S. apocarpum* (Hedw.) Bruch. et Schimp. и очень редко, на кальций содержащих породах, — *Dichelyma falcata* (Hedw.) Мур.

Мохообразные — хорошие индикаторы свойств окружающей среды. Даже на уровне видового состава бриофлоры водоёма или водотока можно судить о наличии тех или иных ионов в воде, о значении pH и даже о характере водного населения (Arts, 1990). Приспособившись жить в определённых условиях и обладая такими характеристиками, как тугорослость и способность селективно накапливать некоторые элементы (в том числе тяжёлые металлы и радиоактивные нуклиды), они — излюбленные объекты для многих исследователей.

В местообитаниях с неблагоприятными для цветковых растений условиями (высокая скорость течения, каменистый субстрат, захламленные топляком участки, затенение береговой растительностью, воды с кислой реакцией) печеночники и мхи способны формировать сообщества. Возможно, низкая конкурентная способность связана с тем, что для мохообразных возвращение в воду было вторичным, спороношение у большинства водных видов наблюдается крайне нерегулярно, они размножаются преимущественно вегетативно, а скорость роста мхов заметно ниже, чем у сосудистых. Фитоценотическая активность мхов наиболее ярко проявляется в условиях отсутствия или слабой конкуренции со стороны водных сосудистых макрофитов, нитчаток и водорослей-обрастателей. Все эти условия соблюдаются в водоёмах и водотоках с твёрдыми, мало подверженными деструкции грунтами, прохладными и чистыми водами (олиго- и мезосапробная зоны). В некоторых случаях мохообразные содоминируют с цветковыми растениями, как, например, в сообществах асс. *Fontinali-Batrachietum kauffmannii* A. A. Bobrov 2001 (Бобров, 2001). Но чаще представлены их чистые сообщества, которые отличаются значительным разнообразием (Hübschmann, 1986; Marstaller, 1987; Баишева и др., 2004; Чемерис, 2004; и др.).

В руслах мягководных, кислых и быстрых рек с тёмной водой или в условиях затенения на несодержащих кальция валунах и гальке распространены ценозы *Scapania undulata*, *Marsupella aquatica* (асс. *Scapanietum undulatae* Schwick. 1944) и *Fontinalis dalecarlica* (асс. *Fontinalietum dalecarlicae* v. Krus. ex A. A. Bobrov et Chemeris 2006¹). На известковых субстратах на сильном течении обычны сообщества *Platyhypnidium riparioides* и *Hygroamblystegium fluviatile* (Hedw.) Loeske (асс. *Oxyrrhynchietum rusciformis* Gams ex v. Hübschm. 1953). Практически всегда на каменистых перекатах представлены фитоценозы *Fontinalis antipyretica* (асс. *Fontinalietum antipyreticae* Greter 1936) и *Leptodictyum riparium* (асс. *Leskeo-Leptodictyetum riparii* v. Krus. ex v. Hübschm. 1953). Сообщества *Fontinalis antipyretica* нередки и в глубоких чистых озёрах, особенно горных или северных регионов. В реках на крупных, обсыхающих к межени валунах встречаются фитоценозы *Schistidium rivulare* (асс. *Cinclidotetum fontinaloidis* Gams ex v. Hübschm. 1953), *Hygrohypnum ochraceum* (асс. *Hygrohypnetum ochracei* Hertel 1974), а на известьсодержащих камнях развиваются редкие сообщества *Dichelyma falcatum* (асс. *Dichelymetum falcati* v. Hübschm. 1974). На подтопленной и затопленной древесине в ручьях нередки фитоценозы *Brachythecium rivulare* Schimp. (асс. *Brachythecio rivularis-Hygrohypnetum luridi* Phil. 1956). Примеры водных бриоценозов, которые преимущественно относятся к кл. *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* Phil. 1956, показаны в табл. 4.

В закисленных озёрах стран Скандинавии и северо-запада России мощные чистые заросли формируют *Sphagnum denticulatum* Brid., *Warnstorfia exannulata* (Gümb. in B.S.G.) Loeske, которые способны произрастать на глубинах до 10—15 м (Ильяшук, 1999). На родниках, в ключах и ручьях с холодными богатыми солями кальция водами распространены фитоценозы с преобладанием зелёных мхов. Для таких местообитаний характерны виды: *Brachythecium rivulare*, *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al., *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce и др. (Коротков, 1990; Zechmeister, Mucina, 1994; Баишева и др., 2004; Чемерис, 2004; и др.).

¹ см. статью Боброва и Чемерис в этом сборнике, стр. 118.

Таблица 4. Сообщества водных мохообразных. Асс. Fontinalietum antipyreticae (1), Оxyrrhynchietum rusciformis (2), Dichelymetum falcati (3), Hygrohypnetum ochracei (4), Scapanietum undulatae (5), Cinclidotetum fontinaloidis (6), Brachythecio rivularis-Hygrohypnetum luridi (7)

№ описания	1	2	3	4	5	6	7
Площадь описания, м ²	100	1	0.3	2	2	2	0.2
ОПП, %	90	90	40	90	85	80	100
Глубина, м	0-0.2	0.3-0.5	0-0.1	0-0.3	0.1-0.3	0	0
Грунт, субстрат	в.	изв. пл.	в.	в.	в.	в.	вет.
Скорость течения, м/с	1	1-1.2	-	0-0.8	1-1.4	-	-
Число видов	3	4	4	3	4	3	3
х. в. ассоциаций и более высоких синтаксонов							
Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae							
<i>Fontinalis antipyretica</i>	5	3	+	+	.	.	.
<i>Platyhypnidium riparioides</i>	.	3
<i>Dichelyma falcatum</i>	.	.	3
<i>Hygrohypnum ochraceum</i>	.	.	.	3	.	.	.
<i>Scapania undulata</i>	4	.	.
<i>Schistidium rivulare</i>	3	.
<i>Brachythecium rivulare</i>	5
х. в. Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae							
<i>Leptodictyum riparium</i>	1	1	+	3	.	.	.
<i>Marsupella aquatica</i>	1	.	.
<i>Fontinalis dalecarlica</i>	1	.	.
<i>Schistidium apocarpum</i>	.	.	1
<i>Dichodontium pellucidum</i> (Hedw.) Schimp.	1	.
Прочие							
<i>Cladophora glomerata</i>	2	.	.	.	2	.	.
<i>Batrachium kauffmannii</i>	.	+
<i>Cratoneuron filicinum</i>	3	.
<i>Marchantia polymorpha</i>	+
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T. Kop.	1

Примечание. вет. — растительные остатки (ветошь).

Описания. 1) Ярославская обл., Пошехонский р-н, с. Зинкино, р. Маткома, перекат, 20.07.2001, А. Бобров, Е. Чемерис; 2) Вологодская обл., Бабаевский р-н, окр. д. Кобелево, р. Суда, 08.09.2004, порог, А. Бобров; 3) Ярославская обл., Мышкинский р-н, окр. д. Ломки, р. Репица, на валунах в русле, 25.07.1995, Е. Чемерис; 4) Вологодская обл., Бабаевский р-н, ниже д. Пяжелка, р. Ножема, порог, 08.08.2005, она же; 5) там же, окр. д. Пяжелка, р. Пяжелка, на быстром течении, 10.09.2004, А. Бобров; 6) там же, Череповецкий р-н, д. Степанцево, р. Мякса, валуны в русле, 20.07.2001, А. Бобров, Е. Чемерис; 7) Ярославская обл., Некоузский р-н, окр. д. Заручье, приток р. Ильд, в русле на растительной ветоши, 05.08.1999, Е. Чемерис.

Продукционные характеристики сообществ разных видов мхов очень отличаются в зависимости от вида, условий произрастания и прочих факторов (Lindholm, Vasander, 1990; Ильяшук, 1999). Возможности по наращиванию биомассы у мхов несколько ниже, чем у высших водных растений, однако, там, где произрастание сосудистых затруднено или невозможно мхи играют значительную, а иногда и ведущую, роль в продуцировании органического вещества. Так, продукция мхов (*Sphagnum denticulatum*, *Warnstorfia exannulata*) в зоне распространения их плотных матов в озёрах Южной Карелии составила от 32 до 155 г воздушно-сухой массы на м². По нашим данным сырая фитомасса *Fontinalis antipyretica* на перекатных участках водотоков Верхнего Поволжья, где вид доминирует, может достигать 2400—4400 г/м², а сухая — 150—400 г/м². Достаточно высокой продуктивностью отличаются сфагны. Так, в странах Северной Европы, годовая продукция наиболее гидрофитных *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. составляет около

500 г/м² в сухом веществе, а *S. riparium* от 150—1000 г/м² (Lindholm, Vasander, 1990). В закисленных водоёмах и водотоках продукционные показатели сфагновых мхов возрастают (Ильяшук, 1999).

Заключение

Как видно из всего сказанного выше, криптогамные макрофиты — важный элемент пресноводных экосистем, без которого не возможно их полноценное существование и функционирование. Во многом это ещё недостаточно изученная группа растений, требующая специального подхода. Игнорирование этих видов в работах гидробиотанического направления приводит к сильному упрощению, а иногда и к искажению существующего положения вещей в водных экосистемах.

Представленный обзор далеко неполный и неисчерпывающий, но мы и не ставили перед собой такой задачи. Главной нашей целью было очертить наиболее значимые группы водных макроскопических криптогамов и призвать исследователей быть более внимательными к этим растениям.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Л. В. Жаковой (ЗИН РАН, С.-Петербург) и Н. Mäemets (Centre for Limnology, Tartu, Estonia) за полезные консультации, а также Б. Ф. Свириденко (ОмГПУ, Омск), Z. Sinkevičienė (Institute of Botany, Vilnius, Lithuania), P. Eloranta (University of Helsinki, Finland) за некоторые литературные источники.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 01-04-49524, 04-04-49814) и Фонда содействия отечественной науке.

Список литературы

- Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Отдел моховидные (*Bryophyta*). Общая характеристика. Условия произрастания и географическое распространение // Жизнь растений. Т. 5. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные. М.: Просвещение, 1978. С. 55.
- Абросов В. Н. О значении зарослей харовых водорослей (*Charales*) в жизни озёр // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 5. С. 684—687.
- Баишева Э. З., Соломещ А. И., Григорьев И. Н. Обзор растительности ручьёв Южного Урала // Растительность России. 2004. № 6. С. 3—14.
- Бакалин В. А. Печеночники водных экосистем Карелии // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидробиотаника 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 108.
- Балашова Н. Б., Никитина В. Н. Водоросли. Л.: Лениздат, 1989. 92 с.
- Бобров А. А. Растительные сообщества речных перекатов и стремнин Верхнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 1. С. 18—28.
- Бобров А. А., Киприянова Л. М., Чемерис Е. В. Сообщества макроскопических зелёных нитчатых и жёлтозелёных сифоновых водорослей (*Cladophoretea*) некоторых регионов России // Растительность России. 2005. № 7. С. 50—58.
- Вележнев И. П. Водоросли Западно-Сибирских водоёмов // Соц. хоз-во Западной Сибири. 1932. Т. 1. № 2. С. 65—76.
- Возжинская В. Б. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука, 1986. 191 с.
- Воронихин Н. Н. Водоросли и их применение в хозяйстве // Природа. 1932. № 2. С. 143—156.
- Воронихин Н. Н. Растительный мир континентальных водоёмов. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 410 с.
- Гарибова Л. В., Дундин Ю. К., Коптяева Т. Ф., Филин В. Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М.: Мысль, 1978. 365 с.
- Голлербах М. М. Водоросли, их строение, жизнь и значение. М.: Изд-во МОИП, 1951. 176 с.
- Голлербах М. М., Красавина Л. К. Харовые водоросли — *Charophyta* // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1983. Вып. 14. 190 с.

- Доброхотова К. В. Харовые водоросли в ценозах гидромакрофитов // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. М.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 5. С. 258—263.
- Железнова Г. В. Мохообразные // Флора и фауна водоёмов европейского Севера (на примере озёр Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1978. С. 26—31.
- Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 1994. 149 с.
- Ильяшук Б. П. Сравнительное изучение роста и продукции водных мхов в закисленных озёрах Южной Карелии // Экология. 1999. № 6. С. 421—425.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 247 с.
- Киприянова Л. М. Современное состояние водной и прибрежно-водной растительности Чановской системы озёр // Сиб. экол. журн. 2005. № 2. С. 201—213.
- Комулайнен С. Ф. Макрофиты в малых реках Карелии и Кольского полуострова. Петрозаводск, 1990. 22 с. Деп. в ВИНТИ 20.05.90. № 75-В90.
- Константинова Н. А. Печеночники прибрежно-водных местообитаний Мурманской области // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 158.
- Коротков К. О. Некоторые сообщества высокогорных ручьёв Большого Кавказа // Биол. науки 1990. № 2. С. 92—98.
- Кукк Х. А. Донная растительность прибрежных вод южного берега Финского залива // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 6. С. 844—852.
- Ленова Л. И., Ступина В. В. Водоросли в доочистке сточных вод. Киев: Наукова думка, 1990. 183 с.
- Немцева Н. Д. Гигрофильные мохообразные Дарвинского заповедника // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 196.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 213 с.
- Петров Ю. Е. Бентосные водоросли // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 54—59.
- Пятков Ф. Ф. О значении харовых водорослей оз. Иссык-Куль в жизни водоплавающих птиц // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 6. С. 860.
- Савич Л. И. Сфагновые (торфяные) мхи европейской части СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 104 с.
- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 196 с.
- Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озёра Ярославской области. Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики // Озёра Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970. С. 3—183.
- Чемерис Е. В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2004. 158 с. + ххvi.
- Чемерис Е. В., Бобров А. А. К биологии и экологии *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. (*Fontinaliaceae* Schimp.) в Ярославском Поволжье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 1. С. 68—72.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 5. Печеночники: Лофоколеевы—Риччиевы. Л.: Наука, 1982. 196 с.
- Шоякубов Р. Ш. Харовые водоросли Узбекистана и их значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1970. 21 с.
- Arend K. Soziologisch-ökologische Charakteristik der Pflanzengesellschaften von Fließgewässern des Uecker- und Havel-Systems // Limnologica. 1982. Bd. 14. Hf. 1. S. 115—152.
- Arts G. H. P. Aquatic Bryophyta as indicators of water quality in shallow pools and lakes in The Netherlands // Ann. Bot. Fenn. 1990. Vol. 27. P. 19—32.
- Caffrey J. M., Monahan C. Filamentous algal control using barley straw // Hydrobiologia. 1999. Vol. 415. № 1. P. 315—318.
- Charophytes of the Baltic Sea / H. Schubert, I. Blindow (eds.). Ruggel: Gantner Verlag, 2003. 326 p.+ 6 col. pl.
- Corillion R. Les Charophycées de France et d'Europe Occidentale // Bull. Soc. Sci. Bretagne. 1957. Vol. 32. № 1. P. 1—259, № 2. P. 260—499.
- Dierßen K. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes // Bryophytorum Bibliotheca. Bd. 56. Berlin—Stuttgart: J. Cramer Verlag, 2001. 289 p.

- Eloranta P., Kwandrans J.* Distribution and ecology of freshwater red algae (Rhodophyta) in some Finnish rivers // Nord. J. Bot. 1996. Vol. 16. № 1. P. 107—117.
- Fjerdingsstad E.* Pollution of streams estimated by benthal phytomicro-organisms. I. A system based on communities of organisms and ecological factors // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1964. Bd. 49. Hf. 1. S. 63—131.
- Fjerdingsstad E.* Taxonomy and saprobic valency of benthic phytomicro-organisms // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1965. Bd. 50. Hf. 4. S. 475—604.
- Holmes N. T. H., Whitton B. A.* Submerged bryophytes and angiosperms of the River Tweed and its tributaries // Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. 1975. Vol. 42. P. 383—395.
- von Hübschmann A.* Prodromus des Moosgesellschaften Zentraleuropas // Bryophytorum Bibliotheca. Bd. 32. Berlin—Stuttgart: J. Cramer Verlag, 1986. 413 S.
- Hynes H. B. N.* The ecology of running waters. 2th ed. Liverpool: Liverpool University Press, 1972. 555 p.
- Johansson C., Kronborg L.* Attached algae in running waters // Meddelanden från Växtbiologiska institutionen, Uppsala. 1975. № 6. 40 p.
- Krausch H.-D.* Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. I. Die Gesellschaften des offenen Wassers // Limnologica. 1964. Bd. 2. Hf. 2. S. 145—203.
- Krause W.* Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1969. Bd. 35. Hf. 2. S. 202—253.
- Kučera P., Marvan P.* Taxonomy and distribution of *Lemanea* and *Paralemanea* (Lemaneaceae, Rhodophyta) in the Czech Republic // Preslia. 2004. Vol. 76. № 2. P. 163—174.
- Lindholm T., Vasander H.* Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire, southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. Vol. 27. P. 145—157.
- Marsteller R.* Die Moosgesellschaften der Klasse Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae Philippi 1956. 30. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens // Phytocoenologia. 1987. Vol. 15. № 1. P. 85—138.
- Muotka T., Virtanen R.* The stream as habitat templet for bryophytes: species' distributions along gradients in disturbance and substratum heterogeneity // Freshwat. Biol. 1995. Vol. 33. № 2. P. 141—160.
- Oberdorfer E.* (Hrsg.). Süddeutsche Pflanzengesellschaften. 2 Aufl. Teil I // Pflanzensoziologie. Bd. 10. Jena: G. Fisher Verlag, 1977. 311 S.
- Panknin W.* Die Vegetation einiger Seen in der Umgebung von Joachimsthal in der Uckermark, Kr. Angermünde (Grimnitzsee, Großer Lubowsee, Dövinsee, Kleiner Lubowsee) // Bibliotheca Botanica. Hf. 119. Stuttgart: E. Schweizerbart Verlag, 1941. 162 S. + 6 Beil.
- Roll H.* Die Pflanzengesellschaften ostholsteinischer Fließgewässer // Arch. Hydrobiol. 1939. Bd. 34. Hf. 2. S. 159—305.
- Sauer F.* Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1937. Bd. 6. Hf. 3. S. 431—592 + Taf. XV—XIX.
- Sviridenko B. F., Sviridenko T. V.* Distribution and ecology of *Charophyta* in the Northern Kazakhstan // Acta Micropalaeont. Sinica. 2003. Vol. 20. № 2. P. 139—146.
- Weber-Oldecop D. W.* Makrophytische Kryptogamen in der oberen Salmonidenregion der Harzbäche // Arch. Hydrobiol. 1974. Bd. 74. Hf. 1. S. 82—86.
- Weber-Oldecop D. W.* Fließgewässertypologie in Niedersachsen auf floristisch-soziologischer Grundlage // Gött. Flor. Rundbr. 1977. Bd. 10. Hf. 4. S. 73—80.
- Zechmeister H., Mucina L.* Vegetation of European springs: High-rank syntaxa of the Montio-Cardaminetea // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. № 3. P. 385—402.

ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ОНТОГЕНЕЗА РАВНОСПОРОВЫХ ПАПОРОТНИКОВ

И. И. Гуреева

Томский государственный университет
г. Томск, просп. Ленина, 36, Гербарий. E-mail: gureyeva@bio.tsu.ru

Папоротники — высшие сосудистые растения, обладающие архаичным циклом воспроизведения, характеризующимся гетероморфным чередованием двух фаз — гаметофитной (гаметофиты, заростки, гаплобионты) и спорофитной (спорофиты, диплобионты), называемых иногда поколениями. Воспроизведение себе подобных происходит через одну фазу или поколение. Гаметофиты и спорофиты представляют собой свободноживущие индивиды, имеющие свой собственный онтогенез; в цикле воспроизведения спорофит обеспечивает одну сторону размножения — увеличение числа особей и расселение, гаметофит — другую — воспроизведение особей, подобных спорофиту. В процессе эволюции спорофит приобрёл расчленение на органы — стеблевую подземную или надземную часть (ризом, стволик или ствол), вайи и корни, и стал доминирующей фазой в цикле воспроизведения. Органы спорофита приобрели значительное морфологическое разнообразие, поэтому именно признаки спорофита стали использоваться в систематике папоротников. Гаметофит в значительной степени редуцирован, он не получил расчленения на органы, его тело представляет собой таллом, который имеет ограниченное число форм — клубневидная, лентовидная, сердцевидная, нитчатая. Наличие спорофита и гаметофита приводит, по выражению Б. М. Козо-Полянского (1951), к проявлению так называемой «двойственной индивидуальности».

Для описания онтогенеза первоначально к спорофитам (Серая и др., 1980; Лашинский, Шорина, 1985; Шорина, 1991; Гуреева, 1987, 1990, 1996), а затем и к гаметофитам папоротников (Шорина, 1988, 1994; Гуреева, 2001) был применён метод дискретного описания онтогенеза Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975) и их последователей (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Периодизация онтогенеза спорофитов папоротников основывается на тех же принципах, что и цветковых растений, выделяются те же стадии онтогенеза (возрастные, или онтогенетические состояния), что и у цветковых с некоторой разницей в терминологии. Периодизация онтогенеза гаметофитов в целом также основывается на морфологии тела гаметофита, но, поскольку именно на гаметофите развиваются генеративные органы — гаметангии, стадии онтогенеза дополняются ещё и признаками пола.

Онтогенез гаметофита

Споры равноспоровых лептоспорангиатных папоротников прорастают на свету. Прорастание происходит через тетрадный рубец и начинается с появления первого хлорита, который у многих видов делится перпендикулярно полярной оси споры и даёт начало первому ризоиду и клетке протонемы. Прорастание такого типа было названо типом *Vittaria* (Nayar, Kaur, 1969). Затем путём деления апикальной клетки перпендикулярно оси протонемы образуется однорядная или двурядная нить — хлоронема или протонема, которая может быть у некоторых видов ветвистой. Переход от одномерного роста к двумерному, то есть формирование таллома (пластинки) гаметофита, происходит в разных группах папоротников по-разному и зависит от места расположения меристемы. В. К. Nayar и S. Kaur (1969) описали 7 типов формирования таллома гаметофита. Среди папоротников умеренной зоны наибольшее число видов имеют *Adiantum*- и *Aspidium*-тип формирования таллома. *Adiantum*-тип заключается в следующем: терминальная клетка протонемы делится тангентальными перегородками с одной и другой стороны, средняя

клетка становится материнской клеткой меристемы. *Aspidium*-тип характерен для видов, протонемы которых заканчиваются терминальным волоском. В этом случае деления претерпевают вторая или третья, считая от терминальной, клетки протонемы. Материнской клеткой меристемы становится одна из производных от деления второй или третьей клетки с одной из сторон таллома. В результате последующих делений образуется слегка асимметричная пластинка. В том и другом случае в результате многократных делений, параллельных и перпендикулярных краям гаметофита, формируется сердцевидная пластинка, а меристема оказывается в выемке на передней её части. Затем клетки меристемы начинают делиться параллельно плоскости таллома, вследствие чего образуется многослойная архегонияльная подушка, при этом крылья остаются однослойными.

При любом типе формирования таллома гаметофита в его развитии наблюдаются определённые этапы, связанные с переориентацией клеточных делений. На этом основании Н. И. Шорина (1991, 1994) выделяет в онтогенезе гаметофита следующие периоды и онтогенетические (возрастные) состояния: латентный, представленный покоящимися спорами; виргинильный, представленный проростками, ювенильными, имматурными и молодыми взрослыми гаметофитами; дефинитивный, представленный зрелыми взрослыми гаметофитами, и сенильный, представленный старыми гаметофитами.

Особое значение в развитии гаметофита имеет появление гаметангиев — антеридиев и архегониев. Гаметофиты равноспоровых папоротников потенциально обоеполые (гермафродитные), но могут быть и однополыми, несущими только антеридии (мужские гаметофиты) или только архегонии (женские гаметофиты). Гермафродитные гаметофиты могут быть синхронно обоеполыми, протерандричными и, реже, протерогиничными. Проявление пола в значительной степени определяется внешними условиями. На развитие гаметофитов оказывают влияние плотность посева и топография почвы, кислотность среды. Особенно заметное влияние на развитие гаметофитов оказывает гормон антеридиоген, который выделяется крупными женскими гаметофитами, развившимися раньше других: он стимулирует формирование антеридиев, ингибирует вегетативный рост и способствует прорастанию спор в темноте. Наиболее восприимчивы к антеридиогену гаметофиты на начальных стадиях развития — стадии протонемы и начала формирования таллома (Dörr, 1959; Näf, 1979, цит. по: Шорина, 1991). В отличие от антеридиев, архегонии появляются только на гаметофитах, таллом которых достиг своих окончательных размеров и имеет сформированную архегонияльную подушку, поскольку после оплодотворения яйцеклетки, гаметофит в течение некоторого времени должен «кормить» проросток спорофита. Появление антеридиев не требует столь значительных затрат энергии, поэтому они могут появляться и на начальных стадиях формирования таллома. Некоторые исследователи полагают, что пол заростка даже у равноспоровых папоротников предопределён в споре, зависит от количества ресурсов в споре и не зависит от условий произрастания (Haig, Westoby, 1988).

На основании собственных наблюдений за развитием гаметофитов и с учётом периодизации онтогенеза гаметофитов Н. И. Шориной (1991, 1994), мы выделяем 4 периода и 12 возрастно-половых стадий в онтогенезе гаметофита. Собственно стадии выделяются по признакам сформированности таллома гаметофита и дополняются признаками пола. Ниже приведены критерии выделения стадий онтогенеза гаметофита. Проявление тех или иных стадий в онтогенезе неодинаково у разных видов и одного и того же вида в разных условиях. Проявление признаков стадий в процессе формирования таллома гаметофита является более постоянным, чем проявление пола. У одного и того же вида гаметофиты могут по-разному развиваться в многозаростковой и однозаростковой культуре.

Латентный период. Папоротникам свойственна спорическая редукция, при которой мейоз происходит при образовании спор, поэтому латентный период свойствен только гаплоидной фазе и представлен покоящимися спорами. Данные о длительности периода, в течение которого споры папоротников умеренных широт могут находиться в состоянии покоя и сохраняют жизнеспособность, противоречивы. По некоторым данным (Котухов, 1968; Schneller, 1979), споры сохраняют жизнеспособность в течение несколь-

ких лет, иногда до 20 лет. Но, по мнению большинства исследователей (Патарая, 1968; Стеценко, 1987; Арнаутова, 1988; Науялис, 1989а, б), споры папоротников жизнеспособны от нескольких месяцев до 1—2 лет. Способность в течение некоторого времени сохранять жизнеспособность позволяет формировать банки спор (Dyer, Lindsay, 1992).

Предефинитивный период начинается с прорастания споры и заканчивается формированием таллома, имеющего сердцевидную форму. Может быть представлен 7 возрастно-половыми стадиями. Появление антеридиев на ювенильных и имматурных гаметофитах является результатом действия гормона антеридиогена. На виргинильной стадии развития таллома антеридии возникают как под действием антеридиогена, так и закономерно у протерандрически развивающихся гаметофитов.

Проросток гаметофита — p — представляет собой первый хлороцит с ризоидом или без него. Питание за счёт ресурсов споры.

Ювенильный стерильный гаметофит — j — однорядная, иногда ветвистая, протонема из нескольких хлороцитов и первое деление апикальной или второй сверху клетки тангентальной перегородкой.

Ювенильный мужской гаметофит — j(m)¹ — отличается от предыдущего наличием антеридиев на клетках протонемы.

Имматурный стерильный гаметофит — im, в зависимости от типа развития таллома, формируется в результате последовательных тангентальных делений апикальной или второй сверху клетки протонемы и представляет собой однослойную пластинку языковидной или лопатчатой формы; базальная часть однорядная.

Имматурный мужской гаметофит — im(m) — характеризуется наличием антеридиев на языковидном или лопатчатом гаметофите.

Виргинильный стерильный гаметофит — v — однослойные плоские округло-треугольные гаметофиты, широкие на апикальном конце и суженные к базальному. На апикальном конце начинается формирование выемки, на базальном увеличивается количество ризоидов.

Виргинильный мужской гаметофит — v(m) — характеризуется наличием антеридиев в средней и нижней части таллома.

Дефинитивный период — период функционирования гаметофита, принявшего окончательную (дефинитивную) сердцевидную форму. Может быть представлен 4 возрастно-половыми стадиями.

Дефинитивный стерильный гаметофит — d — имеет почти сердцевидную форму; на переднем конце формируется неглубокая выемка, в которой оформляется меристема. Пластинка однослойная. Гаметофиты мелкие, 2—3 мм в поперечнике.

Дефинитивный мужской гаметофит — d(m) — отличается от предыдущего наличием антеридиев. Антеридии располагаются в средней и нижней части таллома.

Дефинитивный женский гаметофит — d(f) — имеет широко-сердцевидный таллом с глубокой выемкой, достигающей 1/2—1/3 его «длины», с чётко выраженной по краю выемки меристемой, состоящей из мелких изодиаметрических клеток. Центральная часть таллома в результате делений клеток параллельно его плоскости становится многослойной, образуется архегониальная «подушка» или «жилка», боковые части таллома — «крылья» — остаются однослойными. Архегонии располагаются на архегониальной подушке. Гаметофиты крупные, 5—12 мм в поперечнике.

Дефинитивный обоеполый (гермафродитный) гаметофит — d(h) — имеет сердцевидный таллом с выемкой, меристемой, архегониальной подушкой и крыльями. Обоеполыми чаще всего становятся протерандрически развивающиеся гаметофиты после формирования на первоначально мужских гаметофитах архегониальной подушки и архегониев. Нередко позже гаметофиты становятся женскими. Антеридии располагаются сре-

¹ Буквами в скобках обозначен пол гаметофита: m (masculum) — мужской, f (femineum) — женский, h (hermafroditum) — гермафродитный, обоеполый.

ди ризоидов или на крыльях. Иногда архегонии располагаются на вентральной, а антеридии на дорзальной стороне.

Сенильный период — период старения и разрушения таллома, характерный для дефинитивных стерильных или неоплодотворившихся женских и обоеполюх гаметофитов. Представлен **сенильными гаметофитами** — *s*, которые характеризуются разросшимся округлым или лентовидным из-за разрастания крыльев талломом с волнистыми или гофрированными краями. Часто у старых гаметофитов наблюдается пролиферация краевых клеток в боковые ответвления, иногда довольно многочисленные. Они могут приобретать форму, близкую к сердцевидной, обособляться после отмирания основного таллома и формировать гаметангии. Такой процесс можно рассматривать как вегетативное размножение.

Развитие гаметофитов не всегда является последовательной сменой стадий от проростка до дефинитивного гаметофита. Судьба проросшей споры зависит от множества условий, которые приводят к многочисленным отклонениям в развитии. Наиболее распространённым отклонением в развитии гаметофитов является происходящее под влиянием антеридиогена появление мужских гаметангиев на гаметофитах, не достигших взрослого состояния, что по существу является неотенией. Конец жизни гаметофита также неоднозначен: он может отмереть, дав начало спорофиту, а может отмереть не оплодотворившись в результате естественного старения.

Исходя из того, что функция гаметофитов заключается в воспроизведении спорофита, мы выделяем три типа онтогенеза гаметофитов:

1. Полный функционально завершённый онтогенез. Характерен для архегониатных (дефинитивных женских и гермафродитных) гаметофитов, которые проходят все стадии формообразования, оплодотворяются и отмирают после образования проростка спорофита.

2. Полный функционально незавершённый онтогенез. Характерен для дефинитивных бесполох, женских и обоеполюх гаметофитов, прошедших все стадии формообразования, но не оплодотворившихся и отмерших в результате естественного старения.

3. Неполный функционально незавершённый онтогенез. Характерен для неотенических мужских гаметофитов, которые выполняют функцию образования гамет, но не проходят всех стадий формообразования, не дают спорофитов и отмирают после созревания гамет и для гаметофитов с пониженной жизненностью, отмирающих на ранних стадиях до образования гамет.

Система размножения папоротников включает внутризаростковое самооплодотворение, когда половой процесс осуществляется в пределах одного обоеполого гаметофита (при этом, обычно, достигается полная гомозиготность), межзаростковое спаривание, когда в половом процессе участвуют разнополюе гаметофиты, образовавшиеся из спор одного спорофита, и межзаростковое скрещивание, аналогичное аутбридингу цветковых, когда в половом процессе участвуют разнополюе гаметофиты, образовавшиеся из спор разных спорофитов. Межзаростковое скрещивание способствует максимальной гетерозиготности популяций папоротников (Lloyd, 1974). Поливариантность развития гаметофитов обуславливает сложную возрастно-половую структуру многозаростковых лабораторных культур и природных поселений гаметофитов. Преобладание в культурах и природных поселениях большинства видов разнополюх гаметофитов и малое участие обоеполюх свидетельствует о том, что виду свойственно наличие системы смешанного размножения: генетическая система вида поддерживается в большей степени посредством межзаросткового скрещивания и межзаросткового спаривания и в меньшей степени посредством внутризаросткового самооплодотворения. Интересно, что разнополюе гаметофиты преобладают в посевах лесных видов, обоеполюе — в посевах литофильных видов. Очевидно, это связано с тем, что в лесных ценозах более вероятно возникновение достаточных по численности и плотности поселений гаметофитов, в которых наблюдается сложная возрастно-половая структура. У скальных видов, вероятно, из-за недостатка места для развития поселений большой численности, выработалось приспособление к развитию

обоеполюх гаметофитов, что свидетельствует о большем значении внутризаросткового самооплодотворения для поддержания генетической системы вида.

Онтогенез спорофита

Онтогенез спорофитов папоротников сходен с онтогенезом семенных растений, и изменение спорофита в процессе онтогенеза подчиняется тем же закономерностям, что и изменение семенного растения. Признаками, маркирующими переход из одной стадии онтогенеза в другую, являются форма, размеры и число вай, степень рассечённости пластинки вайи, форма и размеры ризома, степень разветвлённости ризома, способность спорофита к спорообразованию, соотношение процессов отмирания и новообразования на многолетних частях.

Латентный период в онтогенезе спорофита отсутствует, зигота развивается без периода покоя.

Пререпродуктивный период — период развития с момента оплодотворения яйцеклетки и образования зиготы до достижения спорофитом репродуктивной зрелости. Длительность этого периода, относительно длительности онтогенеза спорофита в целом, невелика, однако в этот период происходят достаточно быстрые и значительные изменения морфологической структуры и размеров спорофита. К концу пререпродуктивного периода спорофит приобретает черты взрослого растения. Значительные качественные изменения признаков спорофита позволяют разделить этот период на 5 стадий.

Зародыш (em) — начальная стадия развития спорофита на гаметофите, начинающаяся с оплодотворения яйцеклетки и заканчивающаяся образованием органов спорофита. Представляет собой бугорок меристематической ткани, расположенный на вентральной стороне гаметофита. Питание за счёт тканей гаметофита. На этой стадии онтогенеза зародыши не имеют чётких видовых отличий. Принадлежность зародыша к виду можно определить только по признакам гаметофита, на котором он образовался. Но, поскольку и гаметофиты почти не имеют чётких видовых отличий, то определение зародыша до вида затруднено.

Проросток спорофита — ps — дифференцирован на первую вайю, первый корень и апекс оси, у основания проростка сохраняется гаметофит. Питание смешанное за счёт тканей гаметофита и ассимиляции первой вайи или вай. Связь проростка с гаметофитом осуществляется через гаусторий. Всем органам свойственна простота строения. Вайи чаще одиночные, или в числе 2—3. Спорофиты большинства видов умеренной зоны сходны между собой по форме и рассечённости пластинки первой вайи: она имеет двулопастную, иногда четырёхлопастную или восьмиллопастную, реже — веерную или трёхлопастную форму. Первые вайи спорофитов, гаметофиты которых имеют опушенный таллом, также опушены; у видов, имеющих неопушенные гаметофиты, пластинки вай и черешки голые. Чем более густо опушен гаметофит, тем гуще волоски и на вайях спорофита. Первые корни проростков, как правило, не ветвящиеся, на апексе имеется 1—3 зачатка вайи.

Ювенильный спорофит — j — имеет вайи ювенильного типа с упрощённым рассечением, ризом несформировавшийся, без отмерших частей, несёт небольшое количество филлоподиев. У видов, имеющих во взрослом состоянии сильно рассечённые вайи, ювенильную стадию онтогенеза можно разделить на 2—3 дополнительные стадии (j1, j2, j3), отличающиеся степенью рассечённости вай.

На этой стадии начинается формирование ризома: первые вайи отмирают, а их филлоподии остаются в составе ризома. Спорофиты всех видов умеренной зоны на ювенильной стадии имеют розеточную форму роста: короткий ортотропный ризом, несущий розетку вай и верхушечную почку из 2—4 зачатков вай. В естественных местообитаниях проростки и ювенильные спорофиты большинства видов ещё не обладают ритмичным ростом, вайи у них разворачиваются поочерёдно и зимуют зелёными, поэтому розетки образуются из разновозрастных вай, которые имеют разную форму и рассечённость. Проростки и ювенильные спорофиты всех видов папоротников, в том числе и летнезелё-

ных, являются вечнозелёными. У видов, имеющих во взрослом состоянии летнезелёный феноритмотип, переход к нему происходит к концу ювенильной стадии (j3) или позже.

У видов, взрослые спорофиты которых имеют плагиотропный длинный ризом, к концу ювенильной стадии заметны признаки полегания и удлинения ризома: удлиняются базальные части филлоподиев. Ветвление ризома у ювенильных спорофитов отсутствует.

Имматурный спорофит — im — стадия переходная от ювенильного спорофита к взрослому. На этой стадии увеличиваются общие размеры спорофита, рассечённость вай усложняется, но не достигает ещё рассечённости, свойственной взрослым спорофитам. Ризом более сформирован, без отмерших частей, в его строении появляются черты, присущие ризому взрослого спорофита, появляются структуры, обеспечивающие ветвление ризома на более поздних стадиях развития.

На этой стадии становятся заметными различия между спорофитами видов, принадлежащих к разным жизненным формам. Спорофиты короткокорневищных видов сохраняют розеточную форму роста, у некоторых видов ризома остаются ортотропными, у некоторых — полегают и становятся восходящими. У длиннокорневищных видов несколько раздвигаются вайи и зачатки вай вследствие разрастания подножий филлоподиев, апикальный конец ризома выдвигается вперёд и выносит зачатки вай перед развернувшимися вайями. У филлогенно ветвящихся розеточных крупнокорневищных папоротников на многолетних частях (на филлоподиях) появляются почки, обеспечивающие в дальнейшем процесс ветвления (виды *Dryopteris*). У акрогенно ветвящихся розеточных короткокорневищных и безрозеточных длиннокорневищных папоротников на имматурной стадии онтогенеза ветвление, как правило, отсутствует.

Продолжается усложнение рассечённости вай. На этой стадии заканчивается адаптация к сезонному климату и происходит окончательное установление летнезелёного феноритмотипа у летнезелёных (во взрослом состоянии) видов. У розеточных папоротников вайи разворачиваются одновременно и имеют одинаковую рассечённость.

В строении **виргинильных спорофитов (v)** преобладают взрослые черты: вайи приобретают характерную форму или близкую к таковой рассечённость, форму, а иногда и размеры, ризом почти не имеет отмерших частей, отмирают лишь его части, образовавшиеся ещё у проростков и ювенильных спорофитов. Ризома длиннокорневищных папоротников начинают ветвиться, у розеточных акрогенно ветвящихся папоротников, ветвление ризомов на этой стадии онтогенеза ещё отсутствует. У розеточных филлогенно ветвящихся папоротников увеличивается количество филлоподиев с почками, появляются отбеги. У всех розеточных крупнокорневищных спорофитов заметно увеличиваются ризома за счёт увеличения остающихся на них филлоподиев, в результате они приобретают расширяющуюся к апикальному концу форму.

Репродуктивный период — период наиболее мощного развития всех органов спорофита. Основной признак, маркирующий вступление в репродуктивный период — начало спорообразования. Способность к спорообразованию в первой половине периода нарастает, во второй — угасает. Несмотря на то, что репродуктивный период занимает большую часть онтогенеза, морфологические признаки не претерпевают значительных изменений и различия между стадиями, на которые подразделяется этот период, заключаются, главным образом, в изменении размеров органов, количества и особенностей расположения сорусов на вайях. Включает 3 стадии.

Молодой спороносящий спорофит — sp1. Основными признаками, характеризующими эту стадию, являются появление сорусов в сочетании с незначительными процессами отмирания на ризомах: отмирают части, образовавшиеся на ювенильной и имматурной стадиях. Энергия спороношения первично низкая: сорусы образуются не на всех вайях, в малом количестве, с малым числом спорангиев в сорусе, либо имеются только индузии, а спорангии отсутствуют. У видов с диморфными вайями появляются спорофиллы, часть перьев которых нередко бывает стерильной.

Качественные и количественные изменения претерпевают ризома спорофитов: увеличиваются размеры, у большинства видов реализуется способность к ветвлению и

разрастанию. У акрогенно ветвящихся безрозеточных длиннокорневищных папоротников (*Gymnocarpium*, *Phegopteris*, *Diplazium*) появляются повторные разветвления, вайи становятся расставленными из-за разрастания подножий филлоподиев. У акрогенно ветвящихся розеточных короткокорневищных папоротников происходит увеличение размеров ризомов за счёт увеличения числа и размеров филлоподиев, которое в конечном итоге обусловлено увеличением числа и размеров вай в розетке, при этом у розеточных крупнокорневищных папоротников (*Athyrium*) преобладают неразветвлённые ризомы, а большинство разветвлённых имеют 2—3 ветви, у розеточных мелкокорневищных дерновинообразующих папоротников (*Aleuritopteris*, *Asplenium*, *Woodsia*) ризомы на этой стадии онтогенеза уже имеют несколько разветвлений. У филлогенно ветвящихся розеточных крупнокорневищных папоротников увеличивается число филлоподиев с почками на ризомах и число спорофитов, имеющих почки; более интенсивно образуются отбеги и появляются боковые ризомы с вайями. У разных видов эти процессы протекают с разной интенсивностью. Ризомы крупнокорневищных розеточных видов папоротников сохраняют форму конуса, узкого в базальной части и расширяющегося к апикальному концу.

Средневозрастной спороносящий спорофит — sp2 — это пик развития спорофита. За весь период жизни именно на этой стадии онтогенеза особь достигает наибольших размеров и характеризуется наиболее интенсивными процессами нарастания, ветвления, спорообразования. В этом биологическом возрасте стабилизируются все свойственные виду признаки, происходит установление свойственной виду жизненной формы.

У видов с мономорфными вайями на всех или большинстве вай спорофитов образуются сорусы, которые равномерно располагаются по всей нижней поверхности или отсутствуют на самых нижних и самых верхних перьях. У видов с диморфными вайями образуется максимальное число спорофиллов.

На этой стадии происходит окончательное становление биоморф и образование разветвлённых систем ризомов. Безрозеточные длиннокорневищные папоротники имеют наиболее длинные и наиболее разветвлённые ризомы, несущие почти исключительно спороносные вайи. Розеточные мелкокорневищные папоротники (*Aleuritopteris*, *Woodsia*) образуют сильно разветвлённые дерновиноподобные системы ризомов. У розеточных крупнокорневищных папоротников (*Athyrium*) большинство спорофитов имеют разветвлённый ризом, а у *A. filix-femina* образуются кочки. У филлогенно ветвящихся розеточных крупнокорневищных папоротников продолжается процесс образования почек на филлоподиях, образуется максимальное число боковых ризомов, начинается их отделение (специализированная дезинтеграция).

Благодаря усиливающимся процессам отмирания с базального конца, ризомы крупнокорневищных розеточных папоротников (или их отдельные ветви) приобретают цилиндрическую форму.

У **стареющего спороносящего спорофита (sp3)** происходит постепенное ослабление процессов роста и формообразования, угасание функций, разбалансировка признаков. Угасание проявляется прежде всего, в уменьшении интенсивности спороношения по числу спороносящих вай или спорофиллов, расположению и количеству сорусов. Процессы отмирания на ризомах преобладают над процессами новообразования: отмирают части ризомов, образовавшиеся у виргинильного и частично молодого спороносящего спорофита.

На этой стадии онтогенеза начинается неспециализированная и усиливается специализированная дезинтеграция спорофитов. Вследствие распада ризома и снижения его способности к ветвлению и разрастанию жизненная форма упрощается. Неспециализированная дезинтеграция характерна для акрогенно ветвящихся папоротников и заключается в распаде ризома при отмирании его на уровне разветвлений. Поскольку на этой стадии онтогенеза процесс распада только начинается, то партикулы, особенно у сильно ветвящихся спорофитов (например, у видов *Gymnocarpium*, *Phegopteris*, *Diplazium*) остаются разветвлёнными; у слабо ветвящихся — становятся одноосными (виды *Athyrium*). Специализированная дезинтеграция характерна для филлогенно ветвящихся папоротников (виды *Dryopteris*), поскольку образующиеся боковые ризомы всегда глубоко омоложены

по сравнению с главным ризоомом. Их отделение не связано с отмиранием основного ризома или несущих их филлоподиев.

У всех розеточных видов несколько изменяется форма ризома. Вследствие уменьшения размеров вновь образующихся вай и филлоподиев, уменьшается диаметр апикальной части ризома (или отдельной ветви) и они сужаются к апикальному концу.

Пострепродуктивный период — период угасания ростовых процессов и функций спорофита, происходит утрата способности к спороношению. Период занимает незначительную часть онтогенеза, поскольку спорофиты папоротников способны спороносить почти до отмирания. Включает 2 стадии.

Субсенильный спорофит (ss) характеризуется отсутствием спороношения, уменьшением размеров всех органов. На ризомах преобладают процессы отмирания: отмирают части, образовавшиеся в репродуктивном периоде. Происходит дальнейшее упрощение жизненной формы в результате продолжающихся процессов распада ризома и потери ими способности к ветвлению и разрастанию.

У розеточных видов, вследствие резкого уменьшения вновь образующихся вай и филлоподиев, нарастание происходит очень медленно и апикальная часть ризома как бы погружается внутрь части, образовавшейся на предыдущих стадиях. Большая часть ризома состоит из отмерших филлоподиев. У большинства видов с сильно рассечёнными (в середине онтогенеза) вайями, происходит постепенное упрощение рассечённости, изменяется форма вай, часто встречаются недоразвитые перья.

Для **сенильного спорофита (s)** характерно предельное упрощение жизненной формы, уменьшение размеров всех органов. Почти полное угасание ростовых процессов проявляется в уменьшении числа вай, упрощении их рассечённости, вплоть до ювенильной, и изменении формы вай, вследствие раннего прекращения роста перьев. На этой стадии происходит полная дезинтеграция ризома спорофитов, вплоть до образования одноосных партикул даже у сильноветвящихся безрозеточных и розеточных папоротников.

Кроме субсенильной и сенильной стадий к пострепродуктивному периоду мы относим и квазисенильные спорофиты. **Квазисенильный спорофит — qs** — образуется в результате нарушения последовательности хода онтогенеза у спорофитов низкой жизнестойкости, растущих в неблагоприятных условиях. К таким спорофитам мы относим иматурные, виргинильные или даже ювенильные спорофиты, которые переходят в пострепродуктивный период, минуя репродуктивный. В их строении спорофитов сочетаются молодые и старческие черты: на ризомах, не успевшем достичь свойственных виду размеров и формы, преобладают процессы отмирания в то время как морфология вай (малые размеры и слабая рассечённость) соответствует молодым спорофитам.

В ходе онтогенеза изменения размеров и количества органов спорофитов происходят по одновершинной кривой, размеры и количество органов нарастают к средневозрастной стадии и уменьшаются к сенильной. Развитие и рост происходят одновременно, однако одной и той же стадии онтогенеза может соответствовать широкий диапазон размеров, а экземпляры одинакового размера могут различаться по уровню развития. Различия в размерах спорофитов, находящихся на одной стадии, обусловлены уровнем их жизнестойкости, который в первую очередь зависит от условий произрастания.

Спорофитам, как и гаметофитам свойственна поливариантность развития. Развитие особей может протекать последовательно, когда один биологический возраст сменяет другой, вместе с тем, нередко в развитии спорофитов последовательность смены стадий нарушается. У спорофитов наиболее распространены пропуски одной или нескольких стадий или даже целого периода, в результате чего особи имеют признаки, присущие разным стадиям: например, квазисенильные спорофиты сочетают признаки иматурных или виргинильных спорофитов с признаками субсенильных или сенильных спорофитов. У литофильных видов, обитающих в сухих местообитаниях, например у *Asplenium rutamuraria*, наблюдается образование сорусов у особей, по признакам строения тела соответствующих ювенильной или иматурной стадиям: сорусы располагаются не на рассечённых вайях, как у взрослых особей, а на ювенильных тройчатых вайях с перьями веер-

ной формы. Такую своеобразную неотению отмечают для этого вида Н. И. Шорина и Л. А. Силантьева (1998). У спорофитов, образовавшихся половым путём, чаще выпадают поздние стадии развития, у спорофитов вегетативного происхождения — отсутствуют начальные стадии. Одна особь реализует один путь онтогенеза. Способность особей развиваться разными путями — один из механизмов дифференциации особей в ценопопуляции, обеспечивающий расширение экологической ниши вида, переживание неблагоприятных условий, поддержание высокой численности ценопопуляции.

Поскольку основная функция спорофитов заключается в производстве спор, мы выделяем 3 типа онтогенеза спорофита:

1. Полный, функционально завершённый онтогенез. Наблюдается у спорофитов, прошедших последовательно все стадии формообразования от зародыша до сенильного спорофита. Заканчивается отмиранием в результате естественного старения:

$em \rightarrow p \rightarrow j \rightarrow im \rightarrow v \rightarrow sp1 \rightarrow sp2 \rightarrow sp3 \rightarrow ss \rightarrow s \rightarrow \text{отмирание}$

2. Неполный, функционально завершённый онтогенез. Наблюдается у спорофитов, выполнивших функцию образования спор, но не прошедших всех стадий. Характерен для спорофитов с невысокой жизненностью, которые не достигают пика своего развития или отмирают после репродуктивного периода, и для спорофитов вегетативного происхождения, когда у рамет отсутствуют начальные этапы развития, в зависимости от глубины омоложения вегетативного потомства.

3. Неполный, функционально незавершённый онтогенез. Наблюдается у спорофитов, не выполнивших функцию образования спор. Характерен для квазисенильных спорофитов, у которых отсутствует репродуктивный период, для спорофитов с пониженной жизненностью, как спорового, так и вегетативного происхождения, отмирающих до репродуктивного периода.

Продолжительность онтогенеза гаметофитов и спорофитов папоротников умеренной зоны различается чрезвычайно. Гаметофиты живут, как правило, один вегетационный сезон, крупные сердцевидные гаметофиты (дефинитивные женские, сенильные) способны зимовать и жить некоторое время после перезимовки. Спорофиты в большинстве своём многолетние растения. Средняя продолжительность их жизни составляет 40—50 лет, но многие из них могут доживать до 80—100 лет.

В сложившихся фитоценозах гаметофиты и спорофиты занимают, как правило, разные микроместообитания. Гаметофиты развиваются в «safe sites» — местах с пониженной или отсутствующей конкуренцией со стороны других растений. При этом гаметофиты разных видов имеют довольно строгие экологические предпочтения. Например, гаметофиты видов *Dryopteris* предпочитают древесные субстраты: гниющие пни, упавшие мёртвые стволы, колоды, древесную труху; гаметофиты видов *Athyrium*, *Gymnocarpium*, *Phegopteris* — почвенные: сырую обнажённую почву на вывалах деревьев, корнях вывороченных деревьев, порогах животных, обочинах слабо используемых лесных дорог и тропинок, сырых обрывчиках по берегам лесных ручьёв. После оплодотворения в этих же микроугодьях развиваются молодые спорофиты. Обычно к виргинильной стадии спорофиты входят в состав травяного яруса ценоза.

Список литературы

Арнаутова Е. М. Гаметофиты папоротников флоры СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 16 с.

Гуреева И. И. Структура ценопопуляций крупнокорневищных папоротников // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. С. 125—128.

Гуреева И. И. Онтогенез спорофита и возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris filix-mas* в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1990. Т.75. № 5. С. 643—652.

Гуреева И. И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций *Dryopteris expansa* (*Aspidiaceae*) в коренных сообществах Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1996. Т.81. № 8. С. 54—64.

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 157 с.

- Козо-Полянский Б. М. Современное состояние проблемы чередования поколений у высших растений // Тез. докл. делегат. совещ. Всесоюз. бот. о-ва (28 января — 1 февраля 1951 г.). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1951. № 4. Вопросы чередования поколений у растений. С. 3—17.
- Котухов Ю. А. Выращивание папоротников из спор // Бюл. Глав. бот. сада. 1968. № 71. С. 85.
- Лащинский Н. Н., Шорина Н. И. Онтогенез спорофита и структура ценопопуляций *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee в черневой тайге Салаирского кряжа // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1985. Вып. 2. № 13. С. 35—44.
- Науялис И. И. Факторы возникновения гаметофитов папоротников в природе // Бот. журн. 1989а. Т. 74, № 6. С. 844—852.
- Науялис И. И. Организация популяций гаметофитов папоротников // Бот. журн. 1989б. Т. 74, № 7. С. 994—1003.
- Патарая Л. М. К систематике половой генерации папоротников Аджарии // Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской. 1968. Т. 181. Вып. 12. С. 244—262.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.
- Серая Г. П., Комов С. В., Мыльников Н. М., Безденежная Н. Л. Особенности морфогенеза и возрастные состояния спорофита некоторых видов крупнокорневищных лесных папоротников // Онтогенез травянистых поликарпических растений: Межвуз. темат. сб. Урал. ун-та. Свердловск, 1980. С. 91—101.
- Стеценко Н. М., Шевченко С. И. Биохимические аспекты потери жизнеспособности спор папоротников сем. Onocleaceae // Бюл. Глав. бот. сада. 1988. № 151. С. 58—61.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.
- Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.
- Шорина Н. И. Двойственность популяционной экологии равноспоровых папоротников // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. 4—6 октября 1988 г. в Новосибирске. М.: Наука, 1988. С. 292—294.
- Шорина Н. И. Двойственность популяционной экологии равноспоровых папоротников // Экология популяций. М., 1991. С. 180—198.
- Шорина Н. И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса *Polypodiidae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Шорина Н. И., Силантьева Л. А. Особенности онтогенеза некоторых представителей рода *Asplenium* (*Aspleniaceae*) в связи с ксерофилизацией // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл., представленных на II (X) съезде Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Санкт-Петербург. 1998. Т. 1. С. 93.
- Dyer A. F., Lindsay S. Soil spore banks of temperate ferns // Amer. Fern. J. 1992. Vol. 82. № 3. P. 89—112.
- Haig D., Westoby M. An Model for the origin Heterosporiy // J. Theor. Biol. 1988. Vol. 134. № 2. P. 257—272.
- Lloyd R. M. Reproductive biology and evolution in the *Pteridophyta* // Ann. Mo. Bot. Gard. 1974. Vol. 61. № 2. P. 318—331.
- Nayar B. K., Kaur S. Types of protallian development in homosporous ferns // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. № 2. P. 179—188.
- Schneller J. J. Biosystematic investigations on the Lady fern (*Athyrium filix-femina*) // Plant. Syst. and Evol. 1979. Vol. 32. № 4.

ЦВЕТОРАСПОЛОЖЕНИЕ У ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Н. П. Савиных, Е. В. Лелекова

Вятский государственный гуманитарный университет
610007 г. Киров, ул. Ленина, д. 198, кафедра ботаники

После выхода в свет работ W. Troll (1964) и осознания его идеи об объединённом соцветии (синфлоресценции) как совокупности всех несущих цветки побегов растения, большая роль в образовании побеговых систем стала отводиться именно этой их части. При характеристике побеговых систем стали использовать такие понятия как «главное соцветие» — совокупность цветков на верхушке главного побега или оси n -го порядка; «флоральная единица» — совокупность цветков на верхушке главного и боковых побегов; «паракладий» — боковые оси, развивающиеся на главной оси ниже флоральной единицы и повторяющие её строение. В строении монокарпических побегов были выделены структурно-функциональные зоны. Вслед за W. Troll (1964), Л. С. Мусина (1976), И. В. Борисова, Г. А. Попова (1990) выделили следующие структурно-функциональные зоны: нижнюю торможения, возобновления, среднюю торможения, обогащения, верхнюю торможения, главное соцветие. В то же время, подчёркивалось, что установить границы соцветия в таком широком его понимании не всегда возможно, особенно при образовании так называемых интеркалярных (вставочных) соцветий, когда ось их после цветения встраивается в ось всего побегового тела растения (Кузнецова и др., 1992). Поэтому при характеристике побеговых систем с позиций синфлоресценции удачнее использовать более широкое понятие — «цветорасположение»: характеристика структур цветковых группировок, закономерности их соподчинения и взаимосвязи в пределах всей побеговой системы растения или, по крайней мере, в пределах системы годичного побега (Кузнецова и др., 1992).

Эти, как и многие другие особенности биоморфологии растений, рассматривались, преимущественно, на примере наземных видов. Водные растения в этом плане оставались практически не изученными. Длительное неограниченное нарастание побеговых систем у рассматриваемой группы растений обеспечивается двумя их особенностями: моноподиальным нарастанием с образованием моноподиальных систем побегов и своеобразным симподиальным нарастанием, когда за вегетационный период из почек обогащения (без периода покоя) образуются несколько следующих друг за другом побегов ветвления (побегов замещения), формирующих скелетную ось. Это так называемое итеративное ветвление (терм.: Troll, 1964). При типичном симподиальном нарастании побеги замещения образуются из почек регулярного возобновления (с одним периодом покоя). Поэтому, особенно при симподиальном нарастании, формируются сложные побеговые системы, которые корректнее называть не соцветиями, а характеризовать их именно как цветорасположение. Это особенно важно в связи с тем, что описать вышеупомянутые системы с использованием традиционных представлений и терминологии не всегда возможно.

Мы изучили побегообразование нескольких модельных видов гидрофитов (по: Папченков, 2001; Лапиров, 2003) и гелофитов (по: Папченков, 2001; Лапиров, 2003): *Nuphar lutea* (L.) Smith. — кубышки жёлтой, *Nymphaea candida* J. Presl. — кувшинки чисто-белой, *Elodea canadensis* Michx. — элодеи канадской, *Hydrocharis morsus-ranae* L. — водокраса обыкновенного, *Stratiotes aloides* L. — телореза алоэвидного, *Ceratophyllum demersum* L. — роголистника тёмно-зелёного, *Callitriche palustris* L. — болотника болотного, *Sparganium emersum* Rehm. — ежеголовника простого, *Alisma plantago-aquatica* L. — частухи подорожниковой, *Sagittaria sagittifolia* L. — стрелолиста стрелолистного, *Butomus umbellatus* L. — сусака зонтичного, *Veronica anagallis-aquatica* L. — вероники ключевой, *V. beccabunga* L. — вероники поручейной.

При анализе полученных данных стало возможным выделение двух групп растений по особенностям их цветорасположения.

1. Растения с интеркалярными соцветиями. В этом случае флоральные единицы располагаются в пазухах листьев срединной формации, образуя так называемую флоральную зону — фрондозное соцветие. Совокупность флоральных зон, чередующихся с вегетативными участками в составе единой оси, названа вегетативно-генеративной зоной (Савиных, 1978).

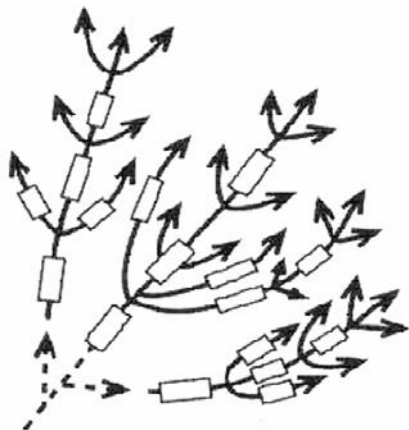


Рис. 1. Побеговая система *Veronica beccabunga*
Светлый прямоугольник — флоральная зона — интеркалярная фрондозная двойная кисть.

кисти (Savinykh, 2003).

Флоральные единицы в пределах флоральной зоны различны у рассматриваемых групп растений. Это — отдельные цветки у моноподиально-розеточных короткостебельных *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*; редуцированные до одного цветка соцветия длиннопобеговой *Elodea canadensis* (особенностям побегообразования этого растения посвящена специальная статья Е. В. Лелековой и Н. П. Савиных в этом сборнике), простые кисти длиннопобеговой *Veronica beccabunga* и специализированные побеги-стрелки у *Butomus umbellatus*. В течение вегетационного периода у этих растений формируются одна, а, чаще, две флоральных зоны.

У побегов *Veronica beccabunga* (рис. 1) в течение вегетационного периода формируется в зависимости от возрастного состояния и положения их в побеговой системе растения, от одной до трёх флоральных единиц в виде интеркалярной двойной фрондозной

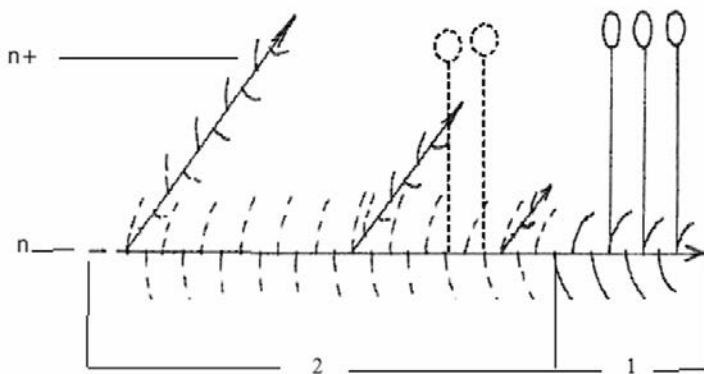


Рис. 2. Побеговая система *Nuphar lutea*
Пунктиром обозначены отмершие участки; сплошной линией — живые. Многолетние и однолетние участки не разграничены.
1 — прирост нынешнего года; 2 — приросты прошлых лет.

У *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida* (рис. 2) на чётко различимых годовых приростах отчётливо различается одна флоральная зона из 2—3(4) метамеров. Это типичное интеркалярное соцветие — фрондозная простая кисть. У *Butomus umbellatus* флоральной единицей является ложный зонтик, в составе которого имеются три брактеозных извилины. Это специализированный генеративный побег-стрелка, который образуется в пазухах листьев срединной формации с периодичностью 5—8 вегетативных метамеров. Т. о., у этого растения в течение года формируются, в среднем, 2—3(4), а, по некоторым данным, до 7—13, цветonoсных побегов (Лапиров, устное сообщение). Цветорасположение этого растения аналогично образованию побеговых систем моноподиально-розеточных трав (*Alchemilla vulgaris* L., *Plantago major* L., *Trifolium pratense* L., *Geum rivale* L. и др.), когда формируется два типа специализированных побегов: побеги первого порядка — вегетативные, ассимилирующие, укороченные; побеги второго порядка — специализированные вегетативные или вегетативно-генеративные. У этого растения, также как и у вышеперечисленных, образуется большое количество придаточных корней и осуществляется достаточно ранняя морфологическая дезинтеграция базальных участков. Несмотря на последнее, растение в течение длительного времени занимает одну территорию и, по сути, является моноцентрическим. Расселению способствует вивипария — прорастание семян внутри плодов (Батыгина, Брагина,

2000) и размножение, по сути, уже не семенами, а молодыми специализированными вегетативными зачатками.

У *Ceratophyllum demersum* флоральные единицы представлены двухцветковыми мужскими и одноцветковыми женскими соцветиями. Они располагаются в пазухах обычных ассимилирующих листьев, поэтому флоральная зона также фрондозная и интеркалярная, но образуется она только у особей, закреплённых в донном грунте и располагающихся на глубине 0,25—0,3 метра. Основной способ размножения *C. demersum* — неспециализированная морфологическая дезинтеграция в виде полной ранней партикуляции. У растений образуются своеобразные турионы (в широком понимании этого термина — как любые зачатки, служащие для перенесения неблагоприятных условий) — в виде вегетативных верхушек побегов с укороченными междоузлиями. То же самое характерно и для видов рода *Utricularia* L., но флоральные единицы у растений этого вида представлены соцветием из нескольких цветков. Турионы пузырчаток более специализированы; они имеют вид компактных овальных образований с большим числом листовых зачатков.

Особое положение среди этой группы занимают болотники — виды рода *Callitriche* L. Апиальный участок их побеговых систем организован по типу верхней фрондозной интеркалярной двойной кисти (терм.: Савиных, 2000), в основании которой в пазухах метамеров с удлинёнными междоузлиями располагаются пестичные цветки, а в следующей далее части с укороченными междоузлиями — тычиночные цветки. На самой верхушке побега находится вегетативный участок с верхушечной почкой, состоящей не более чем из трёх метамеров. Розеточная часть побега располагается на поверхности воды и служит в качестве своеобразных турионов для вегетативного размножения после партикуляции. Оси второго порядка имеют такое же строение, но флоральные единицы представлены только пестичными цветками. На осях третьего порядка не формируется цветков, они вегетативные и служат для вегетативного разрастания и увеличения ассимилирующей поверхности.

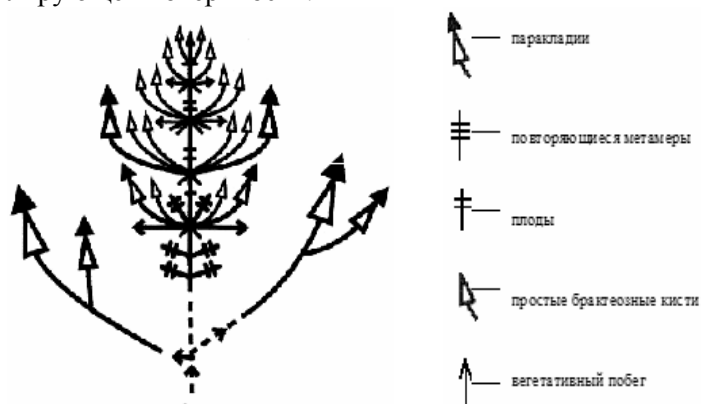


Рис. 3. Побеговая система *Veronica anagallis-aquatica*

ная побеговая система, по сути, являющаяся множественной фрондозной открытой кистью, на верхушке которой всегда присутствуют как минимум, два вегетативных метамера, из пазушных почек листьев которых в дальнейшем закладываются пазушные брактеозные кисти (Савиных, 1997). Побеговая система этого растения усложняется формированием дополнительных побегов ветвления из сериальных почек с образованием сериальных комплексов, элементы которых могут быть фрондозными двойными открытыми кистями, паракладиями или вегетативными побегами (именно за счёт этих укоренившихся побегов образуются турионы). Анизотропное положение побегов в пространстве обеспечивает погружение побеговых систем в воду по мере их нарастания. При взаимодействии с водой, образуются придаточные корни, за счёт которых, по достижении ими грунта, растение укореняется. Растение цветёт до конца вегетационного периода. Мы наблюдали цветущие особи вероники ключевой в конце сентября. Однако весной эти растения представлены лишь отдельными укоренившимися участками побегов. По-видимому, отмира-

Неограниченное моноподиальное нарастание в течение вегетационного периода, а также наличие интеркалярных соцветий у близкородственных видов сближает с видами рода *Callitriche* L. гидрофита *Veronica anagallis-aquatica* — веронику ключевую (рис. 3). У этого растения из турионов в виде небольших участков укоренившихся побегов в течение вегетационного периода формируется слож-

ние особей обусловлено недостатком кислорода зимой. Модель побегообразования этого растения характеризуется как симподиальная длиннопобеговая с погружающимися побегами. Цветорасположение этого растения напоминает строение соцветий монокарпических побегов с верхней интеркалярной кистью у других видов рода (вероника широколистная). Особенности условий обитания снимают ограничения в нарастании и ветвлении побеговых систем и обеспечивают тем самым не только длительное нарастание, но и длительное цветение, а также семенное размножение и воспроизведение.

2. Растения с симподиальным нарастанием и формированием симподиальных систем побегов. Особое место по цветорасположению среди гидрофитов занимает *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Van den Bosch — шелковник волосolistный, биоморфе которого посвящено особое сообщение (О. А. Лебедева, А. Г. Лапиров в этом сборнике). Отметим лишь, что у этого растения побеги замещения в составе симподия состоят из одного вегетативного метамера с типичным листом срединной формации и редуцированного до одного цветка соцветия. Число этих побегов не ограничено. В конце вегетационного периода цветок на верхушке побега замещения не формируется, а образуется розеточный участок, способный к укоренению и, по-видимому, перезимовке. В результате, к концу вегетационного периода побеговая система любого порядка у *B. trichophyllum* представляет собой фрондозный симподий с розеточным участком на верхушке. Т. о., обеспечивается и ассимилирующая, и репродуктивная функция за счёт деятельности самых молодых меристем, а для растения — и вегетативное расселение, и вегетативное размножение, и перезимовка.

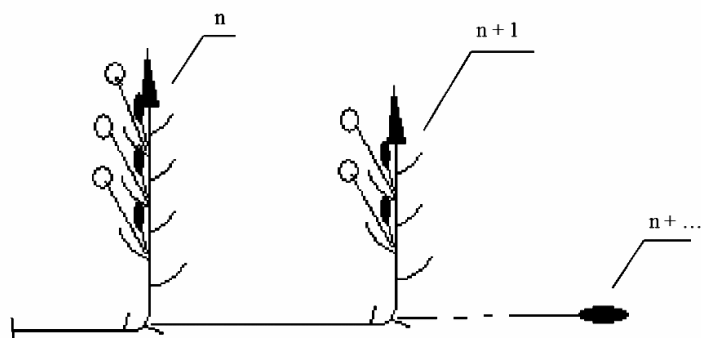


Рис. 4. Фрагмент побеговой системы *Hydrocharis morsus-ranae*

Побеговые системы *Hydrocharis morsus-ranae* — водокраса (рис. 4) (побегообразованию этого растения посвящена специальная статья Д. Ю. Петуховой и Н. П. Савиных в этом сборнике) и *Stratiotes aloides* — телореза к началу цветения образованы совокупностью нескольких столонно-розеточных побегов, возникших в результате

итеративного ветвления исходного побега. При этом, у первых по времени возникновения побегов водокраса флоральная единица включает в себя редуцированные до одного цветка женские, а у более поздних — мужские цветки, объединённые в соцветие. В пределах розеточной части побегов водокраса почки закладываются и реализуются через один метамер. Поэтому побег замещения, который, по-видимому, можно назвать флоральной единицей, образован тремя метамерами, первый из которых несёт один лист срединной формации с редуцированной пазушной почкой, второй — лист срединной формации и почку, из которой сформируется побег замещения следующего порядка в составе симподия исходного побега, третий — с редуцированным листом и двумя почками, из которых разовьются вегетативно-генеративные столонно-розеточные побеги замещения. В результате, флоральная зона водокраса будет представлена совокупностью вегетативно-генеративных флоральных единиц. В результате этого розеточная часть побега представляет собой акросимподиальную вегетативно-генеративную систему, которая, как указано в вышеупомянутой статье, совмещает функции соцветия, ассимилирующей поверхности; является центром закрепления, а также — структурой для размножения, воспроизведения и расселения растения. Морфологически эта система напоминает таковую у *B. trichophyllum*, отличаясь от неё лишь длиной междоузлий. Кроме того, в отличие от сериальных почек шелковника, которые обеспечивают ветвление побеговой системы при формировании последнего вегетативного метамера побега замещения у водокраса не за-

кладывается лист, а лишь зачаток почки, при делении которого образуются две коллатеральные почки. Из них в дальнейшем разовьются два стolonно-розеточных побега.

У близкородственного по жизненной форме также стolonно-розеточного *Stratiotes aloides* флоральная зона формируется (по предварительным данным) исключительно за счёт апикальной меристемы и представлена типичным интеркалярным фронтозным соцветием.

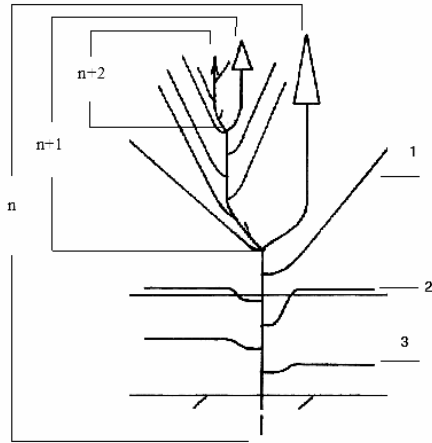


Рис. 5. Итеративное ветвление в побеговой системе *Alisma plantago-aquatica*

Короткие междоузлия для наглядности расставлены. 1 — воздушные листья, 2 — плавающие листья, 3 — погруженные листья.

содержащая от 12—18 зачатков (Лапиров, устное сообщение). С учётом того, что в составе каждого побега замещения содержится, как правило, по шесть вегетативных метамеров, то можно заключить, что итеративное ветвление характерно уже для почек этого растения. Побеги замещения различны по своему происхождению: если первые два закладываются в год, предшествующий цветению и, по сути, могут быть охарактеризованы как побеги возобновления, то следующие — типичные силлептические побеги ветвления, развивающиеся из почек обогащения. Таким образом, цветорасположение частухи структурно подобно цветорасположению водокраса. Но, в связи с разными жизненными стратегиями и способами размножения этих видов реализуются они по-разному. В связи с преобладанием семенного размножения у частухи с полурозеточными побегами формируется сильно разветвлённое соцветие; при этом сокращается онтогенез и нет способности к вегетативному размножению. Не смотря на морфологическую дезинтеграцию особей на второй-третий года жизни, партикулы близко располагаются друг к другу, а придаточные корни формируют единый центр освоения почвенной среды. Это малолетнее растение вполне справедливо считать моноцентрическим. Условия обитания частухи обеспечивают успешность семенного возобновления. Поэтому при формировании такой жизненной формы естественным отбором были подхвачены именно эти особенности цветорасположения у растений.

Водокрас — типичное вегетативно-подвижное растение; однолетник вегетативного происхождения, у которого преобладает вегетативное и расселение, и размножение. Редукция парциального соцветия в составе флоральной единицы и вегетативного участка у побегов замещения водокраса и, по-видимому, у шелковника, была компенсирована в ходе эволюции ранней морфологической дезинтеграцией и способностью к вегетативному размножению и воспроизведению.

У **полицентрических гелофитов** итеративное ветвление приводит к образованию нескольких центров закрепления в виде постоянно сменяющих друг друга цветоносных побегов. Они по наличию структурно-функциональных зон подобны монокарпическим

Симподиальное нарастание характерно и для моноцентрического полурозеточного растения — *Alisma plantago-aquatica*. Для неё, как и для многих других водных и прибрежно-водных растений, свойственно итеративное ветвление: в течение вегетационного периода формируется до четырёх побегов замещения. Каждый из них образован несколькими метамерами с короткими междоузлиями и стрелкой — специализированным генеративным участком, заканчивающимся метельчатым соцветием. У одной особи может образоваться два таких побега с полностью сформированным и реализованным соцветием и ещё два — с заложенными, но не всегда реализованными соцветиями. По-видимому, решающую роль в цветорасположении этого растения и в формировании побегов замещения играют условия вегетационного периода. В конце вегетационного периода закладывается пазушная почка,

побегам наземных растений. Модельным видом этих биоморф может служить ежеголовник простой — *Sparganium emersum* (рис. 6).

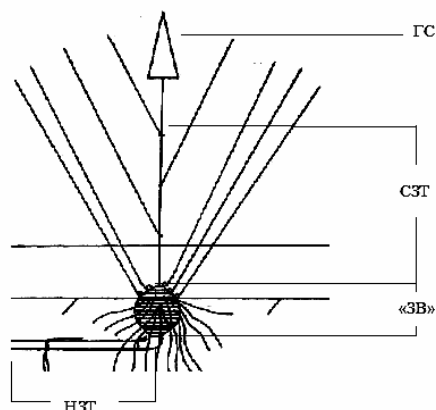


Рис. 6. Строение монокарпического побега *Sparganium emersum*
НЗТ — нижняя зона торможения
«ЗВ» — зона возобновления
СЗТ — средняя зона торможения
ГС — главное соцветие

Это явнополицентрическое длиннокорневищное растение с трициклическими полурозеточными побегами. Нижняя зона торможения их образована геофильным участком с удлинёнными междоузлиями и чешуевидными листьями и состоит, в большинстве случаев, из 5—6 метамеров. Основная её функция: вегетативное разрастание. Некоторые почки этой зоны могут реализовываться, особенно на более поздних этапах развития особей. Зона возобновления представлена вегетативной ортотропной розеточной частью побега. Она формируется путём моноподиального нарастания в течение трёх лет. При этом, начиная с самого первого года, постоянно из почек обогащения этой зоны образуются побеги следующего порядка. Благодаря этому формируется, начиная с первого года жизни, полицентрическая особь, в составе которой, к моменту зацветания исходного побега имеется до 20 и более

побегов замещения 3-х порядков ветвления с собственными центрами закрепления. Поэтому зоной возобновления розеточный участок побега можно считать только по его функциональным особенностям, поскольку в типичной зоне возобновления располагаются почки регулярного возобновления. Структурно эта зона соответствует зоне обогащения монокарпического побега наземных трав. Выше располагается верхняя зона торможения, которая структурно и функционально соответствует средней зоне торможения монокарпических побегов наземных трав, но не может быть так названа в связи с особенностями её расположения — после зоны обогащения. Она представлена ортотропным участком цветущего трёхлетнего побега с удлинёнными междоузлиями и ассимилирующими листьями срединной формации, которые всегда превышают ось соцветия. На верхушке побега расположено фрондозно-франдулозное соцветие, организованное по типу кисти длиной 15—25 см; флоральные единицы — пазушные головчатые соцветия из спирально расположенных и плотно прилегающих друг к другу однополых цветков. При чём соцветия из женских цветков располагаются в пазухах ассимилирующих листьев срединной формации и находятся в основании оси соцветия. Выше, отделённая длинным междоузлем, располагается мужская часть флоральной зоны. Мужские соцветия находятся в пазухах мелких, легко разрушающихся листьев; междоузлия этой зоны значительно короче. Наличие длинного междоузлия между мужской и женской частью соцветия даёт основание предполагать, что женские соцветия представляют собой производное паракладиев более сложных соцветий с редуцированной мужской частью боковой оси соцветия. Ежеголовник растёт в условиях с затруднённым семенным возобновлением, поэтому естественный отбор в этой группе растений был направлен на обеспечение вегетативного разрастания и размножения, что обеспечило полицентричность особи, а вследствие этого — большую устойчивость и даже стресс-толерантность. В отличие от многих других видов, это растение является типичным вегетативно подвижным малолетним растением.

Тело генеративных особей длиннокорневищного травянистого малолетника *Potamogeton lucens* L. — рдеста блестящего (рис. 7) образовано системой симподиально нарастающих монокарпических побегов (Даровских, 2003). Монокарпический побег каждого порядка включает плагиотропный и ортотропный участки. Плагиотропный участок образуют первые два междоузлия побега. Последующие междоузлия формируют ортотропную ассимилирующую часть, несущую настоящие листья. Плагиотропные участки последовательных генераций монокарпических побегов (n , $n+1$, $n+2$ и т. д.) составляют

симподиально нарастающее гипогеегенное корневище. В пазухах чешуевидных листьев корневища закладываются почки, вероятно, различные по темпам развития. Они могут дать начало новой системе симподиально нарастающих побегов. Вероятно, что старые части ризомов перегнивают, в результате чего происходит обособление отдельных участков особей. Эта часть побега оценивается как нижняя зона торможения. В месте перехода побега от плагиотропного к ортотропному росту располагается зона возобновления, из пазушных почек которой формируются побеги следующего порядка. Выше располагается средняя зона торможения, типичная для монокарпических побегов наземных трав. Эта часть побега выполняет ассимилирующую функцию и выносит его в верхние горизонты водоёма. Из пазушных почек, как правило, не образуется побегов; междоузлия — самые длинные. В зоне обогащения формируется 3 вида разнокачественных боковых побегов: вегетативные, вегетативно-генеративные побеги обогащения и столоны, несущие чешуевидные листья, зачатки ортотропных побегов и придаточные корни. У некоторых побегов далее формируется верхняя зона торможения, в пазухах листьев которых не образуются параклади. Выше располагается верхушечное соцветие. Флоральной единицей его является побег, состоящий из вегетативного метамера с длинным междоузлем и двумя супротивно расположенными листьями, в пазухах которых располагается вегетативная и вегетативно-генеративная почка, с многоцветковым колосом на верхушке. Из таких побегов замещения формируется фрондозное соцветие — извилина, редко дихазий.

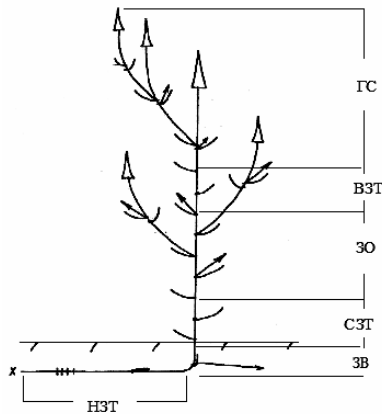


Рис. 7. Строение монокарпического побега *Potamogeton lucens*

НЗТ — нижняя зона торможения
ЗВ — зона возобновления
СЗТ — средняя зона торможения
ЗО — зона обогащения
ВЗТ — верхняя зона торможения
ГС — главное соцветие

По наличию структурно-функциональных зон выявлено 4 типа монокарпических побегов:

1. Нижняя зона торможения → зона возобновления → средняя зона торможения → зона обогащения → верхняя зона торможения → верхушечное соцветие.
2. Нижняя зона торможения → зона возобновления → средняя зона торможения → зона обогащения → верхушечное соцветие.
3. Нижняя зона торможения → зона возобновления → зона обогащения → верхушечное соцветие.
4. НЗТ → ЗВ → СЗТ → ВС. Нижняя зона торможения → зона возобновления → средняя зона торможения → верхушечное соцветие.

Наибольшее число монокарпических побегов изученных особей относится к типу 1. Единично встречаются побеги 3 и 4 типов. Строение нижней зоны торможения, зоны возобновления, средней зоны торможения и верхушечного соцветия сходно у всех типов монокарпических побегов.

Монокарпические побеги 1 типа наиболее дифференцированы. Они обеспечивают семенное и вегетативное размножение. Наименее дифференцированы побеги 4 типа. Монокарпические побеги 3 типа характеризуются интенсивным ветвлением до 3-го порядка.

Строение побегов зависит от среды обитания. Полный набор структурно-функциональных зон формируется при развитии побеговых систем в неоднородной среде: в почве, воде и на поверхности: в почве развиваются геофильные участки побегов, обеспечивающие закрепление и расселение растения, в воде — выносящие на поверхность водоёма, в верхних горизонтах водоёма — участки ассимилирующие и обеспечивающие семенное размножение. Таким образом, высокую функциональную дифференциацию монокарпического побега можно считать адаптивным признаком, обеспечивающим выживание в разнородных условиях обитания.

В большей степени, все вышеназванные тенденции проявляются у *Sagittaria sagittifolia* — стрелолиста обыкновенного (рис. 8). Это поликарпик, однолетник вегетативного происхождения, отдельные раметы которого — моноцентрические. Они образованы сто-

лонно-розеточным дициклическим монокарпическим побегом. В пределах этого побега выделяются следующие структурно-функциональные зоны.

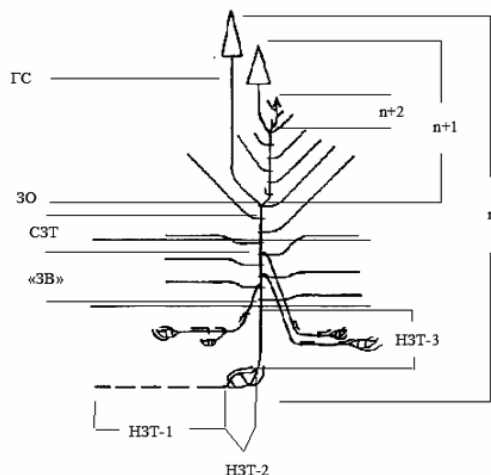


Рис. 8. Побеговая система *Sagittaria sagittifolia*

- НЗТ-1 — нижняя зона торможения 1
- НЗТ-2 — нижняя зона торможения 2
- НЗТ-3 — нижняя зона торможения 3
- «ЗВ» — зона возобновления
- СЗТ — средняя зона торможения
- ЗО — зона обогашения
- ГС — главное соцветие

Первая зона — нижняя зона торможения-1 представлена рано отмирающим (к концу вегетационного периода) столоном, развивающимся из пазушной почки побега n -го порядка. Функция этой зоны: расселение. Нижняя зона торможения-2 — клубень; главная его функция — перезимовка. Столон и клубень характеризуются плагиотропным направлением роста. Нижняя зона торможения-3 — геофильный ортотропный участок анизотропного побега, как минимум, из 2—3 метамеров. Его функция — вынос побега на поверхность донного грунта. Нижняя зона обогашения представлена, в большинстве случаев, 9 метамерами с либо погруженными, либо плавающими, в зависимости от глубины водоёма, листьями. Функционально она является зоной возобновления: именно за счёт реализации пазушных почек этой части побега, как силлептические возникают столон, верхушки которых в последствии преобразуются в

клубень. Так же, как и у водокраса, они обеспечивают полицентричность, вегетативное размножение и расселение растения. Эта часть побега находится в воде; столон постепенно заглубляется в почву, способны к ветвлению, по мере достижения определённой глубины растут параллельно поверхности почвы и заканчиваются формированием клубня.

Выше располагается средняя зона торможения, представленная метамерами побега с укороченными междоузлиями и не реализованными пазушными почками. Верхняя зона обогашения представлена самым верхним метамером побега с укороченным междоузлем и пазушной почкой, реализующейся в вегетативно-генеративный полурозеточный побег замещения, состоящий из несколько меньшего числа метамеров. Верхняя пазушная почка этого побега также реализуется в побег замещения последующего порядка. Т. о., за счёт реализации пазушной почки верхней зоны обогашения каждого из побегов последующих порядков происходит формирование итеративной акросимподиальной системы.

Монокарпический дициклический анизотропный побег стрелолиста проходит в своём развитии следующие фазы: эмбриональный период — почки (0,5—1 месяц), столон (до 1,5 месяцев), клубня (с конца предыдущего вегетационного периода — до весны следующего); постэмбриональный период — фаза геофильного участка побега, формирующегося из перезимовавшей верхушечной почки перезимовавшего клубня (до 0,5(1) месяца), надземного ассимилирующего побега (1—1,5 месяца), вегетативно-генеративного побега (до 1—1,5 месяцев). Побег замещения последующих порядков являются пролептическими.

Флоральной единицей соцветия стрелолиста является брактеозная простая или слабо разветвлённая кисть, метамеры которой несут удлинённые междоузлия и брактей с тремя генеративными пазушными почками, реализующимися в однополые цветки. Пестичные цветки располагаются только у 1—2 самых нижних метамеров соцветия; все вышележащие цветки — тычиночные. Ветвление оси соцветия осуществляется в результате формирования паракладиев, развивающихся на метамерах с пестичными цветками и несущих, как правило, только тычиночные цветки.

Стрелолист — очень полиморфный вид по половой характеристике структуры соцветий, что обеспечивается модификацией двух нижних мутовок главной кисти по коли-

честву и полу находящихся в них цветков. При ухудшении экологических условий среды обитания у побегов особой стрелолиста отмечается увеличение числа метамеров, несущих пестичные цветки наряду с сокращением общего количества метамеров в соцветиях и особей, у которых соцветия разветвлены (Сидорский, 1994; Сидорский и др., 1986).

Т.о. монокарпические побеги этого растения практически полностью повторяют строение и ритм развития монокарпических побегов наземных растений. Отличие состоит лишь только в итеративном ветвлении при формировании побеговых систем. Это, несомненно, является адаптацией к водному образу жизни, поскольку, в значительной степени, увеличивает энергию вегетативного размножения.

Таким образом, у водных растений прослеживаются те же две основные тенденции в развитии травянистых растений. Первая тенденция — это образование трав с отмиранием базальных участков слабо дифференцированных на структурно-функциональные зоны побегов и возникающей в результате этого высокой вегетативной подвижностью; цветорасположение в этом случае, преимущественно, интеркалярное.

Вторая тенденция — образование высокоспециализированных дифференцированных на зоны монокарпических побегов. Она реализуется, главным образом, при обитании растений в пограничных средах: почвенно-водно-воздушной.

В ряде случаев (шелковники, вероника ключевая, водокрас) эти тенденции сочетаются, в результате чего формируются высоко специализированные биоморфы, у которых ассимилирующая и репродуктивная функции сочетаются в пределах одного участка побега.

Список литературы

- Батыгина Т. Б., Брагина Е. А. Вивипария // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 39—62.
- Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420—1426.
- Даровских Е. А. Побегообразование рдеста блестящего // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докладов Десятой молодёжной научной конференции (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 15—17 апреля 2003 г.). Сыктывкар, 2003. С. 70—72.
- Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 123—132.
- Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия: морфологическая классификация. СПб., 1992. 125 с.
- Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоёмов // Гидробиотика: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 5—22.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья: Монография. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Сидорский А. Г., Баранов С. В., Булгачёв А. Н., Емельянов А. А. Характеристика половой структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia* (Alismataceae) в популяциях некоторых рек бассейна Днепра по сравнению с популяциями рек Волжско-Окского бассейна // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1076—1088.
- Сидорский А. Г. Особенности структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia* (Alismataceae) в популяциях рек Сура и Алатырь (Среднее Поволжье) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 34—39.
- Савиных Н. П. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 43. С. 123—133.
- Савиных Н. П. Эволюция соцветий в роде *Veronica* L. (Scrophulariaceae) // Флора и растительность Средней России: Матер. научной конф. 3—5 октября 1997 г. Орёл: Орл. гос. ун-т. 1997. С. 65—66.
- Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 32 с.
- Troll W. Die Infloreszenzen. B. 1. Jena: Fischer Verlag, 1964. 615 S.
- Savinykh N. P. Biomorphology of Veronicas of Russia and neighbouring states // Wulfenia. Mitteilungen des Kärntner Botanizentrums Klagenfurt. Bd. 10. 2003. S. 73—102.

5. Водные фитоценозы, их классификация и синтаксономия

ТРУДНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПРИ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В. И. Василевич

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 г. Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2

В большинстве подходов к классификации растительности явно или неявно предполагается использование всего флористического состава для выделения синтаксонов разного уровня. Очень часто в наборе геоботанических описаний, даже сравнительно узкого фитоценотического диапазона, содержится очень большое число видов (150—250), многие из которых имеют низкую встречаемость и к тому же не несут экологической информации. В связи с этим возникает необходимость каким-то образом сгруппировать эти виды, чтобы сделать работу проще и одновременно получать результаты, менее зависящие от случайного варьирования флористического состава сообществ.

При выделении классификационных единиц высокого ранга используют жизненные формы. Таковы типы растительности в отечественной эколого-фитоценотической классификации, формации растительности в европейской системе единиц, классы и группы формаций в структурно-экологической классификации растительности земного шара ЮНЕСКО. Все эти единицы не являются чисто морфологическими. При их выделении используются, в действительности, экобиоморфы.

Второй путь свёртывания информации — объединение видов в экологические или эколого-фитоценотические группы. Это широко распространённый приём при выделении синтаксонов среднего и низшего рангов.

Л. Г. Раменский (1925) и Н. А. Gleason (1926) сформулировали принцип экологической индивидуальности видов растений, согласно которому каждый вид отличается какими-то особенностями распределения по градиентам факторов среды. Отсюда следует, что нет двух видов имеющих одинаковые экологические амплитуды и нет более или менее дискретных экологических групп видов. Принцип экологической индивидуальности видов лежит в основе теории континуума растительности. Кроме этого принципа Раменский выдвинул принцип многомерного варьирования растительности. Это означает, что варьирование растительности идёт во многих направлениях, по большому числу градиентов разных факторов среды, а, следовательно, каждое растительное сообщество и каждый синтаксон связан постепенными переходами с большим числом синтаксонов, занимающих соседние места по многочисленным градиентам среды.

Флористический состав оказывается весьма сложным признаком растительных сообществ, дающим важную информацию о среде, динамике, но следует учитывать довольно высокую степень неопределённости этой информации. На площадках любых размеров подавляющее число видов встречаются не с постоянством 100%, даже в очень благоприятных для них местообитаниях. Следовательно, отсутствие вида ещё ничего не говорит о благоприятности или не благоприятности среды. Постоянство видов — это один из основных показателей во флористической классификации растительности (классификации по Браун-Бланке). Но постоянство имеет очень большую случайную ошибку (табл. 1).

Нужно иметь очень большое число описаний, чтобы получить оценки постоянства с приемлемой точностью. Эти доверительные интервалы вычислены в предположении, что та генеральная совокупность, из которой получена имеющаяся в нашем распоряжении выборка однородна. В геоботанике до сих пор мало осознана идея о том, что наши

генеральные совокупности не однородны. Меняются они не только во времени, но и в пространстве. И если по выборке мы пытаемся получить представление о генеральной совокупности, т.е. о всём имеющемся в природе наборе сообществ, относящихся к определённой ассоциации, реальный доверительный интервал оказывается ещё более широким. Выявлять действительные различия во флористическом составе между отдельными ассоциациями оказывается крайне трудно. В действительности, геоботаник может различить лишь две категории: виды постоянные и виды редкие, да и то со значительной долей неопределённости.

Таблица 1. Доверительный интервал постоянства видов (по Weber, 1957)

Число описаний	Постоянство	Доверительный интервал 95%	
10	50%	18,7	81,3
20	50%	27,2	72,8
50	50%	35,6	64,4
10	20%	2,5	55,6
20	20%	5,7	43,7
50	20%	10,0	33,8

Классификация растительности в Европе имеет столетнюю историю. Над её созданием работали сотни высоко квалифицированных геоботаников из разных стран. Громадный вклад в её создание внесли J. Braun-Blanquet и R. Tüxen. Но каково же состояние с классификацией растительности в настоящее время?

В недавно вышедшей работе, посвящённой эвтрофным буковым лесам Европы, H. Dierschke и U. Bohn (2004) пишут, что в классификации этих лесов на уровне ассоциаций господствует хаос. И это в классификации буковых лесов, которым посвящено громадное число работ.

В работе по ординации сообществ еловых лесов (Chytrý et al., 2002) отмечается, что классификации ельников в Австрии, Чехии и Словакии различаются весьма значительно. Авторы не смогли провести сравнение ельников Восточных Альп, Чешского Леса и Западных Карпат на основе каких-либо ассоциаций, а отобрали ельники с увлажнением 5,0—5,6 и кислотностью 3,5—4,5 по шкалам Элленберга. При проведении количественной классификации еловых и пихтовых лесов Австрийских Альп по программе TWINSpan из 13 ассоциаций лишь 8 более или менее воспроизводятся кластерами, а 3 ассоциации разделились уже на втором уровне деления (Exner et al., 2002). TWINSpan сейчас используется очень широко для классификации растительности, но может ли эта программа, как и всякая другая уловить небольшие различия во флористическом составе между ассоциациями на фоне широкого варьирования внутри ассоциаций?

H. Passarge (1971) провёл сравнение ассоциаций в подсоюзе Piceenion septentrionale по участию экологических групп видов. Он писал, что в пределах союза Vaccinio-Piceion было выделено громадное число ассоциаций по географическому принципу, по высотным поясам, по эдафо-экологическим признакам. Около 40 названий ассоциаций находятся в обращении в Средней Европе. Многие ассоциации основываются на очень небольших флористических отличиях.

Интересно, что недавно с резкой критикой классификации по Браун-Бланке выступил А. М. Гиляров (2003). Он пишет, что неотъемлемой частью чистой науки была эзотерическая, доступная только посвящённым система выделения ассоциаций. Это был результат поиска своего места в европейской фитоценологии, где было тесно от первоклассных специалистов. Идеи Браун-Бланке — некий сознательный анахронизм (классифицировать, называть, описывать). Эволюционный подход в этой системе неприменим. Эта критика исходит от нефитоценолога, и поэтому не вполне справедлива. Действительно никаких эволюционных идей эта классификация не предполагает, но и другие подходы к классификации растительности в этом направлении ушли недалеко. Попытки построить генетические классификации предпринимались неоднократно, но они, кроме ав-

торов, никого не удовлетворили. О том, как развивалась растительность в историческом плане, мы до сих пор знаем очень мало. Этих знаний совершенно недостаточно для построения какой-либо генетической классификации.

До сих пор в Европе отсутствуют монографии по крупным единицам классификации растительности, в которых были бы приведены в единую систему многочисленные ассоциации, выделенные в разных регионах и странах. В начале 90-х гг. Международная ассоциация науки о растительности (IAVS) начала работу по созданию единой классификации растительности Европы. В распоряжении участников этого проекта имеется около 1 000 000 геоботанических описаний. Пока никакими серьёзными результатами этот проект похвастаться не может.

Во флористической классификации растительности (классификации по Браун-Бланке) из-за непрерывности и многомерности варьирования растительности ассоциаций и синтаксонов более высокого ранга не имеет чётких флористических отличий. Ассоциации постоянно перемещаются из одного союза в другие, постоянно меняется объём и число союзов и порядков в классах, да и сами классы весьма лабильны. Приведу лишь один пример. В монографии J. Th. Geringhoff и F. J. A. Daniels (2003) анализируется ассоциация *Vaccinio-Callunetum* Bücker 1942. Это одна из ассоциаций западноевропейских пустошей. Они пишут, что эта ассоциация помещалась разными авторами в союзы *Ulicion minoris* Malcuit 1938, *Genistion pilosae* Böcher 1943, *Vaccinion vitis-idaea* Schubert 1963, *Vaccinion myrtilli* Böcher em. Bridgewater ex Shimwell 1973 или в *Genisto-Vaccinion* Br.-Bl. 1926. Эти союзы включали или в *Ulicetalia minoris* Quantin 1935 или в *Genisto pilosae-Vaccinietalia myrtilli* Schubert 1960, а эти порядки в классы *Calluno-Ulicetea* Br.-Bl. et Tx. 1943, *Nardo-Callunetea* Preising 1949 или *Calluno-Vaccinietea myrtilli* DeFoucault 1990.

На фоне такого непостоянства синтаксонов кажется немного наивной разработка сложных номенклатурных правил в Кодексе фитоценологической номенклатуры. Было бы гораздо продуктивнее создавать чёткие диагнозы ассоциаций, позволяющие решить вопрос, следует ли относить конкретный набор описаний к той или иной ассоциации или необходимо выделять новую ассоциацию. Эта задача не решена, потому что она очень сложна. Ассоциация обычно характеризуется небольшим числом характерных или дифференциальных видов.

Во флористической классификации исходят из того, что каждый синтаксон имеет группу характерных или по крайней мере дифференциальных видов. Следовательно, каждая ассоциация должна иметь группу характерных видов класса, порядка, союза и ассоциации. В действительности, каждая ассоциация включает виды разных классов, порядков и союзов. Отнесение к какому-то определённом синтаксону производится на основе того, виды какого синтаксона высокого ранга более постоянны, более обильны или более многочисленны. А так как эти показатели сильно варьируют от одного региона к другому, то ассоциации и перемещаются из союза в союз, из одного порядка в другой и из одного класса в какие-то другие. Это является отражением нормального варьирования флористического состава синтаксонов. Более того, нет какого-то одного определённого списка характерных видов для классов и других синтаксонов. В направлении с севера на юг и с запада на восток набор характерных видов меняется, и одни классы постепенно переходят в другие, а в связи с непрерывностью варьирования границы между географически замещающими классами, порядками, союзами и ассоциациями не могут быть установлены более или менее точно.

Когда Б. М. Миркин начинал внедрять систему Браун-Бланке в нашей стране, он считал одним из достоинств этой системы классификации то, что в ней выделяют небольшое число хорошо очерченных флористически и экологически единиц классификации вместо огромного числа ассоциаций, определяемых по доминантам. Подход к объёму ассоциации в разных странах Европы отличается весьма значительно. В Германии и Польше продолжается тенденция выделять довольно крупные ассоциации в соответствии с классическими представлениями Браун-Бланке. Напротив, в Чехии выделяют мелкие

ассоциации, нередко сопоставимые по объёму с теми, что выделяют в нашей стране сторонники эколого-фитоценотической классификации.

Асс. *Calamagrostio villosae-Piceetum*, широко распространена в горах Центральной Европы и в Альпах. Детальную характеристику этой ассоциации в Чехии даёт Jirásek (1996). Это климаксовый ацидофильный горный ельник на силикатных породах. В травяном ярусе доминируют *Calamagrostis villosa* и *Vaccinium myrtillus*, в нижнем подъярусе — *Avenella flexuosa* с *Homogyne alpina* и *Trientalis europaea*. В качестве субдоминантов местами выступают *Luzula sylvatica*, *Dryopteris dilatata* (*D. austriaca*), *Oxalis acetosella* или *Galium hercynicum*. В моховом ярусе преобладает *Polytrichum formosum*. Эту ассоциацию Jirásek разделил на несколько субассоциаций и вариантов (табл. 2).

Таблица 2. Деление ассоциации *Calamagrostio villosae-Piceetum* на субассоциации и варианты (по Jirásek, 1996)

Субассоциации	Варианты	Характеристика
typicum	calamagrostiosum villosae	Преобладает <i>Calamagrostis villosa</i> , субдоминанты <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Avenella flexuosa</i>
	avenelloseum	Преобладает <i>Avenella flexuosa</i>
	athyriosum	Доминанты <i>Calamagrostis villosa</i> или <i>Vaccinium myrtillus</i> , субдоминантами часто выступают <i>Luzula sylvatica</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Dryopteris dilatata</i>
	calamagrostiosum arundinaceae	<i>Calamagrostis arundinacea</i> — доминант или субдоминант
	eriphorosum	Преобладает <i>Vaccinium myrtillus</i> . Дифф. виды: <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Lycopodium annotinum</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>Sphagnum</i> sp. div.
vaccinietosum myrtilli	typicum	Доминирует <i>Vaccinium myrtillus</i>
fagetosum	vaccinietosum	Дифф. виды: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Abies alba</i>

Из этой таблицы видно, что в этой достаточно бедной видами ассоциации субассоциации и варианты выделяются в основном по доминирующим видам нижних ярусов. Эта классификация, если и не совпадает, то очень близка к той, что предложили бы сторонники эколого-фитоценотической классификации. Почему же результаты оказались сходными? Всё дело в том, что сторонники обоих направлений в классификации растительности стремятся к одному и тому же: разделить растительность на как можно более однородные внутри себя синтаксоны. Ранг синтаксонов при этом особой роли не играет, так как эта категория очень субъективна.

Перейдём теперь к растительности, которая ближе к водной, а именно к растительности влажных лугов. Во флористической классификации лугов Центральной Европы таволговые луга относят к союзу *Calthion*, подсоюзу *Filipendulenion*. Этот подсоюз включает 11 ассоциаций, в каждой из которых доминирует *Filipendula ulmaria*. Индикаторные виды этого подсоюза: *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Geranium palustre*, *Epilobium hirsutum*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Valeriana officinalis* agg. (Rybniček et al., 1984). Ассоциации внутри этого подсоюза отличаются главным образом каким-то одним обильным видом, по которому и называют ассоциации. Таковы ассоциации *Filipendulo-Geranium palustris* W. Koch 1926, *Trollio altissimi-Filipenduletum* Bal.-Tul. 1984, *Ranunculo aconitifolii-Filipenduletum* Bal.-Tul. 1979, *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum* Bal.-Tul. 1978, *Chaerophyllo hirsuti-Filipenduletum* Niemann, Heinrich et Hilbig 1973, *Cirsio heterophylli-Filipenduletum* Neuh. et Neuh.-Nov. in Bal.-Tul. 1979, *Filipendulo-Epilobietum hirsuti* Sougnez 1957, *Valeriano officinalis-Filipenduletum* Sissingh 1946, *Filipendulo-Caricetum buekii* Hábernová 1978, *Filipendulo-Menthetum longifoliae* Zelinska 1989, *Valeriano procurrens-Filipenduletum* Sissingh 1949.

Классификация лугов с *Filipendula ulmaria* в Европе очень сильно напоминает ту, которую создали бы отечественные геоботаники — сторонники эколого-фитоценотической

классификации. Формация таволговых лугов была бы разделена на ряд ассоциаций по видам, имеющим значительное обилие. Некоторых из видов, давших название ассоциациям таволговых лугов в Центральной Европе, во флоре Северо-Запада нет, но и те, которые в ней присутствуют, обычно не бывают обильны в сообществах *Filipendula ulmaria*.

В отечественной геоботанической литературе таволговым лугам не повезло. На них редко обращали внимание. Наиболее детальную их характеристику можно найти в монографии Е. П. Матвеевой (1967). На территории Прибалтики и Ленинградской области она выделила 12 ассоциаций, в которых к таволге примешиваются со значительным обилием *Deschampsia cespitosa*, *Carex cespitosa*, *C. flava*, *C. acuta*, *C. vesicaria*, *C. nigra*, *C. panicea*, *Juncus filiformis*, *Cirsium palustre*, *Sanguisorba officinalis*. С постоянством свыше 50% встречаются *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis*, *Carex nigra*, *Galium uliginosum*, *Myosotis palustris*, *Potentilla erecta*, *Ranunculus acris*, *Rumex acetosa*. Ассоциации, выделенные Матвеевой иные, чем те, что выделены в Центральной Европе, но и обильные в сообществах таволги виды иные. Число же ассоциаций таволговых лугов практически полностью совпадает.

Большинство описаний таволговых лугов с территории Северо-Запада характеризуется безраздельным господством *Filipendula ulmaria*. Виды с проективным покрытием 10% и более встречаются не часто. Чаше других с таким покрытием встречаются *Geum rivale* (20 описаний из 131), *Carex cespitosa* (10), *Cirsium oleraceum* (8), *Deschampsia cespitosa* (7), *Geranium palustre* (9), *Lysimachia vulgaris* (5), *Cirsium heterophyllum* (4), *Trollius europaeus* (4). Часть этих видов служит основой для выделения ассоциаций в Центральной Европе, другая часть использована для деления российских таволговых лугов. Небольшое число описаний, в котором эти виды достигают значительного обилия, в общем, не служит для этого препятствием ни во флористической, ни в эколого-фитоценотической классификации. Но много ли это даст для понимания закономерностей варьирования растительности внутри таволговых лугов? Чем больше выделяют ассоциаций и подчинённых им синтаксонов, тем более нечёткими и запутанными становятся отношения между ними.

Класс Lemnetea объединяет ассоциации свободно плавающих на водной поверхности растений. Видов, относящихся к этой жизненной форме, мало, но в этом классе выделены такие ассоциации: *Lemnetum minoris*, *Lemnetum gibbae*, *Lemnetum trisulcae*, *Lemno-Spirodeletum*, *Spirodeletum polyrrhizae*, *Spirodeletum-Salvinietum natantis* и т.д. На какой основе выделены эти ассоциации? Да, конечно, по видам, которые там обильны. Кажется, каждая возможная комбинация обильных видов получила ранг ассоциации. Ну, так в чём же тут разница с нашей эколого-фитоценотической классификацией?

Второй вопрос, который возникает при знакомстве с синтаксонами флористической классификации, заключается в том, насколько обособлены эти единицы флористически и экологически. Обычно для ассоциации приводят 2—3 характерных или дифференциальных видов, если ассоциация выделена не по доминирующему виду. По доминантам во флористической классификации выделено более половины всех ассоциаций, в них доминант является единственным характерным видом, а с невысоким обилием он может встречаться и в других ассоциациях.

Чешские геоботаники, которые отличаются весьма узким пониманием объёма ассоциации, используют для её характеристики характерные комбинации видов. В неё входят характерные и дифференциальные виды и виды с постоянством более 60%, как это рекомендовал J. Braun-Blanquet (1951). Эти комбинации довольно хорошо отражают состав ассоциации, но при этом нужно иметь в виду, что постоянство видов определяется со значительной случайной ошибкой, что делает состав характерной комбинации видов в какой-то степени неопределённым.

В табл. 3 приведены характерные комбинации видов для восьми ассоциаций подсоюза *Filipendulenion*, взятые из сводной работы по растительности болот и сырых лугов Чехии (Rybníček et al., 1984).

Таблица 3. Диагностические комбинации видов таволговых лугов подсоюза *Filipendulenion* (по Rybníček et al., 1984)

Виды растений	Подсоюз в целом	<i>Filipendulo- Epilobietum hirsuti</i>	<i>Filipendulo- Geranietum palustris</i>	<i>Lysimachio vulgaris- Filipenduletum</i>	<i>Chaerophyllo hirsuti- Filipenduletum</i>	<i>Cirsio heterophylli- Filipenduletum</i>	<i>Valeriano officinalis- Filipenduletum</i>	<i>Trollio altissimi- Filipenduletum</i>	<i>Filipendulo- Caricetum buekii</i>
<i>Filipendula ulmaria</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Lysimachia vulgaris</i>	x			xx				x	x
<i>Geranium palustre</i>	x		x						
<i>Epilobium hirsutum</i>	x	xx							
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	x				xx	xx	x		
<i>Valeriana officinalis</i>	x						xx		
<i>Lythrum salicaria</i>	x		x						
<i>Caltha palustris</i>		x	x	x	x	xx	x	x	x
<i>Alopecurus pratensis</i>		x	x	x	x	x	x		
<i>Scirpus sylvaticus</i>		x	x	x	x			x	
<i>Angelica sylvestris</i>			x		x		x	x	x
<i>Cirsium oleraceum</i>			x	x					x
<i>Myosotis palustris</i>			x		x		x		
<i>Sanguisorba officinalis</i>			x				x		
<i>Equisetum palustre</i>			x						x
<i>Ranunculus auricomus</i>			x	x					
<i>Poa trivialis</i>			x	x			x		
<i>Lathyrus pratensis</i>			x	x	x			x	
<i>Rumex acetosa</i>			x				x		
<i>Lysimachia nummularia</i>			x						x
<i>Polygonum bistorta</i>			x	x					
<i>Crepis paludosa</i>				x	x				
<i>Galium uliginosum</i>				x	x	x			
<i>Cirsium palustre</i>				x			x		
<i>Epilobium obtusum</i>		x							
<i>Urtica dioica</i>		x							
<i>Cirsium rivulare</i>			x						
<i>Lotus uliginosus</i>			x						
<i>Festuca rubra</i>			x						
<i>Primula elatior</i>			x						
<i>Carex acutiformis</i>			x						
<i>Juncus effusus</i>					x				
<i>Cirsium heterophyllum</i>						xx			
<i>Vicia cracca</i>						x			
<i>Agrostis stolonifera</i>						x			
<i>Baldellia arundinacea</i>							x		
<i>Ranunculus repens</i>							x		
<i>Trollius altissimus</i>								xx	
<i>Poa pratensis</i>								x	
<i>Carex buekii</i>									x
<i>Ranunculus acris</i>									x
<i>Mentha longifolia</i>									x
<i>Galium aparine</i>									x

Примечание. Знак «xx» означает высокое обилие вида.

Из этой таблицы видно, что общим для всех ассоциаций подсоюза является только доминирование *Filipendula ulmaria*. Остальные характерные виды подсоюза входят в характерные комбинации лишь немногих ассоциаций. Характерные комбинации ассоциаций внутри этого подсоюза отличаются друг от друга не очень сильно, и что самое главное, очень сложно уловить, каковы экологические отличия этих ассоциаций. Так, например,

только в характерную комбинацию асс. *Filipendulo-Geranium palustris* входят такие виды, как *Festuca rubra*, *Primula elatior*, *Carex acutiformis*, но они не имеют между собой ничего общего по экологии: первый — обычный луговой вид, второй — вид влажных лугов, а последний — вид низинных болот. Только в характерную комбинацию асс. *Cirsio heterophyllum-Filipenduletum* входят *Cirsium heterophyllum*, *Vicia cracca* и *Agrostis stolonifera*. И в этом случае эти виды не образуют никакого экологического единства. Учитывая то, что состав характерных комбинаций определён со значительной статистической погрешностью, уловит экологические различия между этими ассоциациями невозможно. В одной из своих работ Е. Balátová-Tuláčková (1983) пишет, что ассоциации в пределах этого подсоюза отличаются главным образом субдоминантами.

Асс. *Scirpetum sylvaticum* нередко включают в союз *Calthion*. Если сравнить характерные комбинации видов этой ассоциации, приводимые в разных работах, то обнаружится, что видов, общих для всех районов, в которых была описана ассоциация, очень мало. Это только *Scirpus sylvaticus*, *Cirsium palustre*, *Filipendula ulmaria* и *Poa trivialis* (Blažkova, 1973; Balátová-Tuláčková, 1983, 2000), что составляет не более 20% всех упомянутых в характерных комбинациях видов.

Таким образом, можно констатировать, что ассоциации во флористической классификации различаются весьма слабо, что является следствием непрерывности и многомерности варьирования растительности.

Что можно предложить для более обоснованного выделения ассоциаций и других синтаксономических единиц? Базироваться на выделении групп описаний, существенно отличающихся по постоянству отдельных видов, мало перспективно. Когда-то А. Jurko (1973) предложил использовать в качестве дифференцирующих видов те виды, которые имеют встречаемость более 50% в своём синтаксоне и менее 15% во всех остальных. Это правило нельзя назвать чрезмерно жёстким, но и его не удалось использовать более или менее широко. Таких видов оказалось немного.

В школе Браун-Бланке рекомендуется отбрасывать описания, в которых плохо выражены признаки какого-то синтаксона или которые представляют собой смесь двух синтаксонов. Насколько широко пользуются европейские геоботаники этим принципом, сказать трудно, так как в работах об этом обычно не пишут. В работе по растительности поймы р. Оби (Ильина и др., 1988) было отброшено очень большое число описаний. Что в таком случае классифицируется? Б. М. Миркин считает, что классификация растительности состоит в том, чтобы расчленив континуум на относительно дискретные части. Эту задачу можно решить самыми разными способами. Получив в результате разные синтаксоны и разного объёма, отбросив как переходное то, что другой будет считать типичным. Кроме того, классификация растительности — это классификация всех встречающихся в природе растительных сообществ. Не слишком сильно удовлетворяющие нас результаты — это следствие того характера варьирования растительности, который наблюдается в природе. Только учитывая всё, что встречается в природе, мы получаем право говорить о биоразнообразии растительности и о закономерностях её варьирования. При разграничении синтаксонов можно опираться не на каждый вид по отдельности, а на группы видов со сходной экологией. При этом, принимая во внимание то, что эти группы не дискретны. Для того чтобы убедиться, что какая-то группа видов распределена неравномерно в пределах определённой группы геоботанических описаний, т.е. в фитоценотической таблице, можно использовать критерий Кокрена (см. Браунли, 1977; Василевич, 1985). Критерий Кокрена принимает высокие значения, когда имеется большое число площадок, где видов данной группы много, и много площадок, где эти виды отсутствуют. Критерий Кокрена распределён как χ^2 с числом степеней свободы $(s-1)$, где s — число описаний. Вычисления достаточно простые и могут быть осуществлены на калькуляторе.

Критерий Кокрена показывает, что данную таблицу можно делить на основе этой группы видов, но не указывает, где проводить границу между группами площадок, отличающимися по числу встреченных видов данной группы. Опыт работы с этим критерием

показал, что наиболее рационально считать группу видов отсутствующей на площадке, если там найдено не более одного вида. Оптимальное число видов в группе — от 5 до 7—8. Мелкие группы дают неубедительные результаты, а крупные по числу видов группы могут оказаться неоднородными экологически. При работе с критерием Кокрена обилие видов не учитывается, и это определённый недостаток метода, но трудно подобрать статистический метод, который бы учитывал всё, что хочет учесть геоботаник в своей работе.

Этот метод деления совокупности описаний на более экологически однородные части был использован нами при анализе 22 описаний лугов с высоким обилием *Carex nigra*. Во флористической классификации растительности существует класс Scheuchzerio-Caricetea nigrae. Этот класс охватывает мокрые луга, низинные, переходные болота и мочажины и топи верховых болот. Класс очень пёстрый. Сообщества на концах его экологической амплитуды не имеют почти ничего общего. Нас интересовало, стоит ли относить сообщества с *Carex nigra* к этому болотному классу, так как сама *Carex nigra* на болотах встречается не часто.

Из видов, имеющих встречаемость от 20 до 80%, были сформированы три группы дифференциальных видов:

1. луговые мезофиты — *Ranunculus acris*, *R. repens*, *Rumex acetosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Potentilla erecta*.

2. гигромезофиты (виды влажных лугов) — *Coronaria flos-cuculi*, *Myosotis palustris*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium palustre*.

3. гигрофиты (виды низинных болот) — *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Lysimachia vulgaris*, *Peucedanum palustre*.

Как показал критерий Кокрена, все три группы видов распределены неравномерно по всей совокупности описаний черноосоковых сообществ. По каждой из этих трёх групп видов черноосоковые луга были разделены на две части: 0—1 вид группы присутствует, 2 и более видов группы присутствуют. Эти три пары групп сообществ перекрываются весьма широко, т.е. во многих описаниях присутствует не одна из этих групп видов. Ограниченное число описаний не позволяет делить их на 8 групп, последовательно по каждой группе видов. Ограничимся сравнением двух наиболее контрастных групп описаний: 1) присутствуют луговые мезофиты. 2) присутствуют гигрофиты. В группе описаний с луговыми мезофитами все виды дифференциальной группы, кроме *Ranunculus repens*, отреагировали повышением встречаемости на это деление (табл. 4). *Ranunculus repens* не нужно было включать в эту группу. Он не мезофит; лишь на общем фоне флоры черноосоковых лугов он может выглядеть мезофитом. Кроме этих видов на данное деление отреагировали многие мезофиты, не включённые в группу. Из группы гигрофитов довольно постоянны *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Lysimachia vulgaris*.

В описаниях с присутствием группы гигрофитов все виды этой группы имеют более высокое постоянство, за исключением *Peucedanum palustre*. Это вид низинных болот, где он имеет свой экологический и фитоценотический оптимумы, но он заходит на сырые и влажные луга, что и отразилось на его встречаемости в этих группах описаний. Кроме видов дифференциальной группы, повысили постоянство *Agrostis canina*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex vesicaria*, *Eriophorum polystachion*.

Деление описаний черноосоковых лугов по группе гигромезофитов оказалось менее удачным. Дифференциальные виды этой группы имеют высокую встречаемость и в группе описаний с мезофитами, они реагируют сходно с группой мезофитов. Примерно такая же ситуация оказалась и при делении таволговых лугов. Дифференцирующие группы видов должны быть достаточно контрастны по своей экологии. Только в этом случае имеет смысл использовать их в качестве критерия деления.

Таблица 4. Результаты деления черноосоковых лугов по двум группам дифференциальных видов

Виды	Описания с мезофитами	Описания с гигрофитами	Виды	Описания с мезофитами	Описания с гигрофитами
<i>Ranunculus acris</i>	77	16	<i>Carex rostrata</i>	22	83
<i>Rumex acetosa</i>	44	25	<i>Comarum palustre</i>	44	100
<i>Deschampsia cespitosa</i>	77	25	<i>Equisetum fluviatile</i>	46	67
<i>Potentilla erecta</i>	77	25	<i>Lysimachia vulgaris</i>	33	50
<i>Ranunculus repens</i>	33	25	<i>Menyanthes trifoliata</i>	11	41
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	44	8	<i>Peucedanum palustre</i>	22	8
<i>Succisa pratensis</i>	44	16	<i>Agrostis canina</i>	11	30
<i>Briza media</i>	33		<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	22	58
<i>Lathyrus pratensis</i>	55	8	<i>Carex vesicaria</i>		33
<i>Carex pallescens</i>	33		<i>Eriophorum polystachion</i>		33
<i>Carex leporina</i>	22		<i>Carex stellulata</i>		16
<i>Phleum pratense</i>					
<i>Platanthera bifolia</i>	22				
<i>Trollius europaeus</i>	22	8			
<i>Festuca pratensis</i>	22				
<i>Climacium dendroides</i>	55	8			
<i>Filipendula ulmaria</i>	88				
<i>Cirsium palustre</i>	55	25			
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	55	25			
<i>Crepis paludosa</i>	33	8			
<i>Myosotis palustris</i>	33	8			
<i>Carex panicea</i>	22				
<i>Geum rivale</i>	33	8			
<i>Alchemilla acutiloba</i>	33				

Важным показателем того, что выбранная группа видов отражает какие-то реальные различия в местообитании, служат виды, не входившие в группы. Чем больше таких видов отреагировала изменением встречаемости на деление, тем более естественна полученная классификация. Две выделенные группы сообществ отличаются друг от друга двумя группами дифференциальных видов. Что эти различия существенны со статистической точки зрения, свидетельствуют высокие значения критерия Кокрена. Различия во встречаемости большей части видов этих дифференцирующих групп не существенны. В данном случае использован совсем иной критерий: проверялась гипотеза, что группа видов, а не отдельные виды, встречается чаще в одной из двух групп описаний. Дифференцирующей является группа экологически сходных видов в целом. Этим и отличается использованная нами методика от традиционной во флористической классификации.

Критерий Кокрена работает весьма жёстко. Он может показать неравномерность распределения группы видов по совокупности площадок, но различия между ними не будут достаточно весомыми, хотя и статистически значимыми. Оценка полученных флористически однородных групп геоботанических описаний должна производиться на основе того, что известно о варьировании исследованной растительности, а ранг полученных групп неизбежно оказывается довольно субъективной категорией.

Во всех европейских работах по синтаксономии обязательно указывается, что используется методика классификации Браун-Бланке. Но в действительности Браун-Бланке никакой более или менее строгой методики классификации растительности не создал. Нет такой методики и в тех сводках, где эта методика излагается. Обычно приводят примеры обработки фитоценологических таблиц, которые составлены так, чтобы можно было легко и просто получить наглядные результаты. Я не думаю, что можно создать такую методику, которая хорошо бы работала во всех случаях, и использование которой давало бы сопоставимые результаты у разных исследователей. Кстати, нет такого рода методик и в систематике растений и животных, а нужно признать, что систематика гораздо более

совершенная наука, чем классификация растительности. Использование методов количественной классификации весьма полезно, но эти методы не в состоянии решить сложные задачи, связанные с выделением синтаксонов. Все эти методы исходят из равноценности всех видов при классификации, а что это не так интуитивно ощущает каждый опытный геоботаник. Предлагаемый в данной работе приём позволяет сделать более объективным один из этапов классификации растительности.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 04-04-49280) и программы «Биоразнообразие».

Список литературы

- Браунли К. А.* Статистическая теория и методология в науке и технике. М.: Наука, 1977. 407 с.
- Василевич В. И.* Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.
- Гиляров А. М.* Дарвинизм как средство ограничения экологического плюрализма // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 5. С. 439—448.
- Ильина И. С., Денисова А. В., Миркин Б. М.* Синтаксономия растительности низовий Оби и Иртыша. I. Общая характеристика синтаксономии, классы *Salicetea purpurea* и *Querceto-Fagetea*. 1988. Рук. деп. в ВИНТИ. 37 с.
- Матвеева Е. П.* Луга Советской Прибалтики. Л. Наука, 1967. 335 с.
- Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1925. 27 с.
- Balátová-Tuláčeková E.* Feuchtwiesen der Landschaftsschutzgebietes Šumava (Böhmerwald) // Folia mus. rerum natur. Bohemiae occident. 1983. Bot. Vol. 18—19. S. 1—82.
- Balátová-Tuláčeková E.* Molinetalia-Gesellschaften des Landschaftsschutzgebietes Orlické hory (NO-Böhmen) // Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich. 2000. Bd. 137. S. 205—234.
- Blažkova D.* Pflanzensoziologische Studie über die Wälder der Südböhmischen Becken // Studie ČSAV. 1973. Vol. 10. 170 s.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Wien, 1951. 631 s.
- Chytrý M., Exner A., Hrivnak R., Ujhazy K., Valachovič M., Willner W.* Context-dependence of diagnostic species: a case study of Central European spruce forests // Fol. Geobot. 2002. Vol. 37. № 4. P. 403—417.
- Dierschke H., Bohn U.* Eutraphente Rotbuchenwälder in Europa // Tuexenia. 2004. Vol. 24. S. 19—56.
- Exner A., Willner W., Grabherr G.* *Picea abies* and *Abies alba* forests of the Austrian Alps: numerical classification and ordination // Fol. Geobot. 2002. Vol. 37. № 4. P. 383—402.
- Geringhoff H. J. Th., Daniels F. J. A.* Zur Syntaxonomie des *Vaccinio-Callunetum* Bucker 1942 unter besondere Berücksichtigung der Bestände im Rothaargebirge // Abh. Westfäl. Museum für Naturkunde. 2003. Bd. 65. Hf. 3. 79 s.
- Gleason H. A.* The individualistic concept of plant association // Bull. Torrey Bot Club. 1926. Vol. 53. № 1. P. 7—26.
- Jurko A.* Multilaterale Differentiation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Preslia. 1973. Vol. 45. № 1. S. 41—69.
- Passarge H.* Zur soziologischen Gliederung mitteleuropäischen Fichtenwälder // Feddes Repert. 1971. Bd. 81. Hf. 8—9. S. 577—604.
- Rybniček K., Balátová-Tuláčeková E., Neuhausl R.* Přehled rostlinných společenstev rašelinišť a mokřadních luk Československa // Studie ČSAV. 1984. Vol. 8. 123 s.
- Weber E.* Grundriss der biologischen Statistik. Jena, 1957. 466 S.

СИНТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ РУЧЬЁВ, МАЛЫХ И СРЕДНИХ РЕК ВЕРХНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

А. А. Бобров, Е. В. Чемерис

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

В данной работе мы хотим показать состав и классификационную систему растительных сообществ ручьёв и рек Верхнего Поволжья, тем самым положить начало публикации результатов наших фитоценологических материалов. Работа выполнена в традициях направления Браун-Бланке (Александрова, 1969; Westhoff, van der Maarel, 1973; Dierschke, 1994; и др.). Методика описания фитоценозов, последующая обработка и интерпретация материала были подробно изложены нами ранее (Бобров, Чемерис, 2003). Инвентаризация ценологического состава проводилась с учётом значительного объёма литературы, с привлечением первоописаний (Rübel, 1912; Osvald, 1923; Koch, 1926; Gams, 1927; Almquist, 1929; Hueck, 1931; Tüxen, 1937; Oberdorfer, 1957; Passarge, 1957, 1964; den Hartog, Segal, 1964; и др.) и последних обзоров (Hinterlang, 1992; Passarge, 1992a, 1992b, 1994, 1996a, 1996b, 1999; Schratt, 1993; Marstaller, 1993; Zechmeister, Mucina, 1994; Pott, 1995; Schaminée et al., 1995; Landolt, 1999; Dierßen, 2001; и др.). Во внимание принимались работы не только зарубежных, но и отечественных исследователей (Марков и др., 1955; Таран, 1995; Киприянова, Лащинский, 2000; Таран и др., 2004; и др.). Это позволило более взвешенно подойти к объёму синтаксонов, их номенклатуре, пониманию распространения и экологии сообществ. Кроме того, было обращено пристальное внимание на таксономическую трактовку характерных и дифференциальных видов синтаксонов, чтобы избежать ошибок и разночтений. Для чего привлекались монографические обзоры (Preston, 1995; Wiegand, Kaplan, 1998; Dahlgren, Jonsell, 2001; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; и др.) и современные публикации по отдельным группам (Vis, Sheath, 1992; Dahlgren, 1993, 1995; Sheath et al., 1994; Vis et al., 1996; Kaplan, 2001, 2002; Eloranta, Kwandrans, 2002; Demars, Gornall, 2003; и др.), особенно это касается красных водорослей и мохообразных, а среди сосудистых растений родов *Batrachium* (DC.) S. F. Gray, *Potamogeton* L., *Callitriche* L. Все синтаксономические процедуры проведены в рамках действующего «International code of phytosociological nomenclature» (Weber et al., 2000). Частично результаты этой работы уже были опубликованы в книге Е. В. Чемерис (2004).

В основу работы положено ~1500 геоботанических описаний, выполненных в период 2001—2005 гг. Район исследований охватывает Верхневолжье в пределах северо-востока Тверской обл., юго-западной и южной частей Вологодской, всей Ярославской обл., Костромской на восток до р. Ветлуга и северных р-нов Ивановской обл., примерно между 56°40' и 60°30' с.ш., 35°00' и 45°10' в.д.

Для синтаксонов каждого ранга первой цифрой дана сквозная нумерация, второй — нумерация внутри соответствующего класса. Для многих синтаксонов после принятого в этой работе названия приведены оригинальные названия, которые в настоящее время практически не используются; при наличии альтернативных более «узких» или «широких» синтаксонов, даются соответствующие названия; во многих случаях процитированы основные синонимы. Диагностические (характерные и дифференциальные) виды приведены здесь только для ассоциаций (за исключением новых синтаксонов) и только из числа встречающихся на исследованных водотоках. Поскольку для диагностики синтаксонов водной растительности часто первостепенное значение имеют таксоны рангом ниже видового (разновидности и формы), поэтому наряду с терминами «характерный вид», «дифференциальный вид» мы используем и понятия «характерный таксон» и «дифференциальный таксон». Каждый синтаксон сопровождается эквивалентным русским названием / характеристикой. Вновь описываемые единицы снабжены типовыми описа-

ниями, типовыми синтаксонами и списками характерных видов; они выделены полужирным шрифтом.

Принятые сокращения: кл. — класс, пор. — порядок, с. — союз, асс. — ассоциация, сообщ. — безранговое сообщество; х. в., х. т. — характерный вид или таксон, д. в., д. т. — дифференциальный вид или таксон; opt. — доминирующий характерный вид, находящийся в данном местообитании в оптимальных условиях (от «optimal»), loc. — региональный (от «local»), dom. — доминирующий (от «dominant»).

1. Кл. *Cladophoretea* A. A. Bobrov, Kipriyan. et Chemeris 2005

Сообщества зелёных нитчатых и жёлтозелёных сифоновых макроводорослей преимущественно пресных вод.

1.1. Пор. *Cladophoretalia* A. A. Bobrov, Kipriyan. et Chemeris 2005

Характеристика порядка идентичная таковой класса.

1.1. С. *Cladophorion fractae* A. A. Bobrov, Kipriyan. et Chemeris 2005

Ценозы стоячих и слабопроточных вод.

1.1. Асс. *Cladophoretum glomeratae* Sauer 1937

х. в.: *Cladophora glomerata* (L.) Kütz.

Сообщества *C. glomerata* стоячих вод.

2.2. Асс. *Cladophoretum fractae* Sauer 1937

х. в.: *Cladophora fracta* (O. F. Müll. ex Vahl) Kütz.

Сообщества *C. fracta*.

3.3. Асс. *Nitello-Vaucherietum dichotomae* (S. Pass. 1904) Krausch 1964

х. в.: *Vaucheria dichotoma* (L.) C. Agardh

Сообщества *V. dichotoma*.

2.2. С. *Vaucherio-Cladophorion glomeratae* A. A. Bobrov, Kipriyan. et Chemeris 2005

Ценозы проточных вод (речные перекаты и стремнины).

4.4. Асс. *Vaucherio-Cladophoretum* Weber-Oldecop ex A. A. Bobrov, Kipriyan. et Chemeris 2005

х. т.: *Cladophora glomerata* f. *rivularis* Rabenh., *Vaucheria sessilis* (Vauch.) DC. f. *clavata* (Vauch.) Heering

Сообщества *C. glomerata* и/или *V. sessilis* проточных вод.

2. Кл. *Lemaneetea* Weber-Oldecop 1974

Сообщества пресноводных красных макроводорослей.

2.1. Пор. *Lemaneetalia* Weber-Oldecop 1974

Характеристика порядка идентичная таковой класса.

3.1. С. *Lemaneion* Weber-Oldecop 1974

Ценозы быстрых горных порожистых ручьёв и рек, на каменистых субстратах, в условиях хорошего освещения.

5.1. Асс. *Lemaneetum fluviatilis* Weber-Oldecop 1974

х. в.: *Lemanea rigida* (Sirod.) De Toni, *L. borealis* G. F. Atk., *L. condensata* Israelson, *Audouinella hermannii* (Roth) Duby

Сообщества видов *Lemanea*.

4.2. С. ***Batrachospermion* all. nov.**

Ценозы равнинных проточных и стоячих вод, ключевых выходов, на разнообразных субстратах, в условиях слабого освещения.

Номенклатурный тип: асс. *Batrachospermetum gelatinosi*

х. в.: *Batrachospermum gelatinosum* (L.) DC., *B. keratophyllum* Bory, *B. turfosum* Bory

6.2. Асс. ***Batrachospermetum gelatinosi* ass. nov.**

х. в.: *Batrachospermum gelatinosum* (син.: *B. moniliforme* Roth)

Сообщества *B. gelatinosum*.

Номенклатурный тип: Костромская обл., Островский р-н, окр. ус. Щелыково, р. Куекша, ниже «Голубого ключика», проточный участок, 04.08.2001, А. Бобров. Пло-

- щадь — 4 м² (2×2 м), ОПП — 50%, глубина воды — 20—30 см, грунт — каменистый, скорость течения — 0.5—0.7 м/с. Состав: *Batrachospermum gelatinosum* — 3, *Cladophora glomerata* — +, *Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz. — r.
- 7.3. Асс. *Batrachospermetum vagi* Donat 1926
х. в.: *Batrachospermum turfosum* (син.: *B. vagum* (Roth) C. Agardh), *B. keratophytum*
Сообщества *B. turfosum* и/или *B. keratophytum*.
3. Кл. *Charetea fragilis* Fukarek ex Krausch 1964
Сообщества харовых водорослей.
- 3.1. Пор. *Charetalia hispidae* Sauer ex Krausch 1964
Ценозы видов *Chara* обычно сильно минерализованных вод.
- 5.1. С. *Charion vulgaris* (W. Krause et Lang 1977) W. Krause 1981
Эфемерные сообщества мелководий.
- 8.1. Асс. *Charetum vulgaris* Corill. 1957
(син.: *Charetum vulgaris* W. Krause 1969)
х. в.: *Chara vulgaris* L.
Сообщества *C. vulgaris*.
4. Кл. *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* Phil. 1956
(син.: *Fontinalietea antipyreticae* v. Hübschm. 1957)
Сообщества водных и околоводных мохообразных.
- 4.1. Пор. *Leptodictyetalia riparii* Phil. 1956
(син.: *Fontinalietalia antipyreticae* v. Hübschm. 1957)
Равнинные и предгорные ценозы.
- 6.1. С. *Fontinalion antipyreticae* W. Koch 1936
Сообщества, произрастающие в условиях постоянного обводнения.
- 9.1. Асс. *Fontinalietum antipyreticae* Greter 1936
(син.: *Fontinalis antipyretica*-A[ss]. Kaiser 1926 nom. nud., *Fontinalietum antipyreticae* v. d. Dunk 1972)
х. в.: *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. (opt.)
Сообщества *F. antipyretica*.
- 10.2. Асс. *Fontinalietum dalecarlicae* v. Krus. ex ass. nov.**
(ориг. *Dalecarlicetum* v. Krus. 1945 nom. invalid.)
х. в.: *Fontinalis dalecarlica* Bruch et Schimp.
Сообщества *F. dalecarlica*.
- Номенклатурный тип: Вологодская обл., Бабаевский р-н, д. Колошма, р. Колошма, 10.07.2002, Е. Чемерис. Площадь — 15 м² (3×5 м), ОПП — 80%, глубина воды — 10—30 см, субстрат — песчаный грунт с брёвнами, скорость течения — 0.6—0.8 м/с. Состав: *Fontinalis dalecarlica* — 4, *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. — 1, *Warnstorfia exannulata* (Gümb. in B. S. G.) Loeske — 1, *Glyceria fluitans* (L.) R. Br. f. *submersa* Glück — 2.
- 11.3. Асс. *Leskeo-Leptodictyetum riparii* v. Krus. ex v. Hübschm. 1953
х. в.: *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst.
Сообщества *L. riparium*.
- 7.2. С. *Platyhypnidion rusciformis* Phil. 1956
(син.: *Rhynchostegium riparioides* Waldh. ex v. Hübschm. 1957)
Сообщества порогов и быстрых перекатов, в условиях переменного уровня воды. На Верхней Волге исключительно на известняках.
- 12.4. Асс. *Oxyrrhynchietum rusciformis* Gams ex v. Hübschm. 1953
х. в.: *Platyhypnidium riparioides* (Hedw.) Dixon (син.: *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) C. E. O. Jensen) (opt.)
Сообщества *P. riparioides*.
- 8.3. С. *Cinclidotion fontinaloidis* Phil. 1956
(син.: *Cinclidoto-Fissidenton crassipedis* v. Hübschm. 1957)
Сообщества, время от времени находящиеся в обводнённом состоянии.

- 13.5. Асс. *Cinclidotetum fontinaloidis* Gams ex v. Hübschm. 1953
х. в.: *Schistidium rivulare* (Brid.) Podp. (loc.)
Сообщества *S. rivulare*.
- 9.4. С. *Brachythecium rivularis* Hertel 1974
Сообщества, переносящие длительное обсыхание.
- 14.6. Асс. *Brachythecium rivularis*-*Hygrohypnetum luridi* Phil. 1956
(син.: *Brachythecietum rivularis* Walther 1969, *Brachythecietum rivularis* Hertel 1974)
х. в.: *Brachythecium rivulare* Schimp. (opt.)
Сообщества *B. rivulare*.
- 5.2. Пор. *Brachythecietalia plumosi* Phil. 1956
Преимущественно горные ценозы.
- 10.5. С. *Racomitrium acicularis* v. Krus. 1945
(син.: *Scapanion undulatae* Schwick. 1944)
Сообщества, время от времени находящиеся в обводнённом состоянии.
- 15.7. Асс. *Scapanietum undulatae* Schwick. 1944
(син.: *Chiloscypho-Scapanietum undulatae* Phil. 1956)
х. в.: *Scapania undulata* (L.) Dumort.
Сообщества *S. undulata*.
- 16.8. Асс. *Hygrohypnetum ochracei* Hertel 1974
х. в.: *Hygrohypnum ochraceum* (Turn. ex Wils.) Loeske
Сообщества *H. ochraceum*.
- 17.9. Асс. *Dichelymetum falcati* v. Hübschm. 1974
х. в.: *Dichelyma falcatum* (Hedw.) Myr.
Сообщества *D. falcatum*.
5. Кл. *Lemnetea* R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955
(син.: *Lemnetea (minoris) auct.*)
Сообщества плейстофитов.
- 6.1. Пор. *Lemnitalia minoris* R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955
(син.: *Lemnitalia (minoris) auct.*)
Ценозы мелких плейстофитов в условиях прохладного и умеренного климата.
- 11.1. С. *Lemnion minoris* R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955
(син.: *Lemnion minoris auct.*)
Сообщества плавающих на поверхности воды растений.
- 18.1. Асс. *Lemnetum minoris* Soó 1927
(син.: *Lemnetum minoris* Oberd. 1957 nom. prov., *Lemnetum minoris* Th. Müller et Görs 1960)
х. в.: *Lemna minor* L. (opt.)
Сообщества *L. minor*.
- 19.2. Асс. *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* W. Koch 1954 em. Th. Müller et Görs 1960
(син.: *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* W. Koch 1954 p.p.)
х. в.: *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.
Сообщества *S. polyrhiza*.
- 12.2. С. *Lemnion trisulcae* den Hartog et Segal 1964
(син.: *Lemnion trisulcae* R. Tx. et Schwabe in R. Tx. 1974, *Riccio-Lemnion trisulcae* Schwabe-Braun et R. Tx. 1981)
Сообщества плавающих в толще воды растений.
- 20.3. Асс. *Lemnetum trisulcae* Kelh. ex Knapp et Stoffers 1962
(син.: *Lemnetum trisulcae* Kelh. 1915 nom. nud., *Lemnetum trisulcae* Soó 1927 nom. nud., *Lemnetum trisulcae* Segal 1963)
х. в.: *Lemna trisulca* L.
Сообщества *L. trisulca*.

- 21.4. Acc. *Riccietum fluitantis* Slavnič 1956 em. R. Tx. 1974
 х. в.: *Riccia fluitans* L.
 Сообщества *R. fluitans*.
6. Кл. *Utricularietea intermedio-minoris* den Hartog et Segal 1964 em. Pietsch 1965
 Сообщества плавающих под поверхностью воды хищных растений.
- 7.1. Пор. *Lemno-Utricularietalia* Pass. 1978
 Ценозы водоёмов и водотоков.
- Примечание. Обычно этот порядок с подчинёнными ему единицами рассматривается в пределах кл. *Lemnetea*. Однако, вслед за рядом авторов (den Hartog, Segal, 1964; Passarge, 1996b) мы считаем положение этих синтаксонов в кл. *Utricularietea intermedio-minoris* более естественным.
- 13.1. С. *Utricularion vulgaris* Pass. 1964
 Рясково-пузырчатковые сообщества.
- 22.1. Acc. *Lemno-Utricularietum vulgaris* Soó (1928) 1938
 х. в.: *Utricularia vulgaris* L.
 Сообщества *U. vulgaris*.
- 8.2. Пор. *Utricularietalia intermedio-minoris* Pietsch 1965
 Ценозы болот.
- 14.2. С. *Sphagno-Utricularion* Th. Müller et Görs 1960
 Мохово-пузырчатковые сообщества.
- 23.2. Acc. *Sparganietum minimi* Schaaf 1925
 х. в.: *Sparganium natans* L. (син.: *S. minimum* Wallr.)
 Сообщества *S. natans*.
7. Кл. *Potamogetonetea* Klika 1941
 (син.: *Potamogetonetea* R. Tx. et Prsg. 1942)
 Сообщества пресноводных прикреплённых гидрофитов.
- 9.1. Пор. *Potamogetonetalia* W. Koch 1926
 Ценозы водных объектов/местообитаний с б.м. постоянным уровнем воды.
- 15.1. С. *Potamogetonion pectinati* (W. Koch 1926) Oberd. 1957
 Сообщества полностью погруженных растений.
- 24.1. Acc. *Elodeo-Potamogetonetum alpini* (Podb. 1967) Pass. 1994
 (син.: *Potamogetonetum alpini* Br.-Bl. 1949 nom. nud. p.p., *Potamogetonetum alpini* Podb. 1967, Ass. à *Potamogeton alpinus* et *Sparganium minimum* Jouanne 1927, *Potamogeton alpinus*-Ges. Krausch 1964, *Potamogetonetum filiformis* auct., non W. Koch 1928)
 х. в.: *Potamogeton alpinus* Balb.
 д. т.: *Sparganium emersum* Rehm. f. *fluitans* (Gren. et Godr.) Glück (loc.), *Callitriche cophocarpa* Sendtner (loc.)
 Ручьевые и речные сообщества *P. alpinus*.
- 25.2. Acc. *Elodeo-Potamogetonetum crispum* (Pign. 1953) Pass. 1994
 (= *Potamogetonetum crispum* Kaiser 1926 s.l.)
 (син.: *Potamogetonetum crispum* Soó 1927 nom. nud. p.p., Aggrpm. ad *Anacharis canadensis* e *Potamogeton crispus* Pign. 1953)
 х. в.: *Potamogeton crispus* L.
 д. т.: *Elodea canadensis* Michx.
 Сообщества *P. crispus* богатых органикой местообитаний.
- 26.3. Acc. *Potamogetonetum graminei* (W. Koch 1926) Pass. 1964
 (= *Potamogetonetum panormitano-graminei* W. Koch 1926 (?))
 х. в.: *Potamogeton gramineus* L.
 Сообщества *P. gramineus* стоячих и слабопроточных вод.
- 27.4. Acc. *Nupharo-Potamogetonetum lucentis* Pass. (1964) 1994
 (= *Potamogetonetum lucentis* Hueck 1931 s.l.)
 х. в.: *Potamogeton lucens* L., *P. × salicifolius* Wolfg. (loc.)

- д. в.: *Nuphar lutea* (L.) Smith
Сообщества *P. lucens* и/или *P. × salicifolius* речных плёсов.
- 28.5. Acc. *Potamogetonetus perfoliati* W. Koch 1926 em. Pass. 1964
(=Potamogetonetus pectinato-perfoliati den Hartog et Segal 1964 (?))
х. в.: *Potamogeton perfoliatus* L.
Сообщества *P. perfoliatus* стоячих и слабопроточных вод.
- 29.6. Acc. *Potamogetonetus pectinati* Carstensen 1955
х. в.: *Potamogeton pectinatus* L.
Сообщества *P. pectinatus* стоячих и слабопроточных вод.
- 30.7. Acc. *Elodeetum canadensis* Eggler ex Pass. 1964
х. в.: *Elodea canadensis*
Сообщества *E. canadensis* стоячих и слабопроточных вод.
- 31.8. Acc. *Ranunculo-Myriophylletum spicati* (Tomasz. 1969) Pass. 1982
(син.: *Myriophylletum spicati* Soó 1927 nom. nud. p.p.)
х. в.: *Myriophyllum spicatum* L.
Сообщества *M. spicatum* стоячих и слабопроточных вод.
- 32.9. Acc. *Myriophylletum verticillati* Soó ex Tomasz. 1977
(=Potamogetono-Myriophylletum verticillati (Tomasz. 1977) Pass. 1992 (?))
(син.: *Myriophylletum verticillati* Soó 1927 nom. nud., *Myriophyllo-Nupharetum* W. Koch 1926 p.p.)
х. в.: *Myriophyllum verticillatum* L.
Сообщества *M. verticillatum* стоячих и слабопроточных вод.
- 33.10. Acc. *Potamogetonetus berchtoldii* Krasovsk. 1959
(=Callitricho-Potamogetonetus berchtoldii Pass. 1982 (?))
(син.: *Potamogetonetus berchtoldii* Schaminée et al. 1995)
х. в.: *Potamogeton berchtoldii* Fieb.
Сообщества *P. berchtoldii*.
- 34.11. Acc. *Potamogetonetus natanti-obtusifolii* (Neuhäusl 1959) Pass. 1996
(=Potamogetonetus obtusifolii (Sauer 1937) Neuhäusl 1959 s.l.)
х. в.: *Potamogeton obtusifolius* Mert. et W. D. J. Koch
д. в.: *P. natans* L., *Nuphar lutea*.
Сообщества *P. obtusifolius* мелководных, часто заболачивающихся местообитаний.
- 35.12. Acc. *Ranunculo circinati-Potamogetonetus friesii* Weber-Oldecop 1977
(=Potamogetonetus friesii Iversen 1929 s.l.)
х. в.: *Potamogeton friesii* Rupr.
д. в.: *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach
Сообщества *P. friesii*.
- 16.2. *C. Nymphaeion albae* Oberd. 1957
Сообщества растений с плавающими на поверхности воды листьями.
- 36.13. Acc. *Nymphaeetum albo-candidae* Pass. 1957
(incl. *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958, *Nupharo-Nymphaeetum albae* Tomasz. 1977 p.p. (с дом. *Nymphaea alba*))
х. в.: *Nymphaea alba* L., *N. candida* J. Presl, *N. × borealis* E. G. Camus
Сообщества кувшинок (*Nymphaea*) эвтрофных вод.
- Примечание. Мы не разделяем сообщества с доминированием разных видов кувшинок, т.к. в реках Верхнего Поволжья их фитоценозы имеют сходный состав и экологию, т.е. нет какой-либо видимой дифференциации этих сообществ, просто где-то доминирует один вид, где-то другой, а где-то их гибрид.
- 37.14. Acc. *Nymphaeo-Nupharetum luteae* Nowinski 1928
(ориг. *Nymphaeetum albo-luteae* Nowinski 1928)

- (син.: Myriophyllo-Nupharetum luteae W. Koch 1926 nom. nud., Myriophyllo-Nupharetum luteae W. Koch ex Hueck 1931, Nupharo-Nymphaeetum albae Tomasz. 1977 p.p. (с дом. *Nuphar lutea*))
 д. в.: *Nuphar lutea* (dom.), *Nymphaea* spp.
 Сообщества *N. lutea* эвтрофных вод.
- 38.15. Асс. Potamogetono-Nupharetum Th. Müller et Görs 1960
 д. в.: *Nuphar lutea* и/или *N. × spenneriana* Gaudin (dom.), *Potamogeton natans*, *P. perfoliatus*
 Сообщества *N. lutea* и/или *N. × spenneriana* мезотрофных вод.
- Примечание. Возможно, сообщества с доминированием *N. × spenneriana* стоит рассматривать как отдельную единицу (например, асс. Nupharetum spennerianae Teteryuk et Solom. 2003), т.к. они отличаются несколько меньшим видовым составом, встречаются на меньших глубинах и в условиях большей проточности, предпочитают более плотные грунты (песчано-каменистые, каменистые, часто с валунами, а не преимущественно илисто-песчаные или илисто-каменистые). Однако, пока полной ясности в этом вопросе у нас нет.
- 39.16. Асс. Potamogetono-Polygonetum natantis Knapp et Stoffers 1962 (incl. Potamogetonetum natantis Soó 1927 nom. nud., Polygonetum natantis Soó 1927 nom. nud.)
 (син.: Polygono-Potamogetonetum natantis Soó 1964)
 д. в.: *Potamogeton natans*, *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray f. *natans* (Michx.) Munshi et Javeid
 Сообщества *Potamogeton natans* и/или *Persicaria amphibia* f. *natans*.
- 10.2. Поп. Callitricho-Batrachietalia Pass. 1978
 (син.: Callitricho-Batrachion den Hartog et Segal 1964)
 Ценозы водных объектов/местообитаний с переменным уровнем воды.
- 17.3. С. Batrachion fluitantis Neuhäusl 1959
 Сообщества проточных вод.
- 40.17. Асс. Fontinali-Batrachietum kauffmannii A. A. Bobrov 2001
 х. т.: *Batrachium kauffmannii* (opt.), *Fontinalis antipyretica* var. *gracilis* (Lindb.) Schimp., *Veronica anagallis-aquatica* L. f. *submersa* Glück
 Сообщества *B. kauffmannii* речных перекатов.
- 41.18. Асс. Batrachio-Sparganietum emersi A. A. Bobrov 2001
 х. т.: *Sparganium emersum* f. *fluitans*, *Sagittaria sagittifolia* L. f. *vallisneriifolia* (Coss. et Germ.) Glück
 д. в.: *Batrachium kauffmannii*
 Сообщества погруженных гелофитов *Sparganium emersum* и *Sagittaria sagittifolia* речных стремнин.
- 42.19. Асс. Potamogetonetum meinshausenii A. A. Bobrov 2001
 х. т.: *Potamogeton × fennicus* Hagstr. (син.: *P. × meinshausenii* Juz.)
 Речные сообщества *P. × fennicus*.
- 43.20. Асс. Potamogetonetum nitentis W. Koch 1926
 х. т.: *Potamogeton × nitens* Web.
 Речные сообщества *P. × nitens*.
- 44.21. Асс. Batrachio-Potamogetonetum perfoliati W. Koch 1926 em. et nom. invers. A. A. Bobrov et Chemeris 2003
 (incl. Potamogetono perfoliati-Ranunculetum fluitantis W. Koch 1926, Potamogetonetum perfoliati cordatolanceolati Arendt 1982)
 х. т.: *Potamogeton perfoliatus* f. *cordatolanceolatus* (Mert. et W. D. J. Koch) Glück
 д. т.: *Batrachium kauffmannii*, *P. × salicifolius*
 Сообщества *P. perfoliatus* и/или *P. × salicifolius* речных перекатов и стремнин.
- 45.22. Асс. Sparganio-Potamogetonetum pectinati (Hilbig 1971) Reichhoff et Hilbig 1975

- (син.: *Sparganium emersum*-*Potamogeton pectinatus*-Ges. Hilbig 1971, *Sparganio-Potamogetonetum pectinati* (Hilbig 1971) Weber 1976)
 д. в.: *Potamogeton pectinatus*, *Sagittaria sagittifolia* f. *vallisneriifolia*, *Sparganium emersum* f. *fluitans*, *Butomus umbellatus* L. f. *vallisneriifolius* (Sagorski ex Asch. et Graebn.) Glück), *Nuphar lutea* f. *submersa* Rouy
 Сообщества *P. pectinatus* с погруженными гелофитами проточных вод.
 46.23. Acc. *Sparganio-Elodeetum* Weber-Oldecop 1977
 (син.: *Callitricho-Elodeetum canadensis* Pass. 1994 (?))
 д. в.: *Elodea canadensis*, *Sparganium emersum* f. *fluitans*, *Batrachium kauffmannii*
 Сообщества *E. canadensis* проточных вод.
 18.4. С. *Batrachion aquatilis* Pass. 1964
 (ориг. *Ranunculion aquatilis* Pass. 1964)
 (син.: *Hottonenion den Hartog et Segal* 1964)
 Сообщества стоячих вод.
47.24. Acc. *Lemno-Callitrichetum palustris* ass. nov.
 (син.: *Hottonietum palustris* R. Tx. 1937 p.p.)
 х. в.: *Callitriche palustris* L.
 Сообщества *C. palustris*.
 Номенклатурный тип: Костромская обл., Кологривский р-н, окр. заказника «Кологривский лес», руч. Синицын, приток р. Вонюх, на очень слабом течении, 25.08.2000, А. Бобров. Площадь — 3 м² (0.5×6 м), ОПП — 100%, глубина воды — 10—20 см, грунт — илистый. Состав: *Callitriche palustris* — 5, *Lemna minor* — +, *Alisma plantago-aquatica* L. — 1, *Alopecurus aequalis* Sobol. — +, *Epilobium adenocaulon* Hausskn. — +, *Persicaria lapathifolia* (L.) S. F. Gray — +, *P. minor* (Huds.) Opiz — +.
 48.25. Acc. *Lemno-Callitrichetum hermaphroditicae* (Černohous et Husák 1986) Pass. 1992
 (= *Callitrichetum hermaphroditicae* Looman 1985 s.l.)
 х. в.: *Callitriche hermaphroditica* L.
 д. в.: *Lemna trisulca*, *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch
 Сообщества *C. hermaphroditica* Старого Света.
 8. Кл. *Bidentetea tripartitae* R. Tx., Lohm. et Prsg. in R. Tx. 1950
 Сообщества однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний.
 11.1. Пор. *Bidentetalia tripartitae* Br.-Bl. et R. Tx. 1943
 Евразийские фитоценозы.
 19.1. С. *Bidention tripartitae* Nordh. 1940
 Сообщества видов *Bidens* и *Persicaria* по берегам и отмелям разнообразных водоёмов.
 49.1. Acc. *Polygonetum minori-hydropiperis* Phil. 1984
 (= *Polygono hydropiperis-Bidentetum* Lohm. in R. Tx. 1950 s.l. (?))
 х. в.: *Persicaria minor*, *P. hydropiper* (L.) Spach
 Сообщества *P. minor* и/или *P. hydropiper*.
 20.2. С. *Chenopodium glauci* Heiny 1974
 (син.: *Chenopodium rubri* (ориг. «fluviatile») R. Tx. in Poli et J. Tx. 1960 nom. invalid. (?))
 Сообщества видов *Chenopodium* преимущественно речных берегов и отмелей.
 50.2. Acc. *Chenopodietum glauci-rubri* Lohm. in Oberd. 1957
 (= *Chenopodietum glauci* Wenzl 1934 s.l.)
 (син.: *Chenopodietum rubri* Timar 1947 p.p.)
 х. в.: *Chenopodium glaucum* L., *C. rubrum* L.
 Сообщества *C. glaucum* и/или *C. rubrum*.
 9. Кл. *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943
 Сообщества отшельных эфемеров (пойменный эфемеретум).
 12.1. Пор. *Cyperetalia fusci* Pietsch 1963
 (син.: *Nanocyperetalia Klika* 1935 nom. nud. (?))
 Ценозы умеренного климата.

- 21.1. С. *Elatino-Eleocharition ovatae* (Pietsch et Müller-Stoll 1968)
Pietsch 1973
Сообщества речных отмелей, спущенных прудов и т.п., на нейтральных грунтах.
- 51.1. Acc. *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960
х. в.: *Limosella aquatica* L., *Gnaphalium uliginosum* L. (loc.), *Riccia cavernosa* Hoffm.
Эфемерные сообщества *L. aquatica* и/или *G. uliginosum* речных отмелей.
10. Кл. *Phragmito-Magnocaricetea* Klika 1941
(син.: *Phragmitetea* R. Tx. et Prsg. 1942)
Сообщества крупных прибрежно-водных растений пресных и солоноватых вод.
- 13.1. Пор. *Phragmitetalia* W. Koch 1926
Ценозы воздушно-водных растений (гелофитов), большую часть вегетационного сезона произрастающих в условиях обводнения.
- 22.1. С. *Phragmitium communis* W. Koch 1926
Сообщества высокотравных гелофитов крупных водных объектов (озёра, реки, водохранилища, пруды).
- 52.1. Acc. *Phragmitetum communis* Savich 1926
(син.: *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 et auct. alii, *Scirpo-Phragmitetum* W. Koch 1926 p.p.)
х. в.: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (opt.)
Прибрежно-водные сообщества *P. australis*.
- 53.2. Acc. *Scirpetum lacustris* Chouard 1924
(син.: *Scirpetum lacustris* auct., *Scirpo-Phragmitetum* W. Koch 1926 p.p.)
х. в.: *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla (opt.)
Сообщества *S. lacustris*.
- 54.3. Acc. *Typhetum latifoliae* Soó ex G. Lang 1973
(син.: *Typhetum latifoliae* Soó 1927 nom. nud., *Typhetum latifoliae* auct., *Scirpo-Phragmitetum* W. Koch 1926 p.p.)
х. в.: *Typha latifolia* L. (opt.)
Сообщества *T. latifolia*.
- 55.4. Acc. *Glycerietum maximae* Hueck 1931
(ориг. *Glycerietum aquaticae* Hueck 1931)
х. в.: *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb (opt.)
Сообщества *G. maxima*.
- 56.5. Acc. *Sparganietum erecti* Roll 1938 s.str.
(син.: *Glycerio-Sparganietum erecti* Phil. 1973)
х. в.: *Sparganium erectum* L. s.str. (opt.)
Сообщества *S. erectum*.
- 57.6. Acc. *Sparganietum microcarpi* (Weber 1976) Pass. 1978
х. в.: *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. (opt.)
Сообщества *S. microcarpum*.
- 58.7. Acc. *Butometum umbellati* (Koncz. 1968) Phil. 1973
х. в.: *Butomus umbellatus* (opt.)
Сообщества *Butomus umbellatus*.
- 59.8. Acc. *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931
(ориг. *Equisetetum limosi* Steffen 1931)
(син.: *Equisetetum fluviatilis* et *limosi* auct.)
х. в.: *Equisetum fluviatile* L. (opt.)
Прибрежно-водные сообщества *E. fluviatile*.
- 60.9. Acc. *Sagittario-Sparganietum emersi* R. Tx. 1953
(ориг. *Sagittaria sagittifolia-Sparganium simplex*-Ass. R. Tx. 1953)
х. в.: *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*
Сообщества *Sagittaria sagittifolia* и/или *Sparganium emersum*.

- 61.10. Acc. *Eleocharitetum palustris* Shennikov 1919
(ориг. *Eleocharitetum palustris* Schennikow 1919)
(син.: *Eleocharitetum palustris* auct.)
х. в.: *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. (opt.)
Сообщества *E. palustris*.
- 62.11. Acc. *Eleocharitetum austriacae* Kiprian. et Lashch. 2000
х. в.: *Eleocharis austriaca* Hayek (opt.)
Сообщества *E. austriaca*.
- 63.12. Acc. *Naumburgietum thyrsoflorae* Kiprian. et Lashch. 2000
х. в.: *Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichenb. (opt.)
Сообщества *N. thyrsoflora*.
- 64.13. Acc. *Hippuridetum vulgaris* Pass. 1955
(син.: *Hippuridetum vulgaris* Rübel 1912 (?) (м.б. приоритетное название),
Eleocharito palustris-*Hippuridetum vulgaris* Pass. (1955) 1964)
х. в.: *Hippuris vulgaris* L. (opt.)
Прибрежно-водные сообщества *H. vulgaris*.
- 23.2. С. *Glycerio-Sparganion* Br.-Bl. et Siss. in Boer 1942
(син.: *Sparganio-Glycerion fluitantis* Br.-Bl. et Siss. in Boer 1942 nom. invers. Oberd. 1957, *Glycerion* Br.-Bl. et R. Tx. 1943)
Сообщества мелких воздушно-водных растений разнообразных небольших водотоков и водоёмов (ключи, ручьи, верховья рек, разного рода депрессии).
- 65.14. Acc. *Glycerietum fluitantis* Gams 1927
(син.: *Sparganio-Glycerietum fluitantis* Br.-Bl. 1925 nom. nud., *Glycerietum fluitantis* auct.)
х. в.: *Glyceria fluitans* (opt.)
Сообщества *G. fluitans*.
- 66.15. Acc. *Glycerietum plicatae* Kulczynski 1928
(син.: *Catabroso-Glycerietum plicatae* Br.-Bl. 1949 p.p.)
х. в.: *Glyceria notata* Chevall. (opt.)
Сообщества *G. notata*.
- 67.16. Acc. *Catabrosetum aquaticae* Rübel 1912
(син.: *Catabrosetum aquaticae* auct., *Rorippo stenocarpae*-*Catabrosetum* Th. Müller et Görs in Th. Müller 1961, *Juncus articulatus*-*Catabrosa aquatica*-Ass. Doll 1992, *Catabroso-Glycerietum plicatae* Br.-Bl. 1949 p.p.)
х. в.: *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv. (opt.)
Сообщества *C. aquatica*.
- 68.17. Acc. *Sparganio-Veronicetum anagallidis-aquaticae* Pass. 1999
(=*Veronicetum anagallidis-aquaticae* Kaiser 1926 s.l.)
х. в.: *Veronica anagallis-aquatica*
д. в.: *Sparganium microcarpum* (loc.)
Речные сообщества *V. anagallis-aquatica*.
- 14.2. Пор. *Oenanthetalia aquaticae* Hejný in Kopecký et Hejný 1965
Ценозы низкотравных гелофитов способные существовать как в условиях обсыхания, так и сильного обводнения, обычно на заиленных мелководьях.
- 24.3. С. *Oenanthion aquatica* Hejný ex Neuhäusl 1959
Сообщества заиленных мелководий.
- 69.18. Acc. *Oenantho-Rorippetum amphibiae* Lohm. 1950
х. в.: *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Rorippa amphibia* (L.) Bess.
Сообщества *O. aquatica* и/или *R. amphibia*.
- 70.19. Acc. *Alopecuro aequalis-Alismatetum plantaginis-aquaticae* Bolbrinker 1984
(син.: *Agrostido stoloniferae-Alismatetum plantaginis-aquaticae* Grigorjev et al. 2002)

- х. в.: *Alisma plantago-aquatica*
 д. в.: *Agrostis stolonifera* L., *Alopecurus aequalis*, *A. geniculatus* L.
 Сообщества *Alisma plantago-aquatica*.
- 15.3. Пор. *Magnocaricetalia* Pign. 1953
 Ценозы прибрежно-водных растений, произрастающих в условиях кратковременного обводнения или в местообитаниях, хорошо увлажнённых за счёт близкого залегания грунтовых вод.
- 25.4. С. *Magnocaricion elatae* W. Koch 1926
 Крупнотравные сообщества сырых, периодически обводняемых местообитаний.
- 71.20. Acc. *Caricetum gracilis* Savich 1926
 (син.: *Caricetum gracilis* Almquist 1929 et auct. alii, *Caricetum acutae* auct.)
 х. в.: *Carex acuta* L. (opt.)
 Сообщества *C. acuta*.
- 72.21. Acc. *Caricetum aquatilis* Savich 1926
 (син.: *Caricetum aquatilis* Sambuk 1930 et auct. alii, *Lysimachia thyrsiflora*-*Carex aquatilis*-Ass. Neum. 1957, *Equiseto fluviatilis*-*Caricetum aquatilis* Mirkin in Mirkin et al. 1992)
 х. в.: *Carex aquatilis* Wahlenb. (opt.)
 Прибрежно-водные сообщества *C. aquatilis*.
- 73.22. Acc. *Caricetum rostratae* Rübel 1912
 (ориг. *Caricetum inflatae* Rübel 1912)
 (син.: *Carex rostrata*-Ass. Osvald 1923, *Caricetum inflato-vesicariae* W. Koch 1926 p.p.)
 х. в.: *Carex rostrata* Stokes (opt.)
 Прибрежно-водные сообщества *C. rostrata*.
- 74.23. Acc. *Caricetum vesicariae* Chouard 1924
 (син.: *Caricetum vesicariae* auct., *Caricetum inflato-vesicariae* W. Koch 1926 p.p.)
 х. в.: *Carex vesicaria* L. (opt.)
 Сообщества *C. vesicaria*.
- 75.24. Acc. *Galio palustris*-*Caricetum rhynchophysae* ass. nov.**
 (син.: сообщ. *Carex rhynchophysa* Kiprian. 1999 nom. nud. (?), формация *Cariceta rhynchophysae* Sviridenko 2000 (?), non *Caricetum rhynchophysae* Miyawaki et K. Fujiwara 1970 (дальневосточные сообщества))
 х. в.: *Carex rhynchophysa* С. А. Мей. (opt.)
 Европейские (и западносибирские (?)) сообщества *C. rhynchophysa*.
 Номенклатурный тип: Костромская обл., Кологривский р-н, окр. заказника «Кологривский лес», кв. 87/88, р. Вонюх, прибрежная коса, 23.08.2000, А. Бобров. Площадь — 12 м² (2×6 м), ОПП — 100%, глубина воды — 0—10 см, грунт — илистый аллювий с растительной ветошью. Состав: *Carex rhynchophysa* — 5, *Epilobium adeno-caulon* — 1, *Mentha arvensis* L. — 1, *Myosotis palustris* (L.) L. s.l. — 1, *Coccyganthus flos-cuculli* — +, *Galium palustre* L. — +, *Impatiens noli-tangere* L. — +, *Ranunculus repens* L. — +, *Salix caprea* L. — +, *Urtica dioica* L. — +, *Festuca gigantea* L. — r, *Persicaria minor* — r, *Plantago uliginosa* F. W. Schmidt — r.
- 76.25. Acc. *Phalaridetum arundinaceae* W. Koch ex Libb. 1931
 х. в.: *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert (opt.)
 Евросибирские прибрежно-водные сообщества *P. arundinacea*.
- 77.26. Acc. *Iridetum pseudacori* Eggler 1933
 х. в.: *Iris pseudacorus* L. (opt.)
 Сообщества *I. pseudacorus*.
- 26.5. С. *Cicution virosa* Hejný 1960
 Сообщества заболачивающихся местообитаний, способные формировать сплавины.
- 78.27. Acc. *Cicuto*-*Caricetum pseudocyperi* Boer et Siss. in Boer 1942
 х. в.: *Carex pseudocyperus* L., *Cicuta virosa* L.
 Сообщества *Carex pseudocyperus* и/или *Cicuta virosa*.

- 79.28. Acc. *Cicuto-Calletum palustris* (Vanden Bergen 1952) Schaminée et Weeda in Schaminée et al. 1995
 (=Calletum palustris Osvold 1923 s.l.)
 (син.: Calletum palustris Vanden Bergen 1952 p. max. p., Calletum palustris Segal et Westh. in Westh. et den Held 1969)
 х. в.: *Calla palustris* L. (opt.)
 д. в.: виды класса
 Прибрежно-водные сообщества *C. palustris*.
- 80.29. Acc. *Comaretum palustris* Markov et al. 1955
 (син.: Comaretum palustris Grigorjev et Solm. 1987 nom. invalid.)
 х. в.: *Comarum palustre* L. (opt.)
 д. в.: виды класса
 Прибрежно-водные сообщества *C. palustre*.
- 81.30. Acc. *Menyanthetum trifoliatae* Osvold 1923
 (син.: Menyanthetum trifoliatae Grigorjev et Solm. 1987 nom. invalid.)
 х. в.: *Menyanthes trifoliata* L. (opt.)
 д. в.: виды класса
 Прибрежно-водные сообщества *M. trifoliata*.
11. Кл. Montio-Cardaminetea Br.-Bl. et R. Tx. 1943
 Сообщества выходов грунтовых вод, ключей и ручьёв.
- 16.1. Поп. *Cardamino-Chrysosplenietalia* Hinterlang 1992
 (=Montio-Cardaminetalia Pawł. 1928 s.l.)
 Фитоценозы затенённых (полог леса) местообитаний.
- 27.1. *C. Caricion remotae* Kästner 1940
 (=Cardamino-Montion Br.-Bl. 1925 s.l.)
 (син.: Cardaminion Maas 1959, Cardaminenion (Maas 1959) Westh. et den Held 1969)
 Сообщества слабоизвестковых ключей.
- 82.1. Acc. *Cardaminetum amarae* Rübel 1912
 (син.: Cardaminetum amarae auct., Fontinali antipyreticae-Cardaminetum amarae Baisheva et al. 2004)
 х. в.: *Cardamine amara* L. (opt.)
 Сообщества *C. amara*.
- 83.2. Acc. *Pellio-Conocephaletum* Maas 1959
 х. в.: *Conocephalum conicum* (L.) Dumort. ex Lindb., *Pellia epiphylla* (L.) Corda
 Сообщества русловых стенок из *C. conicum* и/или *P. epiphylla*.
12. Кл. Agrostidetea stoloniferae Oberd. et Th. Müller in Th. Müller 1961 ex Görs 1968
 Сообщества вегетативно подвижных многолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний.
- 17.1. Поп. *Agrostidetalia stoloniferae* Oberd. in Oberd. et al. 1967
 (син.: Potentillo-Polygonetalia R. Tx. 1947 p.p., Potentilletalia anserinae Oberd. 1957 p.p., Trifolio fragiferae-Agrostidetalia stoloniferae R. Tx. 1970)
 Устойчивые к вытаптыванию ценозы.
- 28.1. *C. Potentillion anserinae* R. Tx. 1947
 (син.: Agropyro-Rumicion Nordhagen 1940 p.p., Agropyro-Rumicion Nordhagen 1940 em. Tx. 1950, Agrostidion stoloniferae Görs 1966)
 Сообщества открытых (хорошо освещённых) местообитаний.
- 84.1. Acc. *Ranunculo repentis-Agrostidetum stoloniferae* Oberd. et al. 1967
 х. в.: *Ranunculus repens*
 д. в.: *Agrostis stolonifera*
 Приречные сообщества *A. stolonifera* с *R. repens*.

Можно заключить, что в настоящее время растительность ручьёв и рек Верхнего Поволжья представлена сообществами 84 ассоциаций из 28 союзов, 17 порядков и 12 классов классификации Браун-Бланке: *Cladophoretea* (4 асс., 2 с., 1 пор.), *Lemaneetea* (3 асс., 2 с., 1 пор.), *Charetea fragilis* (1 асс., 1 с., 1 пор.), *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* (9 асс., 5 с., 2 пор.), *Lemnetea* (4 асс., 2 с., 1 пор.), *Utricularietea intermedio-minoris* (2 асс., 2 с., 2 пор.), *Potamogetonetea* (25 асс., 4 с., 2 пор.), *Bidentetea tripartitae* (2 асс., 2 с., 1 пор.), *Isoëto-Nanojuncetea* (1 асс., 1 с., 1 пор.), *Phragmito-Magnocaricetea* (30 асс., 5 с., 3 пор.), *Montio-Cardaminetea* (2 асс., 1 с., 1 пор.) и *Agrostidetea stoloniferae* (1 асс., 1 с., 1 пор.).

Такое заметное богатство растительности водотоков региона обусловлено высоким ландшафтным разнообразием, заметной протяжённостью самих ручьёв и рек и большим набором речных местообитаний. Здесь, кроме специфичной для водотоков растительности, встречаются сообщества, свойственные и другим водным объектам (болотные водоёмы, озёра, старицы и др.), а также проникающие с сырых берегов родниковые, влажно-луговые и т.п. Весомый вклад принадлежит ценозам макроскопических водорослей и водных мохообразных, занимающих недоступные или неблагоприятные для сообществ сосудистых растений местообитания и субстраты (очень быстрые перепады и пороги, валунные поля, мёртвая затопленная древесина, сильно затенённые русла, низкоминерализованные, мягкие воды).

В работе было уделено особое внимание номенклатуре синтаксонов, их объёму в свете географических и экологических особенностей сообществ, таксономической трактовке характерных и дифференциальных видов. Здесь мы попытались создать аннотированный критический список синтаксонов, на примере достаточно хорошо нами исследованных водотоков Верхнего Поволжья. При его составлении было учтено значительное число зарубежных и отечественных публикаций. Тем не менее, остаётся ещё целый ряд вопросов. Думается, что проведённая работа поможет в какой-то мере исправить формальное отношение к синтаксономии, когда печатаются устаревшие и невалидные названия или синтаксоны совершенно несвязанные с рассматриваемыми сообществами, когда ошибки в идентификации диагностических видов приводят к неверным синтаксономическим решениям и т.д. и т.п.

Благодарности

Авторы благодарны Г. С. Тарану (Западно-Сибирский филиал Ин-та леса СО РАН, Новосибирск), G. Dahlgren (University of Lund, Sweden), P. Eloranta (University of Helsinki, Finland), D. Hinterlang (Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten, Recklinghausen, Germany), Z. Kaplan (Institute of Botany, Průhonice, Czech Republic), E. Landolt (Geobotanisches Institute ETHZ, Zürich, Switzerland), H. Passarge (Institut für Forstwissenschaften, Eberswalde, Germany), M. L. Vis (Ohio University, Athens, USA), H. Zechmeister (Institut für Pflanzenphysiologie, Wien, Austria) за помощь литературой и консультациями.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 01-04-49524, 04-04-49814) и Фонда содействия отечественной науке.

Список литературы

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Бобров А. А., Чемерис Е. В. Описание растительных сообществ в водоёмах и водотоках и подходы к их классификации методом Браун-Бланке // Гидробиотика: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 105—117.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. *Sphagnaceae—Hedwigiaceae* // Arctoa: Бриол. журн. Т. 11. Прилож. 1. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2003. С. 1—608.

- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2. *Fontinalaceae—Amblystegiaceae* // Арктоа: Бриол. журн. Т. 11. Прилож. 2. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2004. С. 609—960.
- Киприянова Л. М., Лащинский Н. Н. мл. Новые синтаксоны водной и прибрежно-водной растительности // Сиб. экол. журн. 2000. № 2. С. 209—213.
- Марков М. В., Беляева В., Попова Н. К. Растительность водоёмов пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР // Уч. зап. Казанского гос. ун-та. Ботаника. Казань, 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 111—152.
- Таран Г. С. Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы средней Оби (в пределах Александровского района Томской области): Препринт. Новосибирск, 1995. 76 с.
- Таран Г. С., Седельникова Н. В., Писаренко О. Ю., Голомолзин В. В. Флора и растительность Елизаровского государственного заказника (нижняя Обь). Новосибирск: Наука, 2004. 211 с.
- Чемерис Е. В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2004. 158 с. + xxvi.
- Almqvist E. Upplands vegetation och flora // Acta Phytogeogr. Suecica. I. Uppsala: Almqvist & Wiksells Boktryckeri A. B., 1929. xx + 622 S.
- Dahlgren G. *Ranunculus penicillatus* in Norden // Nord. J. Bot. 1993. Vol. 13. № 6. P. 593—605.
- Dahlgren G. Differentiation patterns in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (*Ranunculaceae*) // Pl. Syst. Evol. Suppl. 1995. Vol. 9. P. 305—317.
- Dahlgren G., Jonsell B. 13. *Ranunculus hederaceus* L.—19. *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. // Flora Nordica. Vol. 2. *Chenopodiaceae* to *Fumariaceae* / B. Jonsell (ed.). Stockholm: the Bergius Foundation, 2001. P. 229, 259—269.
- Demars B. O. L., Gornall R. J. Identification of British species of *Callitriche* by means of isozymes // Watsonia. 2003. Vol. 24. P. 389—399.
- Dierschke H. Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. Stuttgart: E. Ulmer Verlag, 1994. 683 S.
- Dierßen K. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes // Bryophytorum Bibliotheca. Bd. 56. Berlin—Stuttgart: J. Cramer Verlag, 2001. 289 p.
- Eloranta P., Kwandrans J. Notes on some interesting freshwater *Rhodophyta* from Finland // Algological Studies. 2002. Vol. 105. P. 95—109.
- Gams H. Von den Follatères zur Dent de Morcles. Vegetationsmonographie aus dem Wallis // Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz. Bd. 15. Bern: H. Huber Verlag, 1927. 760 S. + 26 Taf. + 1 Kart.
- den Hartog C., Segal S. A new classification of the water-plant communities // Acta Bot. Neerlandica. 1964. Vol. 13. № 3. P. 367—393.
- Hinterlang D. Vegetationökologie der Weichwasserquellgesellschaften zentraleuropäischer Mittelgebirge // Crunoecia. 1992. Jahrg. 1. Hf. 1. S. 5—117 + 8 Beil.
- Hueck K. Erläuterung zur vegetationskundlichen Karte des Endmoränengebiets von Chorin (Uckermark) // Beitr. Naturdenkmalpfl. 1931. Bd. 14. Hf. 2. S. 109—214.
- Kaplan Z. *Potamogeton* × *fluitans* (*P. natans* × *P. lucens*) in the Czech Republic. I. Morphology and anatomy // Preslia. 2001. Vol. 73. № 4. P. 333—340.
- Kaplan Z. Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) // Folia Geobot. 2002. Vol. 37. P. 141—170.
- Koch W. Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz // Jb. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1926. Bd. 61. T. 2. S. 1—144 + IV Beil.
- Landolt E. Pleustonic communities with *Lemnaceae* in South America // Appl. Veg. Sci. 1999. Vol. 2. P. 7—16.
- Marstaller R. Synsystematische Übersicht über die Moosgesellschaften Zentraleuropas // Herzogia. 1993. Bd. 9. Hf. 3—4. S. 513—541.
- Oberdorfer E. Süddeutsche Pflanzengesellschaften // Pflanzensoziologie. Bd. 10. Jena: G. Fischer Verlag, 1957. 564 S.
- Osvald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse // Svensk. Växtsoc. Sällskap. Handl. I. Uppsala: Almqvist & Wiksells Boktryckeri A. B., 1923. xxiii + 436 S.
- Passarge H. Über Wasserpflanzen- und Kleinröhrichtgesellschaften des Oberspreewaldes // Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz. 1957. Bd. 35. Hf. 2. S. 143—152.
- Passarge H. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. I. // Pflanzensoziologie. Bd. 13. Jena: G. Fischer Verlag, 1964. 324 S.
- Passarge H. Mitteleuropäische Potamogetonetea I // Phytocoenologia. 1992a. Vol. 20. № 4. P. 489—527.

- Passarge H.* Zur Syntaxonomie mitteleuropäischer Nymphaeiden-Gesellschaften // *Tuexenia*. 1992b. № 12. P. 257—273.
- Passarge H.* Mitteleuropäische Potamogetonetea II // *Phytocoenologia*. 1994. Vol. 24. P. 337—367.
- Passarge H.* Mitteleuropäische Potamogetonetea III // *Phytocoenologia*. 1996a. Vol. 26. № 2. P. 129—177.
- Passarge H.* Pflanzengesellschaften Nordostdeutschlands. I. Hydro- und Therophytosa. Berlin—Stuttgart: J. Cramer Verlag, 1996b. 298 S.
- Passarge H.* Pflanzengesellschaften Nordostdeutschlands 2. II. Helocyperosa und Caespitosa. Berlin—Stuttgart: J. Cramer Verlag, 1999. 451 S.
- Pott R.* Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2 Aufl. Stuttgart: E. Ulmer Verlag, 1995. 622 S.
- Preston C. D.* Pondweeds of Great Britain and Ireland // *BSBI Handbook* № 8. London: BSBI, 1995. 350 p.
- Rübel E.* Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes // *Engler's Bot. Jahr.* 1912. Bd. 47. Hf. 1—4. 615 S. + 36 Taf.
- Schaminée J. H. J., Weeda E. J., Westhoff V.* (eds.). De vegetatie van Nederland. Deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden. Uppsala—Leiden: Opulus Press, 1995. 358 s.
- Sheath R. G., Vis M. L., Cole K. M.* Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 6. Section *Turfosa* // *J. Phycol.* 1994. Vol. 30. P. 872—884.
- Schratt L.* Potametea // Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II. Natürliche waldfreie Vegetation / G. Grabherr, L. Mucina (eds.). Jena: G. Fischer Verlag, 1993. S. 55—78.
- Tüxen R.* Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands // *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem.* 1937. N. F. Hf. 3. S. 1—170.
- Vis M. L., Sheath R. G.* Systematics of the freshwater red algal family *Lemaneaceae* in North America // *Phycologia*. 1992. Vol. 31. № 2. P. 164—179.
- Vis M. L., Sheath R. G., Cole K. M.* Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 8a. Section *Batrachospermum*: *Batrachospermum gelatinosum* // *Eur. J. Phycol.* 1996. Vol. 31. P. 31—40.
- Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P.* International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // *J. Veget. Sci.* 2000. Vol. 11. № 5. P. 739—768.
- Westhoff V., van der Maarel E.* The Braun-Blanquet approach // *Handbook of vegetation science*. V. Ordination and classification of communities / R. H. Whittaker (ed.). The Hague: Dr W. Junk b.v. Publishers, 1973. P. 617—726.
- Wiegand G., Kaplan Z.* An account of the species of *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*) // *Folia Geobot.* 1998. Vol. 33. P. 241—316.
- Zechmeister H., Mucina L.* Vegetation of European springs: High-rank syntaxa of the Montio-Cardaminetea // *J. Veget. Sci.* 1994. Vol. 5. № 3. P. 385—402.

6. Картирование водной растительности, её динамика и продуктивность

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЁР-СТАРИЦ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

В. И. Матвеев

Самарский государственный педагогический университет
443090 г. Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26

Все образования речной долины, в том числе и её водоёмы с их растительностью, необходимо рассматривать в состоянии непрерывного развития, изменения во времени и пространстве. Протекание «кратковременных смен» (Раменский, 1938; Лавренко, 1940) или сукцессий подчинено в основном одному фактору — поднятию уровня дна за счёт аллювиальных и биогенных отложений и связанному с ними изменению глубины воды. Рассматривая динамику фитоценозов, как результат постепенной трансформации растительности старого состава фитоценоза под влиянием как внутренних, так и внешних причин, следует различать «динамические тенденции» и «смены» (Тимофеев, 1971). Первые выражают направление и темпы развития, а вторые — смены растительного покрова, имеющие место как в наши дни, так и в геологическом прошлом. Динамические тенденции чаще устанавливаются по современной растительности путём изучения эколого-генетических рядов. О динамических тенденциях растительности водоёмов речных долин в этом понимании и пойдёт речь в дальнейшем.

Речная долина представляет собой «динамическую систему местоположений, которые одновременно являются её геоморфологическими частями, территориальными составляющими внутриводной физико-географической среды...» (Тимофеев, 1969. С. 204). Известно, что в состав развитых речных долин входят речное русло, пойменная терраса, в свою очередь, подразделяющаяся на ступени формирующейся поймы и современной развитой поймы, а также три надпойменные террасы. Каждая из последующих ступеней речной долины старше предыдущей по своему геологическому возрасту, а значит, соответственно древнее и расположенные на них озёра-старицы. Разновозрастность старичной растительности требует применения при выделении таксонов классификации такого критерия, как «возраст». Кроме того, каждая старица занимает определённое место на поперечном профиле речной долины, что также является одним из критериев. К числу важнейших критериев следует отнести «экологические режимы» А. П. Шенникова (1941), резко отличающиеся на отдельных участках речной долины.

Типы неоднородностей растительности озёр-стариц, являющейся частью растительного покрова речной долины, также обладают своей специфичностью, в связи с чем для их выделения необходимо пользоваться приведёнными критериями, характеризующими особенности, присущие именно старичной растительности, при этом следует учитывать их происхождение. Среди многочисленных и различных по своему происхождению водоёмов речных долин наиболее распространены озёра-старицы, начинающие свою эволюцию от активного русла реки или одной из его проток, то есть озёра-старицы в широком смысле этого понятия. Они генетически связаны с руслом реки и прослеживаются на различных ступенях речной долины вплоть до надпойменных террас. В связи с этим в них удаётся наблюдать «зарождение» гидатофитных и гидрофитных фитоценозов, имеющих место в водоёмах формирующейся поймы, и последующую их смену на речных террасах другими растительными сообществами.

Пользуясь терминологией З. Н. Барановской (1937), все озёра старицы можно подразделить на старицы-меандры и старицы-протоки. Первые характерны для пойм рек с

глубоким меандрированием. Они возникают на месте главного русла реки при прорыве узких протоков меандр и свойственны таким рекам как Самара, Сок, Кондурча, Большой Кинель, Чагра и др. При этом вначале образуется кольцевидный проток, верхнее соединение которого с рекой заносится речным аллювием, благодаря чему, он постепенно превращается в затон крючковидной формы. После заполнения наносами нижнего конца затона, последний превращается в озеро-старицу подковообразной формы. Вторые свойственны реке Волге, имеющей по классификации Р. А. Еленевского (1936) островную пойму и основное русло, не склонное к меандрированию, но образующее многочисленные второстепенные русла и протоки. Озёра-старицы, расположенные ближе к современному руслу реки, то есть генетически более молодые, обычно сильно врезаются в поверхность поймы, имеют песчаное дно и находятся под сильным влиянием паводковых вод. Их фитоценозы находятся на ранних стадиях развития. Водоёмы, наиболее удалённые от современного русла реки, являются генетически более древними для данной ступени речной долины, они слабо промываются паводковыми водами. Котловины таких озёр-стариц переполнены отложениями многочисленных паводков, в них доминируют мелкие илистые частицы. В заполнении этих озёрных котловин большую роль играют биогенные отложения в виде отмерших стеблей, листьев, корневищ и так далее. Эти озёра обычно сильно зарастают воздушно-водной и водной растительностью, глубина их невелика. Озёра-старицы, расположенные в средних частях поймы, представляют собой промежуточные стадии развития между вышеуказанными типами водоёмов (см. рис.). Это классический случай. На самом деле картина характера зарастания озёр в пойме является более сложной.

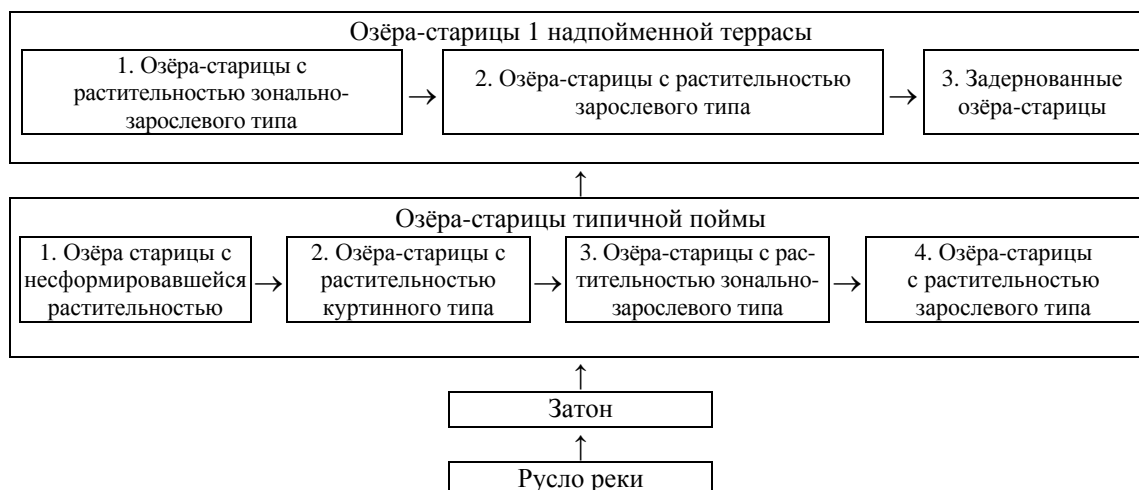


Рис. Динамика растительности озёр-стариц речных террас бассейна Средней Волги

Первые признаки зарастания речного русла проявляются уже по заливам реки, а также в других местах с замедленным течением и отложением илистых частиц. Река приносит огромное количество вегетативных и генеративных зачатков растений в виде плодов, семян, турбионов, побегов, клубней, корневищ и т. д., но развиваются из них лишь те, которые находят для себя благоприятные условия. Вдоль берегов русла реки и её заливов развивается водная растительность, в которой эдификаторами формаций выступают *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *P. perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*. Травянистые растения сырых побережий представлены в основном однолетниками и корневищными многолетниками, такими, как *Limosella aquatica*, *Cyperus fuscus*, *Bidens tripartita*, *Agrostis stolonifera*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *E. acicularis*, *Rorippa amphibia* и др. На песчаных берегах имеются также многочисленные всходы осокоря (*Populus nigra*) и ив (виды рода *Salix*).

Для русла реки характерно более или менее быстрое течение, что вызывает подвижность субстрата и малую прозрачность воды. Благодаря этому, несмотря на наличие благоприятных трофического и газового режимов, процесс зарастания речного русла может оставаться неограниченно долго на начальной стадии. В русле реки развитие растительности почти всецело находится под влиянием одних экзогенных факторов, связанных с работой движущейся воды. Положение резко меняется с постройкой на реке плотины. В этом случае наличие стоячей или медленно текущей воды способствует более быстрому протеканию процессов зарастания данного участка речного русла. Многие реки степного Заволжья (Чагра, Чапаевка, Безенчук, Большой Иргиз и др.) в летнее время сильно пересыхают и представляют собой цепь изолированных или слабопроточных озёр. Развитие растительности в таких водоёмах приближается к таковому в пойменных озёрах-старицах рек с развитой долиной. Характер зарастания русла реки начинает изменяться после превращения части его или одной из протоков в затон. С появлением у верхнего конца аллювиальных наносов прекращается течение, действие которого будет заметно сказываться лишь в период весеннего паводка. В это время затон вновь превращается в один из рукавов реки с быстрым течением. В межень в стоячей воде затона происходит активное отложение илистых частиц, взвешенных в воде. Отсутствие заметного течения, наличие илистых отложений способствуют развитию в затоне и на его берегах видов воздушно-водных и водных растений. Растительность побережья обычно имеет пятнистый характер, что обусловлено вегетативным разрастанием отдельных особей. Из водных растений для затона наиболее характерны *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *P. perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Persicaria amphibia*. На мелководьях развиваются *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis acicularis*, *Rorippa amphibia* и др. Площадь, занятая перечисленными растениями, по сравнению с поверхностью затона невелика. После окончательного заноса аллювиальными отложениями реки нижнего конца затона, последний отделяется от её русла и превращается в озеро-старицу. В озеростарице процессы зарастания резко усиливаются. Воды реки заходят в озерную котловину только в период паводка, значительно ускоряется заиление водоёма. Озёра-старицы в основном находятся на территории типичной поймы.

Всё многообразие пойменных озёр-стариц в зависимости от степени и характера их растительности, геоморфологических признаков и активности работы паводковых вод объединены в 4 типа, каждый из которых исторически связан с руслом реки и представляет собой звенья единого ряда развития пойменных озёр-стариц:

1. Пойменные озёра-старицы с несформировавшейся растительностью.
- ↓
2. Пойменные озёра-старицы с растительностью куртинного типа.
- ↓
3. Пойменные озёра-старицы с растительностью зонально-зарослевого типа.
- ↓
4. Пойменные озёра-старицы с растительностью зарослевого типа.

Между данными типами водоёмов имеются переходные, являющиеся промежуточными звеньями (Матвеев, 1990).

В настоящее время первый тип встречается в нижних, наиболее развитых частях пойм таких рек, как Самара и Сок. Водоёмы второго типа были связаны с поймой реки Волги, но после создания каскада волжских водохранилищ превратились в глубоководные заливы или затоплены совсем. Озёра-старицы третьего типа широко распространены на волжских притоках лесостепного Заволжья (Самара, Сок, Б. Кинель, Кондурча). Пойменные озёра-старицы зарослевого типа распространены в долинах рек Б. Кинель и Самара.

Примеры всех перечисленных типов озёр-стариц приведены в монографии «Динамика растительности водоёмов бассейна Средней Волги» (Матвеев, 1990). Во время полевых исследований на ключевых участках следует давать морфометрическую и гидрологическую характеристику озёр, вычерчивать профиль дна и описывать почвенные шурфы. При изучении растительности в наиболее типичных частях водоёмов необходимо

заложить поперечные профили с целью выяснения закономерностей распределения отдельных группировок в зависимости от глубины воды. На план водоёма следует нанести расположение участков конкретных фитоценозов.

Пойменные озёра-старицы иногда могут подвергаться «омолаживанию» за счёт изменения направления течения основных паводковых потоков на поверхности поймы, что вызывает вымывание донных отложений и уничтожение зарослей гидрофитов и гелофитов (Ласточкина, 1945; Матвеев, 1970, 1974) .

Старицы первой надпойменной террасы широко распространены в нижнем и среднем течении рек с развитой долиной. На террасах рек Степного Заволжья они частично или полностью утрачивают водоём и имеют вид овражных образований без устья и вершины, называемых в народе «сухие ильмени». Из-за отсутствия паводковых вод в пределах первой террасы не наблюдается активного промывания озёрной котловины, ведущего в условиях поймы к «омолаживанию» водоёма.

Все озёра старицы первой надпойменной террасы по характеру и степени зарастания, геоморфологии и гидрологическому режиму объединены нами в три типа, представляющих собой единый генетический ряд:

1. Озёра-старицы первой надпойменной террасы с растительностью зонально-зарослевого типа.



2. Озёра-старицы первой надпойменной террасы с растительностью зарослевого типа.



3. Задернованные озёра-старицы первой надпойменной террасы.

В предложенной схеме (см. рис.) показаны генетические связи озёр-стариц разных типов и их растительности, берущих своё начало от речного русла и прослеживаемых вплоть до надпойменных террас. Вертикальные стрелки показывают увеличение геологического возраста водоёмов, горизонтальные — усиление процессов их зарастания и обмеления. Общая тенденция в развитии стариц поймы и первой надпойменной террасы выражается в последовательном обмелении их за счёт заполнения озёрной котловины аллювиальными и биогенными отложениями, а также во всё увеличивающейся роли воздушно-водной и водной растительности, что, в конечном счёте, ведёт к уменьшению открытой водной поверхности.

Список литературы

- Барановская З. Н. О генетических типах речных стариц // Землеведение. 1937. Т. 39. Вып. 2. С. 116—121.
- Еленевский Р. А. Вопросы изучения и освоения пойм. М.: ВАСХНИЛ, 1936. 100 с.
- Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. М.-Л.: Изд-во АН ССР, 1940. Т. 2. С. 1—265.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Матвеев В. И. Динамика растительности водоёмов бассейна Средней Волги. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. 192 с.
- Тимофеев В. Е. Геоморфологическое строение и факторы физико-географической среды речных долин бассейна Средней Волги // Уч. зап. Куйбышевского пед. ин-та, 1969. Вып. 68. С. 144—206.
- Тимофеев В. Е. Вопросы развития растительности речных долин бассейна Средней Волги // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова: Уч. записки Куйбышевского пед. ин-та, 1971. Вып. 73. С. 49—87.
- Шенников А. П. Луговоеведение. Л.: ЛГУ, 1941. 511 с.

КАРТИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОДОЁМОВ И ВОДОТОКОВ

В. Г. Папченко

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: papch@mail.ru

Существуют разные методы картирования растительного покрова водоёмов и водотоков. Мною используются следующие подходы и методические приёмы, которые несколько различаются в зависимости от типа водных объектов.

Реки. Изучение растительности рек проводится путём маршрутного обследования с картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов. Обследование рек может быть сплошным, если на лодке сверху вниз проходится вся река или её основная часть, и фрагментарным, когда русло реки картируется периодически на протяжении 3—5 км с последующим пропуском 10—15 км. В последнем случае, там, где это возможно, вдоль пропускаемого участка необходимо проезжать вблизи от реки, визуальное оценивая характер её долины, поймы и русла, таким образом определяя соответствие их подобным элементам закартированного участка. При обработке полевых материалов результаты подсчётов на картируемых участках интерполируются на пропущенные с учётом этих визуальных наблюдений.

В процессе маршрутного обследования на каждый километровый отрезок реки (при сплошном) или на 3—5-километровые её участки (при фрагментарном обследовании) составляются схемы зарастания русла. Для такой работы перед полевым выездом следует подготовить выкопировки с карты масштабом 1 : 100000, на которых русло реки делится на сантиметровые отрезки, равные 1 км в натуре. Километровые сегменты русла с характерными для них изгибами с выкопировки переносятся в альбом для рисования или в тетрадь в увеличенном виде. В поле в пределах этих участков уточняются контуры русла реки и расположение её излучин. На них указывается ширина русла реки и наносятся контуры растительных сообществ с условным обозначением их доминантов и содоминантов. Густотой штриховки контура помечается обилие растений того или иного вида. Оценка ширины реки и размеров фитоценозов производится глазомерно. Достаточная точность их достигается путём соответствующих тренировок и периодическими проверками с помощью прямых измерений. Схемы зарастания выполняются с соблюдением масштаба. При этом масштабы по длине и ширине обычно бывают разными, что позволяет отобразить на схеме всё разнообразие сообществ водных растений.

Одновременно с составлением схем зарастания, через каждые 20—40 км на наиболее заросшем или интересном по разнообразию растительности участке производятся описания водных фитоценозов, определяется их продуктивность, измеряются глубины воды по ширине русла, по диску Секки определяется её прозрачность, с помощью вертушки или поплавков и секундомера (первое, естественно, точнее) измеряется скорость течения и, если необходимо, отбираются пробы грунта и воды на общий химический анализ. Места описания сообществ помечаются на картосхемах.

Описание водной растительности производится на серии площадок, закладываемых во всех фитоценозах участка, охватывая от 10 (в обширных однородных сообществах) до 100% (в сообществах с высокой мозаичностью или малой площадью) их площади. Обычно рекомендуется использовать площадки в 100 м² (Лепилова, 1934; Катанская, 1956, 1981; и др.), но я отдаю предпочтение площадке в 4 м² как наиболее оптимальной в условиях высокого процента мелкоконтурности речных фитоценозов. В зависимости от ширины сообществ площадки могут иметь стороны 2×2 м, 1×4 м, либо 0,5×8 м (Папченко, 1979, 1982, 2001).

При описании фитоценозов составляется список макрофитов. Чтобы случайно ничего не пропустить, лучше вести запись по ярусам сообщества, начиная с воздушно-водных растений, если они имеются. Неизвестные вам виды обозначаются значком «sp.» и поряд-

ковым номером. Нумерация таких видов должна быть сквозной хотя бы в пределах одной экспедиции. Эти растения обязательно должны быть заложены для гербаризации с указанием номера, которым они помечены в описаниях. Для каждого вида отмечается фенофаза и проективное покрытие, максимальная высота, количество побегов и их сырая биомасса.

Для определения высоты, количества и биомассы растений, в пределах площадки описания закладываются 4 регулярно распределённые укосные площадки по 0,25 м² каждая (0,5×0,5 м) (Папченков, 1979), на которых у самого дна (если это гелофиты) и в пределах ограниченного рамкой столба воды (если это погруженные гидрофиты) срезаются все растения и, если возможно, выкапываются подземные органы. Каждый укос в отдельности разбирается по видам растений, подсчитывается число побегов (для кувшинковых и стрелолиста — число листьев и цветоносов), с точностью до 10 г взвешивается их сырая масса, измеряется высота наиболее развитых побегов. Все данные заносятся в бланк описания, где также отмечается глубина воды и тип грунта на месте описания. Отобранные укосы сохраняются в качестве проб для их дальнейшего лабораторного исследования.

Небольшой размер укосных площадок позволяет взять большое число проб, что даёт возможность при обработке данных использовать статистические методы анализа. В пределах площадки описания берётся 4 укоса с площади по 0,25 м², т.е. суммарно — с 1 м² только дробно, что позволяет более равномерно охватить описываемый ценоз и выявить характер распределения растений по площади. В связи с этим в случаях, когда травостой в пределах площадки описания распределён очень неравномерно, лучше отойти от регулярного распределения укосных площадок и закладывать их так, чтобы укосы максимально отражали характер варьирования биомассы растений в описываемом контуре.

Речные сообщества отличаются высокой плотностью травостоя, поэтому обычно рекомендуемая площадь укоса в 1 м² (Лепилова, 1934; Катанская, 1956, 1981) создаёт проблемы как с отбором большой массы растений, так и с дальнейшей сушкой и транспортировкой в лабораторию подобных объёмных проб. При отборе укосов необходимо следить, чтобы в пробу не попали растения или их части, выходящие за пределы внутреннего контура рамки, ограничивающей площадь укоса. При этом, в случае водного местообитания, рамка должна лежать на поверхности воды, а не на дне. В противном случае неизбежно завышение биомассы фитоценоза, причём нередко в несколько раз. Так, например, в ценозах кувшинок, кубышек, горца земноводного, рдеста плавающего, срезая побеги, черешки плавающих листьев и цветоносы у поверхности дна в контуре рамки и забирая всю срезанную массу Вы возьмёте её вовсе не с 0,25 м², а вполне возможно с 1, а то и 2 м². Примерно то же самое получится и в случае с длиннопобеговыми рдестами, особенно на течении. Но и с поверхности воды массу растений надо забирать не вытягивая всё то, что тянется с верхними частями побегов, ведь Вы точно также вытянете и то, что находится далеко за пределами рамки. То есть, надо отсечь всё то, что выходит за пределы столба воды, проецируемого рамкой, и только оставшееся будет соответствовать биомассе с 0,25 м². Эта же проблема касается и воздушно-водных растений, поскольку, скажем листовые пластинки стрелолиста над поверхностью воды или поверхностью грунта занимают в проекции большую площадь, чем черешки тех же листьев.

Материалы картирования и данные, полученные с укосных площадок используются для определения запасов водных растений в русле реки. Для подсчёта фитомассы макрофитов удобно пользоваться таблицей со следующей шапкой:

Виды растений	S, м ²	m, кг/м ²	M = mS, кг или т
---------------	-------------------	----------------------	------------------

где S — площадь, занимаемая фитоценозами, в сложении которых принимает участие данный вид, в м²; m — фитомасса вида на 1 м², усреднённая по данным с укосных площадок, в кг/м²; M = mS — фитомасса данного вида на данном участке реки, в кг или т.

В конце 4-й графы приводится сумма фитомассы всех видов макрофитов на участке (ΣM, в т). При наличии на схеме зарастания контуров фитоценозов, в которых какой-либо вид имеет значительно различающиеся величины проективного покрытия, его необходимо

занести в таблицу дважды или более и при подсчёте фитомассы пользоваться данными по биомассе, усреднёнными по классам проективного покрытия растений (Папченков, 1979).

Подсчёт площадей фитоценозов производится на схеме зарастания километровой участка реки с помощью палетки. Для перевода полученной величины площади контура сообщества на схему в соответствующую натуральную величину можно пользоваться формулой: $S = (1000/D_{сх} \cdot Шр/Шсх) / 25 \cdot n \cdot 1 \text{ см}^2$,

или более общем виде: $S = (Мд \cdot Мш) / 25 \cdot n \cdot 1 \text{ см}^2$,

где S — реальная площадь измеряемого контура, в м^2 ; 1000 — реальная длина участка реки, в м; $D_{сх}$ — длина участка реки на схеме, в см; $Шр$ — реальная ширина реки, в м; $Шсх$ — ширина русла на схеме, в см; 25 — число малых клеток палетки в 1 см^2 ; n — число малых клеток палетки, закрывающих площадь измеряемого контура; 1 см^2 — площадь большой клетки палетки; $Мд$ и $Мш$ — соответственно масштабы по длине и ширине участка реки на схеме (Папченков, 1982, 1999).

При обработке схем зарастания на каждый километр русла можно рассчитать показатель фитомассы (Пф). Для этого сумму фитомассы макрофитов на участке (ΣM) надо разделить на площадь (S): $Пф = \Sigma M/S$, $\text{кг}/\text{м}^2$. По этому показателю определяется интенсивность зарастания как рек в целом, так и их отдельных участков, производится разбивка рек на участки с разной интенсивностью зарастания (Папченков, 1982, 1985). Для характеристики интенсивности зарастания водотоков и их участков можно пользоваться следующей шкалой (см. табл.):

Таблица. Шкала интенсивности зарастания водных водотоков и водоёмов (Пф)

Баллы интенсивности зарастания	Интенсивность зарастания водотоков и водоёмов	Пф, в $\text{кг}/\text{м}^2$
0	Не зарастающие	0
1	Почти не зарастающие	менее 0,10
2	Очень слабо зарастающие	0,11—1,00
3	Слабо зарастающие	1,01—2,00
4	Умеренно зарастающие	2,01—3,00
5	Значительно зарастающие	3,01—4,00
6	Сильно зарастающие	4,01—5,00
7	Очень сильно зарастающие	более 5,00

Для общей характеристики речной сети региона по приведённым грациям составляют карты интенсивности зарастания рек (Папченков, 1982, 1985). Пример такой карты приведён на рис. 1. На основе таких картографических данных возможно проведение районирования территорий по показателю интенсивности зарастания рек.

Водоёмы. При картировании растительности озёр, прудов и водохранилищ применяется тот же глазомерный способ, и используются те же размеры площадок для описаний и для укусов, что и на реках. Разница заключается в применении топографической основы. Если в случае с реками топографические материалы требуются до начала картирования, так как схемы речных русел вычерчиваются заранее и в поле уточняются лишь детали, связанные с меандрированием русла, с его шириной и т.д., то при картировании растительности водоёмов топографическая основа в полной мере применяется главным образом при камеральной обработке материалов картирования. В полевых же условиях она служит лишь для ориентировки и изображения контуров картируемого участка мелководий.

Картирование, в отличие от рек, ведётся в одном и том же масштабе как по длине, так и по ширине контура. Но по участкам водоёма масштаб может отличаться в зависимости от разнообразия растительности: там, где она достаточно однообразна и ширина зарослей большая, можно картировать в масштабе $1 \text{ см} = 20\text{—}30 \text{ м}$, при узкой полосе зарослей и высоком их разнообразии нужен масштаб $1 \text{ см} = 5\text{—}10 \text{ м}$. В принципе, нет необходимости специально выбирать масштаб — его «задают сами» картируемые сообщества.

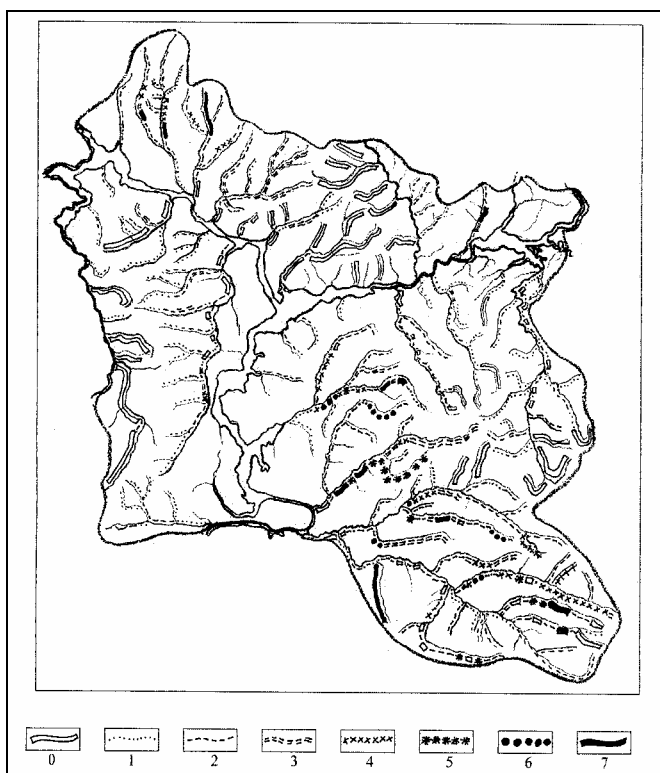


Рис. 1. Картограмма интенсивности зарастания рек Среднего Поволжья (по: Папченков, 1985)

Реки и их участки: 0 — не зарастающие, 1 — почти не зарастающие, 2 — очень слабо зарастающие, 3 — слабо зарастающие, 4 — умеренно зарастающие, 5 — значительно зарастающие, 6 — сильно зарастающие, 7 — очень сильно зарастающие.

Главная задача при работе в поле правильно отобразить на картосхеме в дневнике расположение пятен сообществ по отношению друг к другу и контурам берега. Нет надобности прямо в поле определять площади этих пятен или их длину и ширину. Это лучше сделать при камеральной обработке после перенесения полевых материалов на точную картографическую основу, увеличенную до масштаба 1 : 5000 для водохранилищ и крупных озёр и до масштаба

1 : 1000 для малых озёр, стариц и прудов. При этом сделанные в поле разномасштабные картосхемы будут иметь одинаковый масштаб. По привязкам к береговым ориентирам и береговым контурам изображённые контуры сообществ точно «лягут» в соответствующие места увеличенной картографической основы и будут соответствовать площадям, реально ими занимаемым. Только в этом случае можно надеяться на достаточно точные подсчёты площадей зарастания и запасов фитомассы.

По большинству малых прудов топографические материалы отсутствуют или недоступны, поэтому приходится непосредственно в поле работать над изображением контуров пруда и определением с помощью шагомера или простого счёта шагов длины его береговой линии. Этому способствует и наличие топографических карт местности в масштабе 1 : 100000.

После составления картосхем в необходимом масштабе, дальнейшая работа с ними ведётся так же, как и с картосхемами рек. Не используются лишь формулы для подсчёта площадей, поскольку масштаб по длине и ширине схемы на водоёмах обычно бывает одинаковым. Кроме того, в дополнение к показателям интенсивности зарастания, для водоёмов полезно рассчитать показатель степени зарастания водоёмов (P_c), представляющий собой отношение площади зарослей на водоёме к площади акватории этого водоёма, выраженное в процентах. Для рек подобный показатель мало информативен, поэтому обычно не рассчитывается.

По степени зарастания все водоёмы (а при необходимости и водотоки) могут быть разбиты на 8 классов: 1) не заросшие или почти не заросшие — площадь зарослей менее 1% от площади акватории; 2) очень слабо заросшие — 1—5%; 3) слабо заросшие — 6—10%; 4) умеренно заросшие — 11—25%; 5) значительно заросшие — 26—40%; 6) сильно заросшие — 41—65%; 7) очень сильно заросшие — 66—95% и 8) сплошь заросшие — 96—100% (Папченков, 1999, 2001).

Описанный глазомерный способ картирования растительности наиболее пригоден для небольших водоёмов. На крупных водоёмах его можно использовать лишь при отсутствии на них слишком обширных площадей высокотравных гелофитов,

недоступных к глазомерному охвату с лодки. В этих случаях незаменимы аэрофото-съемка и космическая съемка.

Для подготовки к демонстрации во время докладов полученных картографических материалов или подготовки иллюстраций при публикации материалов картирования лучше делать схемы зарастания не мономерными, а трёхмерными, используя для отображения значки, приведённые на рис. 2.

	Харовые водоросли - Charophyta		Тростник - <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.ex Steud.
	Фонтиналис - <i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.		Рогоз узколистый - <i>Typha angustifolia</i> L.
	Рясковые - <i>Lemna, Spirodela</i>		Р. широколистный - <i>T. latifolia</i> L.
	Водокрас - <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.		Камыш озерный - <i>Scirpus lacustris</i> L.
	Роголистник - <i>Ceratophyllum</i> ssp.		Цицания - <i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf
	Пузырчатка - <i>Utricularia</i> ssp.		Манник большой - <i>Glyceria maxima</i> (C. Hartm.) Holmb
	Уруть - <i>Myriophyllum</i> ssp.		Ежеголовник малый - <i>Sparganium minimum</i> Wallr.
	Элодея - <i>Elodea canadensis</i> Michx.		Е. всплывший - <i>S. emersum</i> Rehm.
	Шелковник - <i>Batrachium</i> ssp.		Е. прямой - <i>S. erectum</i> L. s. L.
	Телорез - <i>Stratiotes aloides</i> L.		Стрелолист - <i>Sagittaria sagittifolia</i> L.
	Рдест блестящий - <i>Potamogeton lucens</i> L.		Сусак - <i>Butomus umbellatus</i> L.
	Р. пронзеннолистный - <i>P. perfoliatus</i> L.		Хвощ приречный - <i>Equisetum fluviatile</i> L.
	Р. длиннейший - <i>P. praelongus</i> Wulf.		Частуха - <i>Alisma</i> ssp.
	Р. гребенчатый - <i>P. pectinatus</i> L.		Аир - <i>Acorus calamus</i> L.
	Узколистные рдесты - <i>P. pusillus</i> L. и др.		Ирис - <i>Iris pseudacorus</i> L.
	Р. альпийский - <i>P. alpinus</i> Balb.		Ситняг - <i>Eleocharis</i> ssp.
	Р. узловатый - <i>P. nodosus</i> Poir.		Сабельник - <i>Comarum palustre</i> L.
	Р. плавающий - <i>P. natans</i> L.		Белокрыльник - <i>Calla palustris</i> L.
	Горец земноводный - <i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray		Вахта - <i>Menyanthes trifoliata</i> L.
	Кувшинка - <i>Nymphaea</i> ssp.		Калужница - <i>Caltha palustris</i> L.
	Кубышка - <i>Nuphar</i> ssp.		Полевица - <i>Agrostis stolonifera</i> L.
	Болотник - <i>Callitriche</i> ssp.		Камыш лесной - <i>Scirpus sylvaticus</i> L.
	Болотное разнотравье		Осоки - <i>Carex</i> ssp.
	Луговые травы		Двукосточник - <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert

Рис. 2. Условные обозначения растений-доминантов водных и околоводных фитоценозов

Эти значки удобно использовать как на планах зарастания небольших водоёмов (малых озёр, прудов, стариц) (рис. 3), так и при изображении профилей (рис. 4). Их можно дополнить или заменить какими-то своими значками, либо использовать значки, опубликованные в монографии В. М. Катанской (1981) и работах других авторов.

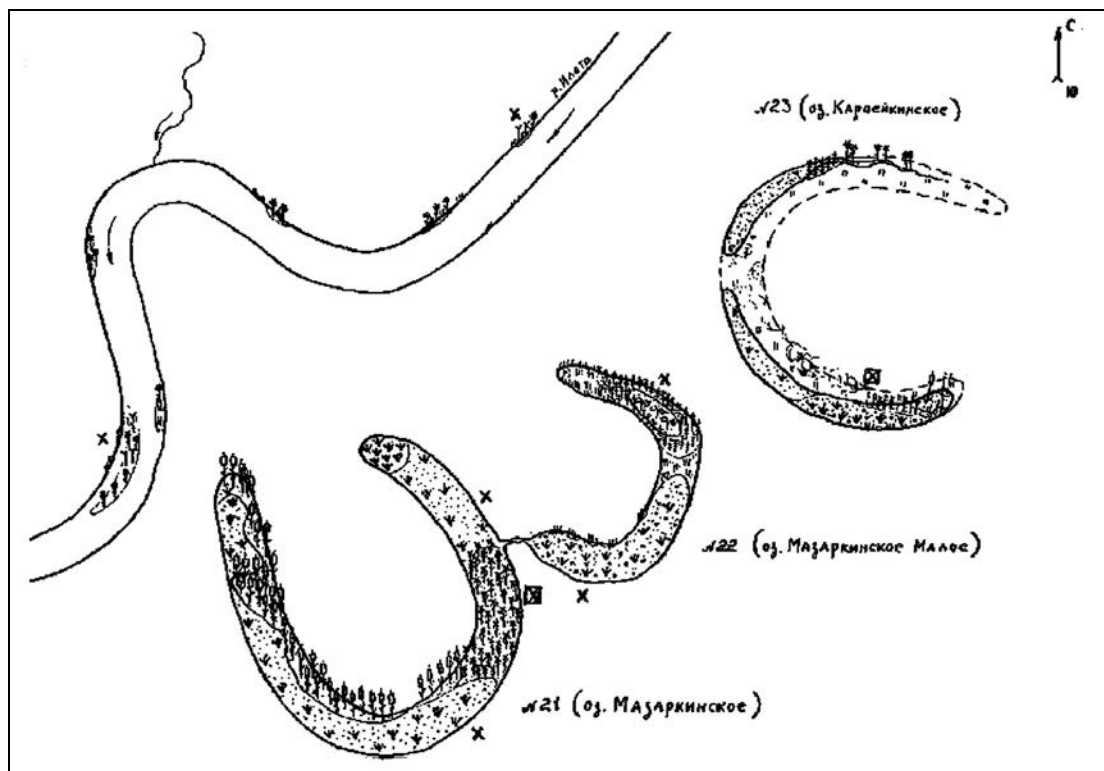
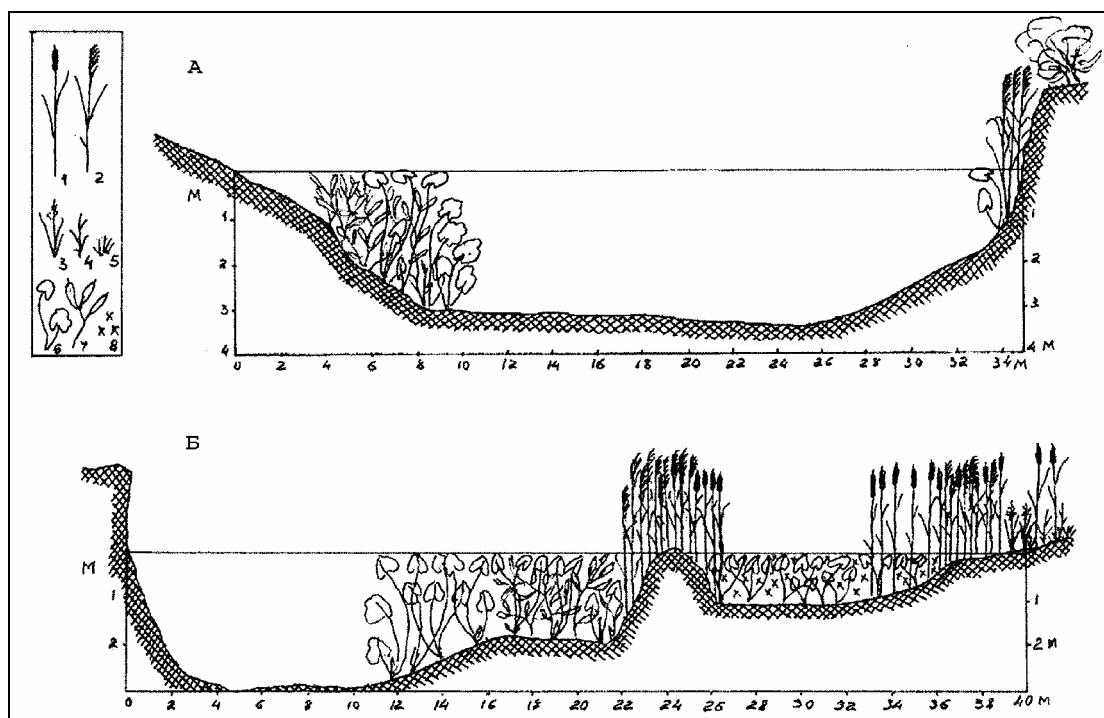


Рис. 3. Схема зарастания стариц р. Илеть (Марий Эл)



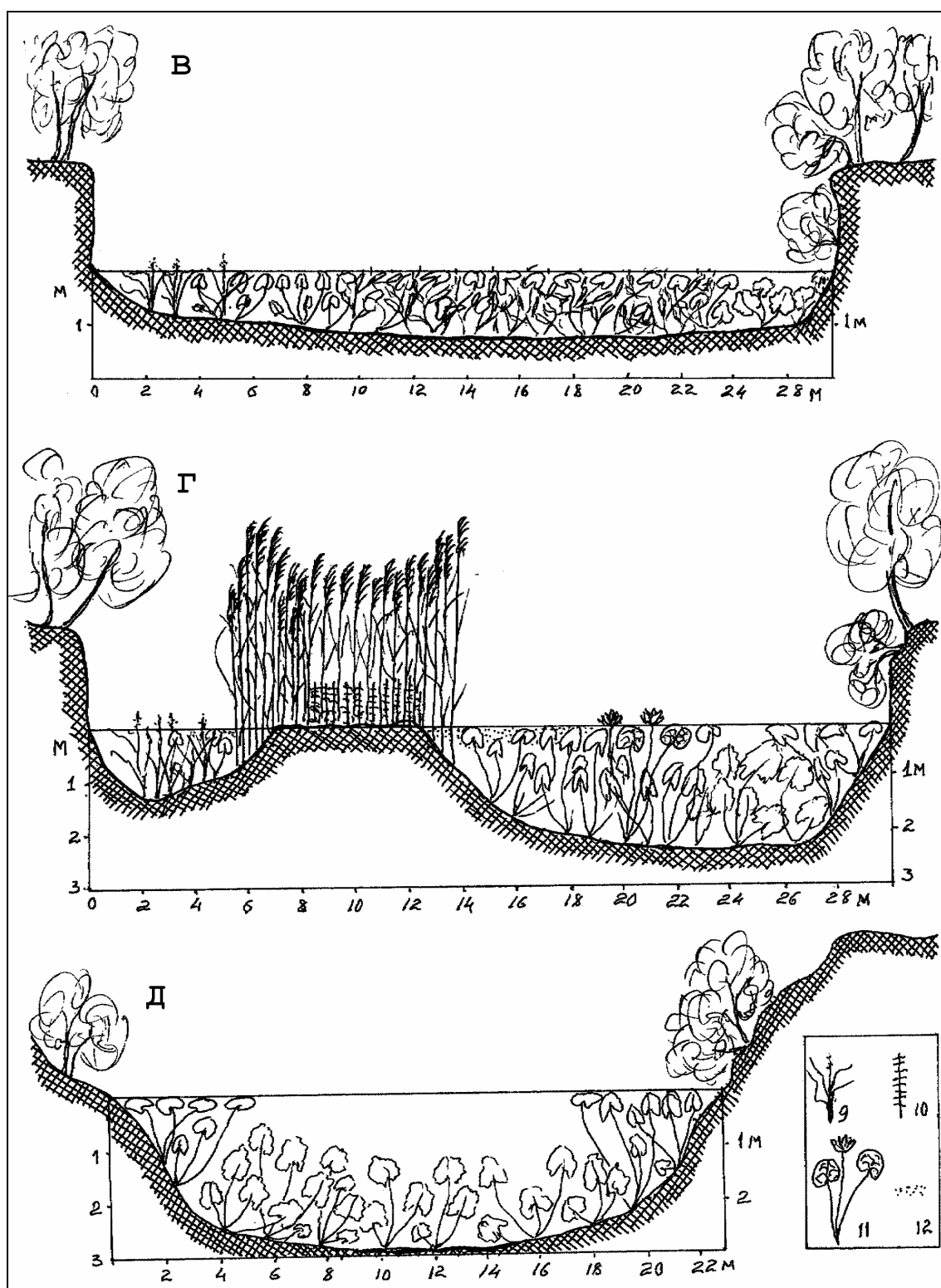


Рис. 4. Распределение сообществ макрофитов по ширине русла р. Сок (профили А и Д)
 1 — рогоз узколистный, 2 — тростник южный, 3 — ежеголовник прямой, 4 — разнотравье,
 5 — осоки, 6 — кубышка жёлтая (плавающий и погруженный лист), 7 — рдест блестящий, 8 —
 роголистник тёмно-зелёный. 9 — ежеголовник всплывший, 10 — хвощ приречный, 11 — кув-
 шинка чисто-белая, 12 — рясковые.

Список литературы

- Катанская В. М.* Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод СССР. М.—Л., 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 160—182.
- Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Лепилова Т. К.* Инструкция для исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исследованиям вод / Под ред. К. М. Дерюгина. Л.: Изд-во Гос. гидрол. ин-та, 1934. Ч. 1. Раздел А. Вып. 5. 48 с.
- Папченков В. Г.* К методике изучения продуктивности водной растительности в средних и малых реках // Растит. ресурсы. 1979. Т. 15. Вып. 3. С. 454—459.
- Папченков В. Г.* Характеристика высшей водной растительности рек Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 20 с.
- Папченков В. Г.* Зарастание рек Среднего Поволжья и связь его с условиями среды // Экология. 1985. № 3. С. 20—27.
- Папченков В. Г.* Закономерности зарастания водотоков и водоёмов Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1999. 48 с.
- Папченков В. Г.* Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 214 с.

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЗАРАСТАНИЯ ВОДОТОКОВ И ВОДОЁМОВ И ПРОДУКЦИИ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

В. Г. Папченков

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: papch@mail.ru

По С. И. Ожегову (1973), зарости — значит покрыться какой-нибудь растительностью. Из чего следует, что зарастание — это процесс появления и развития растительного покрова на какой-либо территории или акватории. По А. И. Чеботарёву (1978), зарастание — развитие и отмирание в водоёмах водной растительности.

Иначе определяет этот термин Г. К. Лепилова (1934), согласно которой зарастанием, или заторфовыванием водоёмов называется процесс заполнения ложа водоёма растительными остатками, т.е. зарастание — это длительный процесс трансформации водоёма в торфяник. Этим автором выделяется три типа зарастания: 1) «зонное» зарастание — когда водная растительность располагается зонами вдоль береговой линии, постепенно продвигаясь к центру водоёма; 2) «сплавинное» зарастание — когда с берега на поверхность воды наплывает ковер мхов и некоторых цветковых растений и 3) «прорастание» — явление заполнения водными растениями всей поверхности водоёма или его части (залива, пролива и т. д.) от берега до берега (Лепилова, 1934 : 8—10).

Таким образом, зарастание водных объектов — это процесс появления и развития растительного покрова на какой-либо акватории; в случае водоёмов — это длительный процесс трансформации водного объекта в торфяник в условиях ежегодного развития и отмирания в водоёмах водных растений, остатки которых заполняют их ложе.

С этим термином сопряжены такие, отражающие разные стороны данного процесса понятия, как динамика и стадии зарастания, степень и интенсивность, скорость, типы, формы зарастания и т.д.

Стадии зарастания — это стадии сукцессии растительного покрова, этапы, фазы его появления, становления и развития на какой-либо территории или акватории: появление первых поселенцев, образование их разреженных группировок, смыкание группировок, возникновение устойчивых ценозов и последующая их смена во времени. То есть, это сингенез — процесс первоначального формирования растительного покрова, связанный с вселением растений на данную территорию (Сукачёв, 1942); и эндозоогенез — изменение фитоценозов под влиянием изменения ими в целом среды, или их эндодинамические смены (Сукачёв, 1928, 1942).

Зоны растительности представляют собой сукцессионный ряд сообществ, последовательно сменяющих друг друга во времени. Сукцессия является основной частью динамики зарастания. Вместе с тем динамику представляют не только необратимые, направленные изменения растительного покрова (сукцессии), но и сезонные и многогодичные (флуктуационные) циклические изменения растительных сообществ (Работнов, 1978; Воронов, 1973; Куркин, 1976; и др.), а также их циклические смены.

Цикличность свойственна зарастанию водоёмов уже на уровне ежегодного отрастания надземных органов растений весной и их отмирания осенью. Можно сказать, что в северных широтах водоём зарастает ежегодно, то есть каждую весну на его мелководьях появляется новый зелёный покров. Конечно, речь идёт не о появлении новых сообществ (хотя не исключён и этот вариант), а о развитии новых вегетативных и генеративных органов из перезимовавших корневищ, луковиц, туррионов, плодов и семян. Зимний вариант фитоценозов ни по структуре, ни по функциям не похож на летний. Первое — это скорее потенция, второе — её реализация. В какой степени будет реализована эта потенция (и будет ли реализована вообще) зависит от многих факторов. Для водоёмов со стабильным водным режимом этот вопрос не выглядит явно актуальным, хотя катастрофическое разрушение сообществ может иметь место на любом типе водных объектов. Иное дело во-

дохранилища с переменным уровнем наполнения и пруды. На них облик растительного покрова по годам может иметь резкие различия, которые проявляются в степени и интенсивности зарастания мелководий, в величине продукции фитоценозов, в массовом развитии одних видов и не проявлении других, в том числе и тех, которые были хорошо развиты в предыдущие годы. Этот тип цикличности лежит в основе флуктуаций фитоценозов, т.е. их разногодичной изменчивости.

Различают экотопические, антропогенные, зоогенные, фитоциклические и фитопаразитарные флуктуации (Работнов, 1978). Все они могут иметь место в растительном покрове водоёмов и водотоков, но наиболее часто в них наблюдаются проявления экотопических и фитоциклических флуктуаций. Первые связаны с изменениями по годам в метеорологических, гидрологических и других условиях экотопа; вторые — с особенностями жизненного цикла некоторых видов растений и (или) с неравномерным по годам их семенным или вегетативным размножением (Работнов, 1978). Антропогенные флуктуации, т.е. вызванные непосредственным воздействием человека на растительный покров водоёма (механическое удаление из водоёма надземной массы гидрофитов, скашивание воздушно-водных растений, их посадка и посев), встречаются не часто. Гораздо чаще приходится иметь дело с косвенным влиянием человека на флуктуации через его воздействие на гидрорежим и физико-химические свойства воды. Зоогенные флуктуации на водоёмах обычно узколокальны и малозаметны. Наибольшее их проявление связано с деятельностью бобров и, в отдельные годы, ондатры. Иногда наблюдаются значительные поражения макрофитов насекомыми. На южных водоёмах и каналах, в местах выпуска белого амура, зоогенные флуктуации связаны с питанием этой рыбы. Фитопаразитарных флуктуаций водных растительных сообществ мне наблюдать не приходилось, но исключать их вряд ли следует.

В динамике водных и прибрежно-водных фитоценозов прослеживаются все три типа флуктуаций, выделяемых по степени их выраженности: 1) малозаметные скрытые, 2) краткосрочные, или осцилляторные, проявляющиеся в 1—2-летних изменениях в соотношении компонентов и уровнях продукции, и 3) дигрессионно-демутационные — более продолжительные (3—10 лет) и более глубокие, с отмиранием или переходом в состояние вторичного покоя одного или нескольких компонентов и разрастанием эксплерентов, с последующим возвратом в близкое к исходному состояние, как только причина, обусловившая изменение, перестаёт действовать (Работнов, 1978; Воронов, 1973).

Циклические смены сообществ сродни дигрессионно-демутационным флуктуациям. Между ними не всегда легко провести границу. Изменения в пределах сообществ (флуктуации) от их смены согласно Т. А. Работнову отличаются тем, что при флуктуациях: «1) флористический состав остаётся устойчивым, внедрения новых видов нет или период участия внедрившихся видов в составе ценозов очень непродолжителен; 2) изменения фитоценозов не направленные, а обычно ориентированные в различных направлениях (как, например, при чередовании влажных лет и засушливых); 3) изменения, в том числе очень значительные в соотношении компонентов (вплоть до смены доминантов), в структуре, в продуктивности длятся недолго, после прекращения действия причины, вызвавшей изменения, происходит возврат к состоянию, близкому к исходному» (Работнов, 1978 : 232). Такая трактовка различий представляется не слишком определённой. Особенно в сочетании с другой цитатой данного источника: «Так как после уничтожения коренных типов лесов (вырубка, пожары и пр.) происходят смены фитоценозов в направлении к исходному состоянию, то есть основание относить „обратимые изменения“, если они краткосрочны, к флуктуациям, а протекающие в течение длительного периода времени — к демутационным сукцессиям. В качестве предельного срока отнесения «обратимых изменений» к флуктуациям предложено принять длительность одиннадцатилетних циклов изменений солнечной активности...» (Работнов, 1978 : 233).

С одной стороны, как-то трудно признать непродолжительными значительные изменения структуры фитоценоза (вплоть до смены доминантов), если они длятся до 11 лет, особенно, если это не лесной, а водный фитоценоз. С другой стороны, не понятно, о ка-

ких сменах фитоценозов может идти речь, если флуктуация — это изменения в пределах одного фитоценоза. Очевидно подобные направленные смены сообществ, как бы быстро они не проходили и насколько бы близко не приводили к исходному состоянию, будут демутационной сукцессией, а не флуктуацией. Причём, в ситуации с периодическим обсыханием и последующим новым обводнением какой-либо депрессии, чередуются два сукцессионных ряда: наземный и водный; при этом и тот и другой следует считать демутационными, особенно, если периоды обводнения и осушения растянутся на десятки лет. Сами переходы с одного ряда на другой относятся к разряду экзодинамических (Сукачёв, 1928), или внезапных (Ярошенко, 1961) смен.

Сходное чередование наблюдается и в своеобразной динамике растительного покрова то обсыхающих, то обводняющихся мелководий водохранилищ с переменным уровнем наполнения. Если в случае с сообществами воздушно-водных растений, которые и в обсохшем состоянии ими остаются, а при обводнении легко возвращаются в прежнее состояние, мы явно имеем дело с осцилляциями и дигрессионно-демутационными флуктуациями, то на месте гидрофитного (скажем, рдестового) сообщества на обсохшем за зиму и не залитом ни весной, ни летом мелководье очень быстро (уже к середине лета) появляется плотный покров из жерушника земноводного (*Rorippa amphibia* (L.) Bess.) со щавелем приморским (*Rumex maritimus* L.) и рядом других гидрофитов и мезофитов, в котором предшествующее ему сообщество ни одним видом не представлено. На следующий год при обводнении этого участка такой жерушниковый ценоз обычно сохраняется в виде плавающих полей и к осени начинает распадаться. На третий год на этом мелководье макрофиты могут вообще отсутствовать, либо снова разовьётся рдестовое сообщество. Ни первая, ни вторая смена ценозов отношения как к сукцессиям, так и флуктуациям не имеют. В этом случае происходит как бы перескок с одного сукцессионного ряда (водного) на другой (наземный) и последующее их чередование. Каждый из этих рядов будет иметь свои флуктуации и не зависеть друг от друга. Это можно сопоставить с таким типом качественных изменений фитоценозов как временные и постоянные исчезновения (Куркин, 1976), только здесь исчезают не популяции в пределах сообществ, а сами сообщества в пределах растительного покрова (при временных исчезновениях чередуются одни и те же фитоценозы, при постоянных — исчезнувшие фитоценозы не возобновляются и их места занимают другие). Своеобразие такой динамики растительного покрова и отличие её от вышеотмеченного чередования рядов демутационных сукцессий заключается в «мгновенном» переходе с одного сукцессионного ряда на другой и обратно.

Это, очевидно, имеет отношение к упоминаемой В. С. Ипатовым (1990) квантованности и непрерывности растительного покрова во времени, когда ряд последовательных состояний из устойчивых фаз объединены быстро сменяющимися состояниями. При этом идёт чередование пар связанных процессов: деструкции — разрушения растительного покрова, в результате чего пространство оказывается частично или целиком не заполненным растениями, и релаксации — стадии заполнения пространства после деструкции за счёт разрастания сохранившихся растений либо за счёт появления и разрастания новых популяций.

В растительном покрове водоёмов и водотоков широко распространён ещё один тип смен фитоценозов, который можно назвать замещающим. В отличие от вышеописанных перескоков при этих ненаправленных сменах происходит замещение одного, скажем гидрофитного, сообщества на другое, такое же гидрофитное. Такие смены-замещения хорошо видны на примере монодоминантных сообществ, в которых кроме основного вида в качестве незначительной примеси присутствуют 1 или несколько других макрофитов (такой примесью чаще всего являются рясковые). Подобное замещение может происходить постепенно, когда одно сообщество наступает на другое, вытесняя последнее. При этом в зоне контакта имеет место смешанное сообщество этих 2-х конкурирующих видов. В отличие от сукцессионных смен, проходящих по подобному же типу, замещающие ненаправленные смены обусловлены потерей конкурентных способностей замещаемых популяций в связи с их возрастным состоянием, с цикличностью в интенсивности генера-

тивного и вегетативного возобновления, с массовым поражением насекомыми, избирательным выеданием рыбами, птицами и млекопитающими, с загрязнением и т. д. Занявшее территорию сообщество точно так же может быть замещено другим, в том числе и новым сообществом того вида, который утратил свои позиции в данный момент времени. То есть, эти смены могут быть обратимыми.

Анализ литературных данных и собственных полевых наблюдений позволяет утверждать, что характер зарастания каждого из типов водных объектов имеет существенные различия, которые обусловлены прежде всего разницей в соотношении долей участия в динамике их растительного покрова экзогенных и эндогенных процессов.

В случае с реками определение зарастания Г. К. Лепиловой (1934) не годится, поскольку на реке процессы зарастания не могут привести к полному заполнению русла растительными остатками — водный поток задолго до этого пробьет себе новое русло. Реки тоже стареют и умирают. Но водоток, прежде чем исчезнуть, разобьется на ряд небольших озёр и бочагов, зарастание которых пойдёт уже по озёрному, а не по речному типу. Таким образом, речной растительный покров находится в состоянии постоянного обновления и в целом отличается молодостью. Для него характерна контрастная разновозрастность по участкам реки, связанная с деятельностью русловых процессов, а не с сукцессионной сменой сообществ.

На речных плёсах нередко можно встретить распределение фитоценозов, напоминающее типичное поясное. Но эта поясность очень часто представляет собой не сукцессионный ряд, а результат распределения растений разных экологических групп по оптимальным для них глубинам на начальном этапе заселения мелководий нового участка русла реки. И только на участках долго не меняющего своего положения широкого русла начинается процесс наступления гелофитных сообществ на гидрофитные, т.е. идёт процесс направленных смен фитоценозов. На многих водотоках первая фаза зарастания редко переходит во вторую. Для большинства рек характерно не поясное, а ленточное расположение фитоценозов и разрастающихся клонов макрофитов, которые чередуясь тянутся вдоль берегов водотоков. В них хорошо прослеживаются эндоэкогенетические ряды постепенно усложняющихся сообществ с доминированием одного вида, но не смен ценозов одной формации ценозами другой. Там же, где зональность прослеживается, очень часто последовательность зон нарушена и крайними в ряду фитоценозов чаще всего оказываются растения с плавающими на воде листьями.

Характеризуя в целом зарастание рек, можно сказать, что их растительному покрову присуще постоянное обновление и непрерывное зарождение новых первичных сукцессий, преобладание сингенетических процессов над эндоэкогенетическими, контрастная разновозрастность на разных участках русла, неполночленность и не выдержанность сукцессионных рядов сообществ, в которых крайнюю позицию очень часто занимают не сообщества погруженных гидрофитов, а ценозы *Nuphar lutea* (L.) Smith.

Водораздельные озёра. Именно для них лучше всего подходит определение зарастания как процесса заторфовывания, заполнения ложа водоёма растительными остатками. Поскольку основной и специфичной особенностью озёр является положительный баланс вещества и энергии (Россолимо, 1964), то естественный процесс старения любого озера заключается в накоплении авто- и аллохтонного вещества, обмеления водоёма и, через болотную стадию, переход в наземную растительность. Именно на водораздельных озёрах наиболее хорошо бывает выраженным зонное и сплавинное зарастание, идущее по классическому типу с преобладанием эндодинамических смен фитоценозов и заполнением котловин посредством торфонакопления. Однако всё это относится к озёрам территорий с высокой степенью облесенности. Сукцессии же растительного покрова озёр необлесенных территорий очень часто имеют регрессивный характер и протекают под влиянием внешних причин: антропогенного эвтрофирования и интенсивного заиления продуктами плоскостной эрозии почв; наиболее мелководные из них довольно быстро переходят в луговые и закустаренные наземные экосистемы, что более свойственно водоёмам пойм небольших рек, нежели водораздельным озёрам.

Старицы, как пойменные водоёмы, в своём естественном состоянии имеют гидро-режим, наиболее важным фактором формирования которого является уровень и длительность весеннего половодья. Это делает пойменные водоёмы, системами импульсной стабильности (Ярошевич, Карпова, 1990), в сменах растительности которых главенствующую роль играет экзозоогенез. Действительно, в заполнении котловины пойменного водоёма большее значение имеют не отмершие органы растений, а отложения взмученных частиц, приносимых полыми водами. Такие водоёмы превращаются в луга, заросли кустарников, в леса (Работнов, 1978), проходя непродолжительную стадию низового болота или часто даже минуя её.

Скорость обмеления и исчезновения стариц зависит от их размеров и места положения на пойме по отношению к руслу реки: чем мельче старица и чем ближе она расположена к основным потокам весенних вод, тем быстрее она заносится, тем меньше роль автохтонного органического вещества в заполнении ложа такого водоёма, а его растительный покров в большей степени зависит от уровня паводка и от его колебания по годам. Крайне малые старицы лесных речек, исчезающие уже через (3)5—10 лет после появления, из-за сильного затенения могут вообще не зарастать. У крупных же стариц больших и средних рек немало шансов «уйти» от активного русла, от основных потоков аллохтонных веществ и долгое время сохраняться в качестве водной экосистемы. В них со временем роль экзогенной составляющей в динамике растительного покрова всё более снижается и всё большее значение приобретают эндодинамические процессы. Характер зарастания таких стариц становится подобным зарастанию водораздельных озёр и уже ничем не отличается от последнего у стариц, доживших до «выхода» на надпойменные террасы. Малые же старицы являются эфемерными водоёмами, вся короткая жизнь которых проходит под воздействием экзодинамических процессов.

Водохранилища по характеру процессов зарастания имеют наибольшее сходство с пойменными водоёмами. При этом разные участки крупного водохранилища соответствуют разным водным объектам поймы: от русла и проток до стариц, испытывающих влияние паводковых вод от сильного до очень слабого. Наиболее интенсивно зарастают мелководья по заливам, а также заостровные мелководья; наиболее медленно — открытые мелководья. Как отмечал ещё А. А. Потапов (1959), характер и темпы зарастания водохранилищ во многом зависят от режима их водного уровня. Особенно ярко разница в характере зарастания разных участков и типов мелководий проявляется в условиях водохранилищ с резко переменным уровнем наполнения.

Процессы зарастания прудов проявляют черты сходства с зарастанием рек, стариц и водохранилищ. Вместе с тем это очень разнообразные водоёмы, зарастание которых протекает в весьма разнообразных условиях. Общим для большинства из них является молодость и несформированность растительного покрова, динамика которого имеет преимущественно экзогенный характер.

Большинство гидробиотических работ, посвящённых проблемам зарастания и общей характеристики растительного покрова озёр, водохранилищ, прудов и рек в той или иной степени затрагивают вопросы продуктивности водных растений и их сообществ, оценивают запасы макрофитов в изучаемых водных экосистемах. Уровень продуктивности растений определяется по их биомассе и продукции. Биомасса, или живая масса растений, рассчитанная на единицу площади сообществ, даёт информацию о доли макрофитов в общей биомассе экосистемы в конкретный момент времени. Продукция, под которой понимается суммарное увеличение фитомассы за единицу времени, показывает интенсивность продукционных процессов в учитываемый период и именно её уровень определяет темпы зарастания водоёма. Основную роль при этом играет чистая первичная продукция.

При оценке уровня чистой первичной продукции необходимо иметь сведения о сезонной динамике прироста биомассы растений. Водные растения в этом отношении изучены слабо (Боруцкий, 1950; Красовская, 1956; Вестлейк, 1968; Dykujová et al., 1970; Довбня, 1978; Корелякова, Курченко, 1979; Горбик, 1988; Westlake, 1982; Папченков,

1985; Wiggers et al., 1985; Овчинников, 1988; Madsen, Adams, 1988; Smith et al., 1988; Папченков, Довбня, 1995; и др.). Далеко не во всех имеющихся работах можно обнаружить данные по динамике опада, без которой невозможно правильно рассчитать чистую продукцию макрофитов. Часто масса опада признаётся величиной незначительной и годовая надземная продукция водных макрофитов принимается равной их максимальной биомассе, которая, как считается, наблюдается во время цветения растений (Щербаков, 1950; Катанская, 1954; Экзерцев, 1958; Экзерцев, Довбня, 1974; Белавская, 1977; и др.).

Между тем, принимая за годовую продукцию биомассу в период цветения, не учитывается её осенний прирост, который у ряда макрофитов может быть весьма значительным; не принимается в расчёт, что разные растения достигают максимальной биомассы в разные фазы. Т. Ю. Ксенофонта (1986), например, отмечает, что у *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. максимум биомассы приходится на начало цветения, у *Typha angustifolia* L. и *Scirpus lacustris* L. — на время начала созревания семян. По моим наблюдениям (Папченков, 1985), у *Equisetum fluviatile* L. биомасса достигает пика в конце спороношения (конец июня — первые числа июля) и уже к середине июля она становится вполтину меньше, но всю вторую половину лета и осень идёт прирост биомассы за счёт развития боковых побегов на обломках основных. У *Ph. australis* максимальная биомасса отмечается в начале июля и совпадает со временем появлением метелок, а к моменту зацветания (вторая половина августа) абсолютно сухая надземная биомасса тростника на 15% ниже, чем в фазу колошения. У *T. angustifolia* пик биомассы приходится на конец августа — фазу созревания плодов.

Butomus umbellatus L. в разных условиях набирает максимальный вес в разное время и разные фазы развития. В худших условиях, при которых растения не цветут, это происходит уже в третьей декаде июня. В лучших — в середине июля, в период массового цветения. В условиях типичных, в которых находится основная часть популяции, — в конце июня, к концу первой волны цветения. Дальше идёт активное отмирание старых листьев, но одновременно нарастают новые, развивается следующая волна цветения, идёт образование свежих побегов (Папченков, Довбня, 1995).

Из этих примеров следует, что разные растения в разных условиях достигают максимальной биомассы в разное время. Поэтому при расчётах продукции необходимо применять поправочные коэффициенты, учитывающие особенности водных макрофитов разных экологических групп.

Наиболее часто при расчёте продукции по максимальной биомассе используется предложенный И. М. Распоповым (1973) коэффициент 1,2 (Кореякова, 1977; Петрова, 1978; Катанская, 1981; Голубева, Шпак, 1984; Лемеза и др., 1985; Золотарёва, 1998; и др.). Несколько раньше И. Л. Кореяковой (1972) был применён коэффициент 1,1. Им же воспользовались В. А. Экзерцев и др. (1974) при подсчёте продукции всех основных типов фитоценозов Угличского водохранилища, кроме сообществ *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. Для определения годовой продукции последних, согласно В. В. Экзерцевой (1972), был принят коэффициент 2,0. Позже коэффициент 1,1 применяла Е. А. Клюкина (1977).

Однако материалы ряда авторов и наши исследования позволяют утверждать, что коэффициенты 1,1 или 1,2 могут быть приняты не для всех водных макрофитов, а лишь для ряда высокотравных гелофитов. Так, Е. В. Боруцким (1950) показано, что продукция *Ph. australis* превышает его максимальную биомассу всего на 2,2%. Такие же низкие величины опада, приводит А. П. Щербаков (1950) для *Typha* sp. — 3,7% и *S. lacustris* — 7,0%, Близкую величину опада у *Ph. australis* (4,8%) показывают материалы А. И. Гладышева (1977). По нашим наблюдениям (Папченков, 1985), годовая продукция надземных органов *T. angustifolia* больше максимальной биомассы на 7,8%, у *Ph. australis* эта величина равна 28% (то есть, уже нужен коэффициент 1,3). Из материалов В. П. Горбика (1988) следует, что продукция надземных органов *T. angustifolia* больше их максимальной биомассы в 1,6 раза. Коэффициенты 1,1 и 1,2 явно не годятся для *E. fluviatile*, у которого продукция превышает биомассу на 94,5%, и для *B. umbellatus*, имеющего продукцию в среднем на 150%, или в 2,5 раза большую, чем биомасса (Папченков, 1985; Папченков, Довбня, 1995).

Ещё больше разнятся данные по опад у погруженных растений. Так, А. И. Гладышевым (1977) для *Potamogeton lucens* L. показан опад, равный 54,5% биомассы, для *P. perfoliatus* L. — 60,3%. Очень низкие, явно заниженные величины опада приведены Е. В. Боруцким (1950): *Potamogeton crispus* L. — 4,5%, *P. perfoliatus* — 1,1% и *P. pectinatus* L. — 0,85%. По-видимому, в данном случае учитывались только те отмершие или отмирающие части наблюдаемых растений, которые были обнаружены при определении биомассы, сумма же предшествующего этому опада учтена не была.

Е. Н. Цаплиной (1990), например, показано, что в канале Днепр—Донбас за вегетационный сезон развиваются 3 генерации *P. perfoliatus*. Максимальную биомассу даёт первая генерация, вторая в 2 раза меньше первой, а третья, развивающаяся в октябре, — в 2,5 раза меньше биомассы второй. Это означает, что первая из этих генераций к августу, когда обычно гидробиотниками проводится отбор проб с укосных площадок, большей частью отмирает и в учёт не попадает, так же как и третья (осенняя) генерация. Кроме этого, наблюдения за августовской генерацией показали, что у неё теряется 20,1% биомассы на листовой опад. У 1-й генерации опад был явно не меньшим. Если мы примем, что средняя сырая надземная биомасса *P. perfoliatus* августовской генерации будет равна 4,0 кг/м², июнь—июльской — 8 кг/м², а октябрьской — 1,6 кг/м², что суммарный опад в первых генерациях составит 2,4 кг/м² (20% от 12,0 кг/м²), то надземная часть чистой годовой продукции растений этого вида будет равна 16,0 кг/м². То есть, она будет больше его августовской биомассы в 4,0 раза.

Из материалов Е. В. Боруцкого (1950) следует, что годовая продукция *Elodea canadensis* Michx. в 5 раз больше её максимальной биомассы. Н. М. Куликова (1978), показала, что у *Ruppia spiralis* L. ex Dumort. отношение годовой продукции к биомассе варьирует в пределах 1,9—4,3, у *P. pectinatus* — 1,6—3,2. По С. Т. Роман и К. W. Albe (1988) у *Zostera marina* это соотношение равно 1,6—1,7. По N. L. Wiggers et al. (1985) в эвтрофных речках Дании продукция у погруженной формы *Sparganium emersum* Rehm. больше максимальной биомассы в 2,2—2,4 раза, у *Callitriche stagnalis* Scop. — в 3,0 раза.

Из этих и других данных, следует, что для расчёта чистой первичной продукции надземных органов большинства высокотравных гелофитов по их максимальной надземной биомассе нужно использовать коэффициент (1,1)1,2; для расчёта продукции манника и осок — 2,0; для низкотравных гелофитов — 2,3; для гидрофитов — 2,5. Но последний коэффициент очевидно пригоден лишь для стабильных озёрных местообитаний, тогда как в условиях водотоков и водохранилищ его, по-видимому, следует увеличить до 4,0.

Гораздо реже в литературе приводятся сведения о чистой продукции подземных органов макрофитов водоёмов. Т. Ю. Ксенофонтова (1986) со ссылкой на работу J. Ondok, J. Květ (1978) показала, что отношение продукции подземных органов к продукции надземных у *Ph. australis* варьирует от 0,5 до 1,0, у *S. lacustris* — от 1,0 до 1,5, у *T. angustifolia* — от 0,8 до 0,9. Л. И. Лисицына и Г. А. Жукова (1971), проводившие экспериментальные исследования годовой продукции надземных и подземных органов *S. lacustris*, отмечали, что продукция первых была в 3 раза ниже, чем вторых. Однако, необходимо учесть, что интенсивность прироста корневищ в первый год посадки взрослых растений может быть выше, нежели в последующие годы.

Такой вывод вытекает, например, из материалов А. Н. Моляки и др. (1968), наблюдавших нарастание подземной и надземной массы дальневосточного риса (*Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf) в Кременчугском водохранилище. По их данным, на третий год существования посадок риса, когда уже образовались его сплошные заросли, воздушно-сухой вес подземных органов был равен 2,85 кг/м², на следующий год он понизился до 2,35 кг/м², а на пятый год существования — до 2,1 кг/м². Этот ряд цифр показывает, что после первых лет активного разрастания корневищ наступает значительное падение их ежегодной продукции и начинают преобладать процессы отмирания и отпада старых участков корневищ.

Наши наблюдения за развитием сусака зонтичного, высаженного в экспериментальном пруду, позволили установить, что на 4-й год существования посадок в условиях глубины до 10 см доля молодых корневищ в общей воздушно-сухой биомассе растений

была равна 1% и 3% приходилось на долю молодых корней; в сумме они давали 5,9% веса подземных органов. В условиях глубины до 20 см вес свежих подземных органов составлял 3% от общего (2% — корневища и 1% — корни) и 4,0% от веса всех корней и корневищ. В условиях глубины до 40 см эти цифры были соответственно равны 15% (9% — корневища, 6% — корни) и 23,1%.

По материалам А. И. Гладышева (1977) можно подсчитать, что биомасса корневищ и корней у *P. pectinatus* и *P. lucens* будет в 1,5 раза, у *P. perfoliatus* — в 1,6, у *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. — в 1,2 раза больше, если к ней прибавить вес их отпада. Но такая величина равна годовой продукции подземных органов лишь у однолетника *C. minor* и близка к ней у *P. pectinatus*, являющегося, как показал А. Г. Лапиров (1995), вегетативным однолетником, у которого ежегодно отмирает вся вегетативная сфера кроме зимующих небольших размеров клубней. У других же рдестов, имеющих многолетние корневища, показанные величины отпада относятся главным образом к корням и корневищам прошлых лет и лишь в малой степени представляют продукцию текущего года.

К сожалению имеющихся данных слишком мало, чтобы делать выводы об уровнях чистой годовой продукции подземных органов макрофитов разных экотипов. Ясно лишь, что чаще всего величина подземной биомассы у многолетних водных растений больше этой части продукции. Но на сколько больше — ответить сложно. Для этого необходимо знать, например, продолжительность жизни подземных органов. Нет сомнения, что у разных видов она разная. Так, например, раскопы в зарослях тростника показали, что его живые корневища уходят на глубину более 1 м и в этом метровом слое грунта образуют до 6 горизонтов. Такая система корневищ, судя по всему, формировалась не один десяток лет. Парциальные кусты *Typha latifolia* L. s.str. живут 3—6(7) лет, а *T. angustifolia* s. str. — до 20 лет (Мавродиев, 1999). Корневища этих розогов также могут быть встречены на большой глубине, но глубже 40 см они единичны и выглядят едва живыми. Активны они (несомненно живы) похоже лишь первые 3—4 года. Такой же срок деятельности у корневищ *B. umbellatus* и, возможно, у *S. lacustris*, но перестающие функционировать более старые корневища в длительно существующих плотных зарослях этих видов (особенно последнего) долго не разлагаются, внося свои коррективы в подземную биомассу, значительно увеличивая её. Глубоко уходят в грунт и наверное долго живут корневища *E. fluviatile*. Несомненно большим долголетием отличаются корневища *Nuphar lutea* (L.) Smith и *Nymphaea* spp. А вот у рдестов, похоже, подземные побеги сохраняют жизнеспособность года 2—3.

Исходя из этих рассуждений, можно допустить, что в молодых зарослях и краевых участках зрелых сообществ воздушно-водных макрофитов их подземная продукция близка или равна весу биомассы корней и корневищ, в средневозрастных сообществах она равна 1/2 биомассы, в старых — 1/4—1/5. Это же соотношение характерно и для кубышки и кувшинки. У многолетних корневищных гидрофитов (кроме кувшинковых) данный коэффициент будет соответственно равен 1,2—0,8—0,5. На практике, при расчётах продукции, наверное лучше пользоваться средними величинами этих значений, то есть, принять соответственно коэффициенты 0,5 и 0,8.

Список литературы

- Белавская А. П. К методике изучения водной растительности // Первая Всес. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 42—44.
- Боруцкий Е. В. Материалы по динамике биомассы макрофитов озёр // Тр. Всес. гидробиол. об-ва 1950. Т. 2. С. 43—68.
- Вестлейк В. Ф. Методы определения годичной продуктивности болотных растений с мощными корневищами // Методы изуч. продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. Л.: Наука, 1968. С. 15—23.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 383 с.
- Гладышев А. И. Фитомасса водной и прибрежно-водной растительности в пойменных водоёмах среднего течения р. Амударьи // Первая Всес. конф. по высш. вод. и прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 53—55.

- Голубева И. Д., Шпак Т. Л. Продуктивность высшей водной растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Продуктив. островных и прибрежно-мелковод. экосистем Куйбыш. водохр. Казань, 1984. С. 5—21.
- Горбик В. П. Фенологія та продуктивність *Typha angustifolia* L. дніпровських водосховищ // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 39—42.
- Довбня И. Д. О сезонном изменении фитомассы сообществ макрофитов // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1978. № 37. С. 29—31.
- Золотарёва Л. Н. Водная растительность озера Кенон и её динамика (Восточное Забайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Уде, 1998. 19 с.
- Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388.
- Катанская В. М. Биомасса высшей водной растительности в озёрах Карельского перешейка // Тр. Лаб. озероведения АН СССР. 1954. Т. 3. С. 102—117.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Клюкина Е. А. Высшая водная растительность // Сямозеро и перспективы его рыбохоз. использ. Петрозаводск, 1977. С. 43—54.
- Кореякова И. Л. Продукция высшей водной растительности Киевского водохранилища // Киевское водохр. Киев, 1972. С. 155—162.
- Кореякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук думка, 1977. 200 с.
- Кореякова И. В., Курченко Т. С. Математическая модель динамики биомассы некоторых макрофитов (на примере ценопопуляции *Typha angustifolia*) // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15. № 2. С. 35—41.
- Красовская С. А. Сезонная динамика продуктивности высшей водной растительности водоёмов Хопёрского заповедника // Тр. Хопёр. гос. заповед. 1956. Вып. 2. С. 5—56.
- Ксенофонтова Т. Ю. Роль тростниковых зарослей в круговороте веществ водоёма (на примере дельты реки Казари, ЭССР) // Растит. покров водно-болот. угодий Приморской Прибалтики. Таллин, 1986. С. 44—62.
- Куликова Н. М. Динамика роста, биомассы и продукции в популяциях руппии спиральной и рдеста гребенчатого в районе Севастополя // 2-ая Всес. конф. по биол. шельфа: Тез. докл. Севастополь, 1978. Киев, 1978. Ч. 1. С. 62—63.
- Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
- Лапиров А. Г. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. М.: Издательство МГУ 1995. Вып. 11. С. 37—56.
- Лемеза Н. А., Астапович И. Т., Лемеза З. Ф. Видовой состав, обилие и продукция макрофитов левых притоков реки Припять // Вест. Белорус. ун-та. 1985. Сер. 2. № 2. С. 32—36.
- Лепилова Т. К. Инструкция для исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исследованиям вод / Под ред. К. М. Дерюгина. Л.: Изд-во Гос. гидрол. ин-та, 1934. Ч. 1. Раздел А. Вып. 5. 48 с.
- Лисицына Л. И., Жукова Г. А. О росте камыша озёрного (*Scirpus lacustris* L.) на разных типах грунтах // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1971. № 9. С. 18—22.
- Мавродиев Е. В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 19 с.
- Моляка А. Н., Потульницкий П. М., Трясова М. С. Динамика нарастания подземной массы дальневосточного риса в Кременчугском водохранилище // Матер. по динамике растит. покрова. Владимир, 1968. С. 212—213.
- Овчинников Ю. Б. Опыт выращивания *Typha angustifolia* L. и *Scirpus lacustris* L. при затоплении промышленными сточными водами // Растит. ресурсы. 1988. Вып. 4. С. 554—561.
- Ожегов С. И. Словарь русского языка. Изд. 10-е, стереотип. М.: Сов. энциклопедия, 1973. 848 с.
- Папченков В. Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 208—214.
- Папченков В. Г., Довбня И. В. О продуктивности сусака зонтичного в разных биотопах // Четвёртая Всерос. конф. по водн. растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 63—64.
- Петрова И. А. Высшая водная растительность озёр Южного Урала с различной степенью минерализации // Гидробиол. журн. 1978. Вып. 14. № 5. С. 12—18.

- Потапов А. А. Зарастание водохранилищ при различном режиме уровней // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 9. С. 1271—1278.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.
- Распопов И. М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первич. продукция Онежского озера. Л.: Наука, 1973. С. 123—143.
- Россолимо Л. Л. Основы типизации озёр и лимнологического районирования // Накопление вещества в озёрах. М.: Наука, 1964. С. 3—12.
- Сукачёв В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. М.—Л., 1928. 232 с.
- Сукачёв В. Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. Вып. 1—3. С. 5—17.
- Цаплина Е. Н. Динамика биомассы рдеста пронзённолистного и урути колосистой в канале Днепр-Донбасс // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 6. С. 71—75.
- Чеботарёв А. И. Гидрологический словарь. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 308 с.
- Щербаков А. П. Продуктивность прибрежных зарослей макрофитов Глубокого озера // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. 1950. Т. 2. С. 69—78.
- Экзерцев В. А. Продукция прибрежно-водной растительности Ивановского водохранилища // Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1958. № 10. С. 19—21.
- Экзерцев В. А., Довбня И. В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Вторая конф. по изуч. водоёмов бассейна Волги «Волга-2». 1974. С. 24—28.
- Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Тр. ИБВВ. 1974. № 28(31). С. 76—99.
- Экзерцева В. В. Большой манник (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.) на волжских водохранилищах (биологические, экологические и фитоценологические исследования): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1972. 24 с.
- Ярошевич А. Я., Карпова Г. А. Влияние проточности на формирование высшей водной растительности пойменных водоёмов Нижнего Днепра // Актуальн. вопросы водной экологии: Матер. конф. молодых учёных. Киев, 22—24 ноября 1989 г. Киев, 1990. С. 166—168.
- Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 474 с.
- Dykyjová D., Ondok J., Priban K. Seasonal changes in productivity and vertical structure of reed-stands (*Phragmites communis* Trin.) // J. Photosynthetica, Praha. 1970. Vol. 4. P. 280—287.
- Madsen J. D., Adams M. S. The seasonal biomass and productivity of the submersed macrophytes in a polluted Wisconsin stream // Freshwater Biol. 1988. Vol. 20. № 1. P. 41—50.
- Ondok J., Květ J. Selection of sampling areas in assesment of production // Ecol. Stud. 1978. Vol. 28. P. 163—174.
- Roman C. T., Albe K. W. Production ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Cape Cod marsh-estuarine system, Massachusetts // Aquat. Bot. 1988. Vol. 32. № 4. P. 353—363.
- Smith C. S., Adams M. S., Gustafson T. D. The importance of belowground mineral element stores in cattails (*Typha latifolia* L.) // Aquat. Bot. 1988. Vol. 30. № 4. P. 343—352.
- Westlake D. F. The primary productivity of water plants // J. J. Symoens, S. S. Hooper and P. Compère (eds.). Studies on aquatic vascular plant / R. Bot. Soc. Belgium, Brussels, 1982. P. 165—180.
- Wiggers N. L., Nielsen K., Sand-Jensen K. High rates of production and mortality of submerged *Sparganium emersum* Rehman during its short growth seasoning eutrophic Danish stream // Aquat. Bot. 1985. Vol. 22. № 3—4. P. 325—334.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ПРОДУКЦИОННОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ ПРИМЕНИТЕЛЬНО К МАКРОФИТАМ

И. М. Распопов

Институт озераведения РАН
196105 г. С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9. E-mail: gij_rasp@rambler.ru

Вспомнить о продукционных проблемах в гидробиологии и, в частности, в гидробиотанике сейчас очень своевременно. В мае 2005 г. исполнилось сто лет со дня рождения выдающегося отечественного гидробиолога, члена-корреспондента АН СССР Георгия Георгиевича Винберга — основателя советской школы продукционной гидробиологии, которая и до настоящего времени является одной из ведущих научных школ в России. Г. Г. Винберг в 30-х годах прошлого века ввёл в отечественную лимнологическую литературу термин «первичная продукция» (Винберг, 1934, 1936). Но, как отмечает сам автор в классической монографии «Первичная продукция водоёмов», опубликованной 45 лет назад — в 1960 г. в г. Минске, эквивалентные термины — *primary production*, *Urproduktion* — в зарубежной литературе применялись, по-видимому, раньше. Г. Г. Винбергу принадлежит приоритет в энергетическом подходе к изучению процесса биологического продуцирования в водных экосистемах. Большую роль сыграл Г. Г. Винберг в успешной организации и проведении гидробиологических исследований по Международной биологической программе (МБП) на внутренних водоёмах. Он возглавлял пресноводную секцию советского национального комитета МБП и принимал активное участие в работе международных комиссий и комитетов, координировавших работы по МБП в мировом масштабе. За достижения в этой области Международная ассоциация теоретической и прикладной лимнологии (SIL) наградила Г. Г. Винберга медалью Науманна-Тинеманна. Международная биологическая программа с успехом выполнялась по многим разделам, поэтому в ряде случаев возникали сложности в трактовке объёма и содержания некоторых понятий. В этой связи был создан Международный терминологический комитет в системе организаций, выполнявших исследования по МБП (The International Committee for Terminology and Notation in Productivity Studies), который утвердил толкование понятий, относящихся к первичной продукции (Лавренко, Понятовская, 1967). От них не следует отступать и при проведении современных исследований продуктивности водоёмов.

— *Фитомасса* (*phytomass*, *standing crop*) — общее количество живого вещества в растениях, накопленное на определённой площади к данному моменту.

— *Первичная продукция* (*primary production*) — количество органического вещества, вносимого автотрофами в биогеоценоз на определённой площади за определённый отрезок времени.

— *Общая, или валовая, первичная продукция* (*gross primary production*) — количество органического вещества, создаваемого автотрофами в процессе общего фотосинтеза на определённой площади за определённый отрезок времени.

— *Чистая первичная продукция* (*net primary production*) — количество органического вещества, создаваемого автотрофами в процессе видимого фотосинтеза на определённой площади за определённый отрезок времени. Оно не включает в себя некоторого количества вещества, потраченного за это время продуцентами на рост и дыхание.

— *Абсолютно чистая первичная продукция* (*absolutely net primary production*) — количество органического вещества, созданного автотрофами на определённой площади за определённое время, за вычетом как потерь, связанных с жизнедеятельностью продуцентов, так и с частичным опадом и с потреблением растений гетеротрофами.

Процесс создания фитомассы следует называть *продуцированием*, а итогом этого процесса является *продукция*. Свойство популяции, сообщества или водоёма, выражающееся в определённой величине продукции, в гидробиологии называется *продуктивностью*. Упомянутый выше Международный терминологический комитет термин «продук-

тивность» (productivity) понимает значительно шире — им «обозначается совокупность процессов создания органического вещества, его накопления и трансформации, поглощения и прохождения энергии через эколого-биологические системы разных уровней» (Лавренко, Понятовская, 1967, с. 1549), однако столь широкое понимание термина «продуктивность» в гидробиологии не прижилось.

Для унификации международных исследований по МБП были изданы очень полезные методические пособия: «Методы измерения первичной продукции травянистой растительности» (Milner, Hughes, 1968) и «Методы измерения первичной продукции в водной среде» (Vollenweider, 1971), в которой главы, касающиеся первичной продукции макрофитов изложены Д. Вестлейком и Р. Ветцелем. Последней из известных мне работ, где изложены методы изучения первичной продукции макрофитов, является учебное пособие для студентов вузов А. П. Садчикова и М. А. Кудряшова «Экология прибрежно-водной растительности» (2004).

Исследования по МБП по секции пресноводной биологии предполагали составление биотического и энергетического балансов водоёмов, поэтому для получения сравнимых результатов с продукцией фитопланктона, были использованы методы измерения фотосинтеза макрофитов. Главным образом применялся скляночный метод в кислородной модификации, для чего использовались сосуды и конструкции различного объёма, в которые помещались как части погруженных макрофитов, так и целые растения (Мокиевский и др., 1968; Биочино, 1977; Садчиков, 1976; Хромов, Садчиков, 1976, Сёмин, Хромов, 1992; и др.). Однако этот метод очень кропотлив и содержит много погрешностей, поэтому желающие проводить исследования, используя методику определения продукции растений по величине фотосинтеза, могут воспользоваться пособием А. П. Садчикова и М. А. Кудряшова (2004). Значительно легче проводить определение продукции макрофитов по их биомассе. Где и как выбирать сообщества макрофитов, где и когда отбирать в них укосы, а затем как обрабатывать последние подробно изложено в статье В. Г. Папченкова «Продукция макрофитов и методы её изучения» (2003).

Мне кажется целесообразным назвать некоторые приборы и конструкции, пригодные для сбора материала по фитомассе макрофитов, которые, однако, не обладают универсальностью и обычно мало пригодны для работы на каменистой и песчано-каменистой литорали озёр и водохранилищ.

С целью ограничения площади группировки для взятия укосов или подсчёта количества стеблей в сообществах всех групп водных растений используются рамы различной формы: квадратные, прямоугольные размером в 0,25, 0,5 или 1,0 м² которые изготавливаются из легких материалов, способных держаться на воде — дерева, пластмассовых или алюминиевых трубок и т.д. Удобнее даже использовать вместо рамы вилку, т.е. раму с тремя сторонами, что даёт возможность легче ограничить площадь отбора проб в сообществах высоких растений. Бывают, нужны и тяжёлые вилки, окрашенные в белый цвет, которые опускаются на дно и ограничивают площадь, с которой будет произведён укос растений.

При отборе проб фитомассы используются косы и зарослечерпатели. На мелководье можно пользоваться серпом или секатором. Коса с укороченным лезвием — это самое простое и надёжное орудие для срезания растений. Она изготавливается из косы-литовки средних размеров, у которой обрезается заострённый конец лезвия. Наиболее рациональная длина режущей части косы составляет 20, 25 или 40 см. Срезать растения косой с учётных площадок можно до глубины 2,0 м. Косить макрофиты, произрастающие на большей глубине, очень трудно. Сбор растительного материала на глубоких местах, в особенности в зарослях погруженных растений, производится с помощью зарослечерпателей различных конструкций. Наиболее часто используются зарослечерпатели С. Бернатовича (Bernatowicz, 1960; Bernatowicz, Wolny, 1974), а также Н. Н. и А. Н. Липиных (1939) и Т. Д. Слепухиной (1976). Ссылка на другие конструкции такого типа приборов есть в методическом пособии В. М. Катанской (1981) и в «Руководстве по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем» (Распопов, 1992, с.189). Достаточной точности при определении фитомассы гидатофитов и укореняющихся нейстофитов можно достичь,

применяя модифицированный нами прибор Говарда-Вильямса и Лонгмана (Howard-Williams, Longman, 1976; Распопов, Доценко, 1983), который состоит из следующих частей: а) набора штанг из алюминиевой трубки диаметром 30 мм, длиной 150 см, скрепляемых между собой муфтами со шплинтами (до 6-ти штук), б) режущих ножей — обрезанных концов кос-литовок (2 шт.) длиной по 25 см, которые привариваются к опорной пластине диаметром 10 см, в) рукоятки для вращения штанги с ножами вокруг своей оси, г) направляющего стержня длиной в 10 см с винтовой нарезкой, которым к нижней штанге крепится опорная пластина с ножами, д) двух муфт с дугообразными захватами (по 3 шт.). В зависимости от глубины, муфты передвигаются вверх и вниз по штангам и закрепляются винтами на нужной высоте. Работа с прибором производится следующим образом: набор штанг, высота которых должна примерно на 1 м превышать глубину в месте взятия укоса, с лодки вертикально погружается в зарослях гидатофитов или растений с плавающими листьями так, чтобы опорная пластина с ножами была у дна. Вращая ручкой штанги вокруг оси, мы срезаем растения с площади 0,2 м². Захватами на муфтах срезанные стебли наматываются на штанги и вынимаются вместе с ними из воды. Растения снимаются с прибора и упаковываются в матерчатые мешочки для высушивания и дальнейшей обработки.

Наиболее полные сборы фитомассы можно осуществить с использованием аквалангов, однако работа с этой аппаратурой требует от исследователя необходимого опыта и документов, разрешающих работнику её использование, а также значительной затраты времени на сбор материала. Поэтому выкашивание учётных площадок косой, проведённое с определённой повторностью, дают возможность получить материал по фитомассе с достаточной точностью. Укосы макрофитов отбираются с пробных площадок, размеры которых меняются в зависимости от типа зарослей и могут колебаться от 0,25 м² в густых односоставных сообществах до 4,0 м² в редких зарослях нимфейных. Более подробно методика отбора укосов и их обработки описаны в упомянутом выше «Руководстве...».

Отобранная фитомасса выражается в единицах сырого, воздушно-сухого и абсолютно сухого вещества на единицу площади — г/м², кг/м², ц/га, т/км². Наиболее надёжен расчёт по абсолютно сухой массе. Для её определения из крупных укосов берётся средняя проба — несколько растений или определённая навеска из измельченного укоса. Проба помещается в сушильный шкаф и высушивается до постоянного веса при температуре 80°C (этой температуры достаточно!). По массе высушенной навески определяется абсолютно сухой вес всего укоса. Сырое, воздушно-сухое и абсолютно сухое вещество обозначается для краткости соответственно СВ, ВСВ и АСВ. Следует избегать употребления понятия «сухой вес» без обозначения «воздушно-сухой» или «абсолютно сухой вес». Коэффициенты для перевода воздушно-сухого веса в абсолютно сухой, приводимые некоторыми авторами (Кореякова, 1977), мне кажутся бессмысленными, так как воздушно-сухой вес растений зависит от влажности воздуха в конкретный момент и меняется со временем от изменения погодных условий.

Помимо прямого отбора укосов макрофитов существуют косвенные методы учёта их фитомассы. Например, определение фитомассы по средней численности растений на единице площади и среднему весу одного растения, и ряд других (Westlake et al., 1998).

Все приведённые выше методы относятся к отбору фитомассы надгрунтовых частей водных растений. До настоящего времени проведено ограниченное количество исследований фитомассы корневых систем макрофитов. Такие полевые работы возможны, главным образом, на прудах и водохранилищах, из которых можно спустить воду. Одним из наиболее полных пособий по методике изучения подземных частей компонентов растительных сообществ и по сей день является работа М. С. Шалыта (1960). Исследования корневых систем гелофитов по специальным методикам проводились чешскими ботаниками (Фиала и др., 1968; Fiala, 1973; Hejny et al., 1981) и Д. Вестлейком (1968). На основании обзора гидробиотанической литературы Я. Квет и Д. Вестлейк (Westlake et al., 1998) привели данные по соотношению надземной и подземной фитомассы небольшого числа видов гелофитов. У большинства видов это соотношение было в пределах 0,2—1,2, и лишь у камыша

озёрного достигало 2,3—3,9 и у тростника — 1,8—9,9. Сведения о продукции подземных органов макрофитов приводятся в работе В. Г. Папченко (2003).

Для отбора образцов подземных органов макрофитов в водоёмах на небольшой глубине наиболее целесообразно использовать трубчатый штанговый дночерпатель Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1975).

Принципиальное значение имеет вопрос о соотношении фитомассы и продукции макрофитов. За годовую продукцию водных растений гидробиологи часто принимают их максимальную фитомассу в период вегетации, которая большей частью бывает приурочена ко времени цветения растений. Это положение нельзя распространять на все виды макрофитов, что наглядно показано в работе В. Г. Папченко (2003). Так, характерным исключением являются, например, виды *Carex*, цветущие весной, а создающие максимальную фитомассу к концу лета.

Чтобы уточнить разницу между максимальной фитомассой и годовой продукцией растительных сообществ водоёмов нашего региона, мы, выполняя исследования по МБП, провели наблюдения за приростом и опадом тростника обыкновенного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx.), рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.), рдеста плавающего (*Potamogeton natans* L.) и кубышки жёлтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith.) на Ладожском и Онежском озёрах (Распопов, Рычкова, 1963, 1969). Оказалось, что необходимо вносить поправку при расчёте годовой продукции на основе фитомассы. Были предложены формулы для расчёта чистой годовой продукции (Р) летнезелёных макрофитов. Для гелофитов и гидатофитов формула имеет вид:

$$P = 1,2B_{\max} \quad (1)$$

где B_{\max} — максимальная надземная фитомасса.

Продукция нейстофитов рассчитывается по формуле:

$$P = 1,2B + wn \quad (2)$$

где w — средняя масса плавающего неповреждённого листа; n — число мутовок, лишённых листьев.

Близкое к нашему значению пересчётного коэффициента фитомассы в продукцию для гелофитов в умеренных широтах получено многими учёными (Westlake et al., 1998) — величины P/B -коэффициента находились в пределах 1,03—1,5.

При проведении балансовых исследований на водоёмах и для расчёта потоков энергии, проходящих через различные экосистемы, необходимое вычисление годовой продукции высших водных растений идёт в следующей последовательности:

- установление величины средней фитомассы (CB, BCB, ACB), $г/м^2$;
- определение площадей зарослей, $м^2, га$;
- подсчёт общей фитомассы (CB, BCB, ACB), $кг, ц$ или $т$;
- подсчёт чистой годовой продукции в тех же единицах;
- подсчёт фитопродукции в органическом веществе, $кг, ц$ или $т$;
- подсчёт фитопродукции в энергетических единицах, $кДж, ккал$;
- вычисление чистой первичной продукции (BCB, ACB , органическое вещество, органический углерод) на единицу площади водоёма, выраженную в весовых ($г/м^2$) и энергетических единицах ($кДж/м^2$). Такие же вычисления могут быть выполнены на единицу площади мелководий, на единицу площади зарослей высших водных растений, а также на единицу объёма водоёма — $мг/л, г/м^3, Дж/л, кДж/м^3$.

Следует остановиться на выражении фитомассы в энергетических единицах. Проиллюстрируем это на примере, как это было сделано нами для Онежского озера. Подсчёт килокалорий был проведён двумя способами. В основу первого способа было взято балансовое уравнение фотосинтеза при условии, что первым его стабильным продуктом является глюкоза. Из этого равенства следует, что 1 $мг$ углерода соответствует 9,36 кал (Винберг, 1960). Основой второго способа расчёта служили результаты прямого калориметрирования растений (Cummins, Wuyscheck, 1971). Общее количество энергии в ккал в растениях Онежского озера составляет $2,1 \times 10^{10}$, рассчитанное по углероду, и $2,23 \times 10^{10}$, полученное по данным калориметрии. Сравнивая эти данные, видим, что величины, под-

считанные первым способом, меньше, чем вторым. Это понятно, так как глюкоза под влиянием биохимических реакций, протекающих в организме растений, преобразуется в другие органические соединения, на что неизбежно тратится энергия. Величины отличаются друг от друга на 6%. Вероятно запас энергии, подсчитанный по данным калориметрии, ближе у истинному. В этой связи для энергетических расчётов удобно пользоваться коэффициентом, предложенным Х. Литом (Lieth, 1965), который приравнивает 1 г углерода к 10 ккал, что на 6% выше, чем величина, выведенная из балансового уравнения фотосинтеза (см. табл.). Это соответствует разнице в подсчётах количества энергии двумя приводимыми выше способами. К этому можно добавить, что в абсолютно сухом беззольном веществе онежских макрофитов доля углерода составляет 46%.

Таблица. Переводная таблица органического вещества в энергетические единицы

Воздушно-сухое вещество, г	Углерод, г	Тепловая энергия, ккал / кДж
1.0	0.4	4.0 / 16.8
2.5	1.0	10.0 / 41.9

Я. Квет и Д. Вестлейк (Westlake et al., 1998) считают, что 1 г беззольного абсолютно сухого вещества макрофитов содержит 20 кДж. Однако по данным Д. Дикиевой и С. Пршибила (Dukeyová, Přibil, 1975) эта величина может меняться от 16,7 до 21,5 кДж в зависимости от соотношения химических соединений в тканях растений. Липиды обладают высокой калорийностью — около 40 кДж, целлюлоза и другие поли-, ди- и моносахариды относительно низкокалорийные — 15—18 кДж. Протеин и лигнин занимают промежуточное положение — около 25 кДж.

За исследователем остаётся право самому решить какую величину энергетического эквивалента принять для того или иного вида макрофитов при составлении энергетического или продукционного баланса водоёма или экосистемы.

Список литературы

- Биочино А. А. К изучению первичной продукции высших водных растений // Всесоюз. конф. по высш. водным и прибреж.-водн. растениям: Тез. докл. Борок. 1977. С. 48—50.
- Вестлейк Д. Ф. Методы определения годичной продукции болотных растений с мощными корневищами // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л., 1968. С. 15—27.
- Винберг Г. Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. Сообщение 1. // Тр. Лимнологической станции в Косине. 1934. Вып. 18. С. 5—24.
- Винберг Г. Г. Некоторые общие вопросы продуктивности озёр // Зоол. журн. 1936. Т. 15. С. 587—603.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоёмов. Минск: Изд. АН БССР. 1960. 330 с.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981, 187 с.
- Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наукова думка, 1977. 197 с.
- Лавренко Е. М., Понятовская В. М. Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 11. С. 1549—1562.
- Липины Н. Н. и А. Н. К методике гидробиологических работ // Тр. Лаб. генезиса сапротеля. 1939. Вып. 1. С. 173—180.
- Мокиевский К. А., Распопов И. М., Рычкова М. А. Первичная продукция погруженных макрофитов и её зависимость от солнечной радиации // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л.: Наука, 1968. С. 229—232.
- Мордохай-Болтовской Ф. Д. (ред.) Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Папченков В. Г. Продукция макрофитов вод и методы её изучения // Гидробиотаника: методология, методы. Материалы Школы по гидробиотанике. Борок, 8—12 апреля 2003 г. Рыбинск, 2003. С. 137—145.

- Распопов И. М.* Мониторинг высшей водной растительности // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 173—244.
- Распопов И. М., Доценко О. Н.* Методы изучения водной растительности // Гидробиол. журн. 1983. Т. 19. № 6. С. 86—87.
- Распопов И. М., Рычкова М. А.* Биомасса некоторых группировок макрофитов Ладожского озера в сезонном аспекте // Гидробиология и ихтиология внутр. водоёмов Латвийской ССР. Тр. Инст. биологии. Рига, 1963. Т. 7. С. 177—182.
- Распопов И. М., Рычкова М. А.* К динамике численности растений в чистой ассоциации тростника // Предварит. результаты работ компл. экспедиции по изуч. Онежского озера. Петрозаводск, 1969. Вып. 3. С. 34—36.
- Садчиков А. П.* Определение суточной динамики продукции макрофитов // Бюл. Инст. биол. внутрен. вод АН СССР. 1976. № 31.
- Садчиков А. П., Кудряшов М. А.* Экология прибрежно-водной растительности. М.: Изд. НИИ-Природа, РЭФИА, 2004. 220 с.
- Сёмин В. А., Хромов В. Н.* Методы определения первичной продукции и деструкции органического вещества // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 245—265.
- Слепухина Т. Д.* Новая модель зарослечерпателя // Гидробиол. журн. 1976. № 3. С. 107—108.
- Фиала К., Дукиева Д., Квет Я., Свобода И.* Методы оценки продукции корневищ и корней в тростниковых сообществах // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л., 1968. С. 234—250.
- Хромов В. М., Садчиков А. П.* О технике определения продукции макрофитов // Науч. докл. высш. школы. Сер. Биол. науки. 1976. № 9. С. 129—132.
- Шалым М. С.* Изучение подземных частей компонентов растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1960. Т. 2. С. 369—447, 474—489.
- Bernatowicz S.* Metody badania roslinosci naczyniowej w jesiorach // Roczniki nauk rolniczych. 1960. T. 77. Ser. B. № 1. S. 61—78.
- Bernatowicz S., Wolny P.* Botanika dla limnologov i rybakov. Warszawa, 1974. 518 s.
- Cummins K. W., Wuychek J. C.* Caloric equivalents for investigations in ecological energetics // Mitteilungen Internat. Verein. Limnol. 1971. № 18. 158 p.
- Dykyjová D., Přibil S.* Energy content in the biomass of emergent macrophytes and their ecological efficiency // Archiv für Hydrobiologie. 1975. Bd. 75. S. 90—108.
- Fiala K.* Growth and production of underground organs *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. // Polskie Arch. Hydrobiol. 1973. T. 20. № 1. S. 59—66.
- Hejný S., Květ J., Dykyjová D.* Survey of biomass and net production of higher plant communities in fishponds // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. 1981. Vol. 16. P. 73—94.
- Howard-Williams C., Longman T. G.* A quantitative sampler for submerged aquatic macrophytes // Journ. Limnol. South Afr. 1976. Vol. 2. № 1. P. 31—33.
- Milner C., Hughes R. E.* Methods for the measurement of the primary production of grassland // IBP Handbook. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1968. 70 p.
- Vollenweider R. A.* A Manual on methods for measuring primary production in aquatic environments // IBP Handbook. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1971. 213 p.
- Westlake D. F., Květ J., Szczepański A.* The production ecology of wetlands. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 568 p.

СООБЩЕСТВА МАКРОФИТОВ В ПРИБОЙНОЙ ЗОНЕ ОЗЁР — ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

И. М. Распопов

Институт озераведения РАН
196105 г. С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9. E-mail: gij_rasp@rambler.ru

Роль движения воды как одного из основных абиотических факторов среды обитания гидробионтов и литодинамики в водоёмах со второй половины прошлого века активно обсуждается в научной печати по океанологии, морской биологии, динамике берегов. Морские гидробиологи раньше, чем специалисты, работающие на внутренних водоёмах, пришли к выводу о необходимости анализа и обобщения сведений по этому вопросу. В 1968 г. прошёл международный симпозиум на тему «Значение движения воды для биологии и распределения морских организмов». В 2005 г. в Мадриде состоялся 5-ый Международный симпозиум по экогидравлике. И всё же приходится констатировать недостаточное количество исследований экогидродинамической направленности на озёрах и водохранилищах, где в особенности фактор волнения играет огромную роль в формировании и существовании сообществ гидробионтов. Впервые заметный след в отношении влияния волнения на распределение сообществ растений в озёрах оставила работа Клинге (Klinge, 1890), отметившего различия в зарастании наветренных и подветренных прибрежий водоёмов. Очень краткие сведения о последующих гидробиотических работах по воздействию гидродинамики на макрофиты приведены в монографиях Гесснера (Gessner, 1955) и Хатчинсона (Hutchinson, 1975). В обширной библиографии по макрофитам, находящейся в университете штата Флорида и содержащей несколько десятков тысяч наименований работ, лишь единицы посвящены влиянию динамики вод на развитие высших водных растений, да и те в большинстве своём относятся к выявлению воздействия различных скоростей течения в водотоках на макрофиты. Роли ветрового волнения в распределении высшей водной растительности на камских водохранилищах была посвящена работа Н. Б. Сорокиной, С. А. Двинских и Г. В. Морозова (1977). Из зарубежных работ следует отметить статьи Jupp и Spence (1977), Keddy (1982, 1985) и Chambers (1987). В последней статье П. Чамберс приводит количественные данные степени волнения и глубину воздействия волн на дно и минимальную глубину укоренения макрофитов в местах, подверженных волнению.

Первыми публикациями, в которых были сделаны попытки количественно рассчитать воздействие волнения на донные сообщества гидробионтов, явились работы Гижинского (Giziński, 1974, 1978) и наши исследования, проведённые на оз. Кубенском (Распопов и др., 1976, 1978). Мы поставили перед собой задачу связать распространение макрофитов в большом мелководном озере с энергетическими величинами волнения. Удалось показать зависимость распространения фитоценозов от величины динамического воздействия водной массы.

Хотя существующие расчётные методы дают надёжное представление о движении воды и величине различных динамических нагрузок на растения, всё же необходимы методы определения движения воды непосредственно в зоне развития зарослей макрофитов. Для этой цели замечательный изобретатель к.г.н. Ф. Ф. Воронцов создал ряд портативных самопишущих приборов — компактную вертушку для измерения придонных горизонтальных волновых скоростей, поплавков-датчик для измерения скоростей на взволнованной поверхности воды, максимально-минимальную волномерную веху.

Вертушка представляет собой прибор с вертикальной осью вращения крыльчатки. Она устанавливается с помощью кронштейна на вбиваемой в грунт штанге на высоте 1—5 см от дна. Благодаря вертикальной оси вращения крыльчатки прямой и обратный волновые потоки воды приводили в движение крыльчатку в одну и ту же сторону, при этом суммировались прямые и обратные скорости движения воды. Тарировка вертушки при скоростях от 0,1 до 2,0 м/с проводилась в тарировочном бассейне Государственного Гидро-

логического института. По количеству оборотов вертушки за определённое время по тарифной кривой определяли истинные горизонтальные донные волновые скорости.

Для измерения скоростей на взволнованной водной поверхности был сконструирован датчик, представляющий собой крыльчатку, плавающую на поверхности воды и свободно скользящую по штанге, установленной в месте наблюдений. При прохождении волн крыльчатка поднимается и опускается по штанге, повторяя профиль волны, и одновременно вращается под действием горизонтальных составляющих прямых и обратных орбитальных скоростей. Количество оборотов крыльчатки определялось по числу замыканий контактов, проведённых по штанге и соединённых с регистратором. Максимально-минимальная волномерная веха представляет собой размеченную на сантиметры штангу, на которую одеваются два пенопластовых поплавка с резиновыми фиксаторами, позволяющими каждому из поплавков двигаться только в одном направлении — либо вверх для регистрации верхнего горизонта волны, либо вниз для фиксирования нижнего волнового горизонта. Таким образом удаётся отметить максимальную высоту волны за время наблюдений.

Определив размеры волн и величины донных орбитальных волновых скоростей в зоне распространения гидробионтов и, в частности, макрофитов, а также там, где они отсутствуют, можно установить пределы величины силового воздействия на растения с учётом состава донных отложений, так как при донных волновых скоростях 20—25 см/сек начинается движение мелкозернистых песчаных отложений, которое вызывает травмирование корневых систем макрофитов, что нередко приводит к отмиранию последних. Для Ладожского и Онежского озёр было, в частности, установлено, что нимфейные (*Nymphaea candida* J. Presl., *Nuphar lutea* (L.) Smith) не могут развиваться на биотопах, где донные орбитальные скорости движения воды превышают 20 см/сек.

Помимо указанных выше инструментальных методов фиксации динамики вод нами использовано свойство гипса растворяться в воде с различной скоростью в зависимости от интенсивности движения воды. Метод растворения гипса вероятнее всего впервые в СССР был применён сотрудниками Института биологии южных морей АН УССР под руководством проф. К. М. Хайлова (Ковардаков, 1983, Ковардаков и др., 1985), которые отливали различные по величине гипсовые шарики и устанавливали их в зарослях морских макрофитов. Интенсивность омывания слоевищ водорослей измерялась в граммах гипса, растворённого с 1 см² поверхности шарика за 1 час. Из-за сложности изготовления гипсовых шариков мы немного изменили методику, применявшуюся С. А. Ковардаковым, и для регистрации суммарного движения воды в зарослях макрофитов стали использовать гипсовые блоки (рис. 1). Блоки изготавливались из медицинского гипса. Его чистота и тонкий помол позволяли отливать однородные по структуре и близкие по весу блоки — это очень важно для повышения точности измерений. Для изготовления блоков были использованы формочки для льда от бытовых холодильников, в которые заливалась жидкая гипсовая масса, приготовленная из предварительно просушенного гипса с добавления к нему равных по весу частей воды. В жидкую массу вставлялась проволоочная петля. Через несколько минут гипс затвердевал, и блоки легко вынимались из формочек. Затем блоки высушивались до постоянного веса и снабжались бирками из алюминиевой фольги с номером. Масса блока фиксировалась в журнале. Блоки отливались сериями двух размеров — средней массой 7,7 и 4,4 г. Образцы каждой серии тарировались на растворение в стоячей воде. Растворялось от 0,4 до 1% массы блока в 1 час.

Техника измерения гидродинамики с помощью гипсовых блоков заключалась в следующем: на заранее намеченных профилях и станциях наблюдений в зарослях макрофитов обычно вбивались металлические штанги, на которых на каждом горизонте измерений крепилось по 2—4 блока. Кроме того блоки меньшего размера укреплялись на стеблях воздушно-водных растений. Вне зарослей выставлялись буи с блоками, подвешенными на тросах на глубинах (от поверхности воды) — 5, 25, 50 см, 1 м. Глубже 1,0 м блоки ставились через 50 см и обязательно у дна. Вместе с блоками выставлялись максимально-минимальные волномерные вехи для определения высоты волны. Время экспозиции блоков зависело от степени и равномерности волнения.

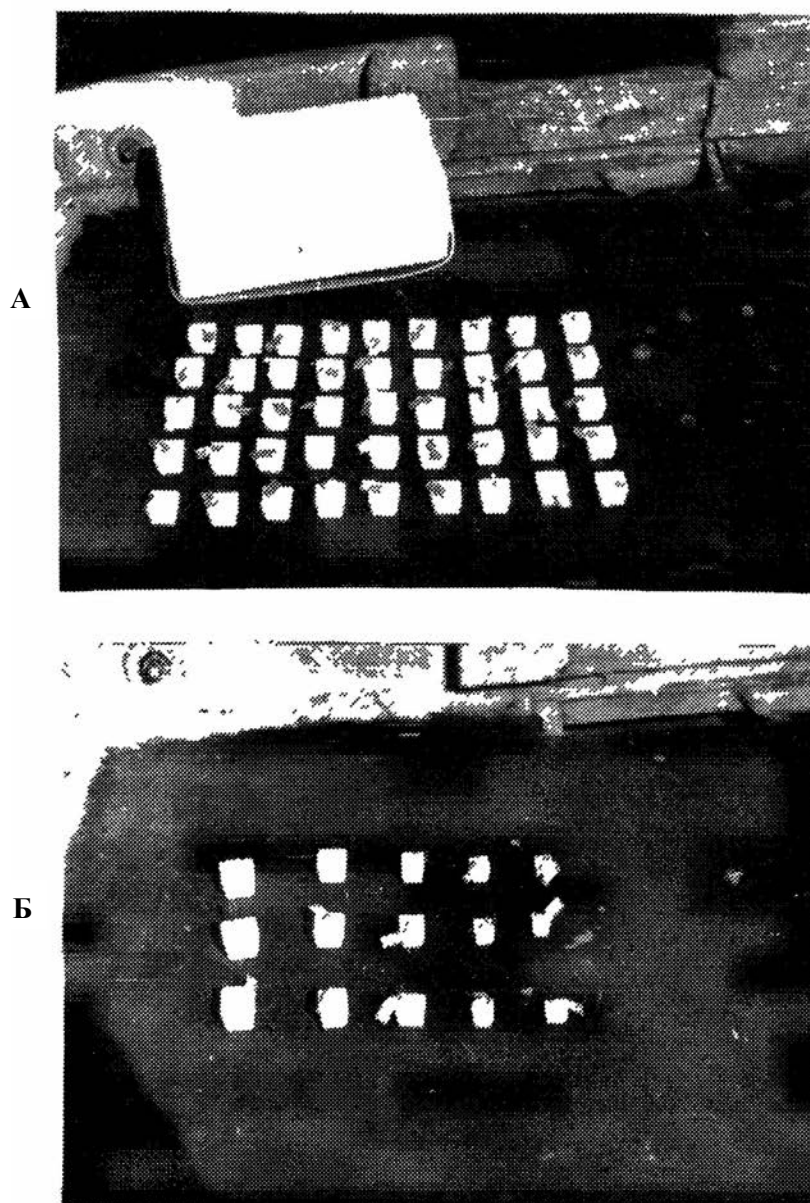


Рис. 1. Гипсовые блоки: А (вверху) — до экспонирования,
Б (внизу) — после экспонирования

По завершении наблюдений блоки извлекались из воды, высушивались и взвешивались. Определялись потери массы блока (ПМБ) на единицу его массы за 1 час. Эту величину выражали в процентах:

$$M_0 - M_t = \Delta M \text{ (г)} \quad (1)$$

$$\Delta M / t = \Delta M_t \text{ (г/час)} \quad (2)$$

$$\Delta M_t / M_0 \cdot 100\% = \text{ПМБ (\%/час)} \quad (3)$$

где M_0 и M_t — масса блока в начале и конце наблюдений (в г), ΔM — разница между начальной и конечной массой блока (в г), t — время экспозиции блоков в часах.

Что даёт метод растворения блоков? С его помощью можно оценить суммарное воздействие движения воды в любом месте и на любой глубине водоёма, включая густые сообщества макрофитов, где использование других приборов ограничено или невозможно. Простота и очень малая стоимость метода дают возможность собирать массовый материал. Основной недостаток метода — относительная величина получаемых результа-

тов. Мы пока не можем протарировать растворение гипсовых блоков в энергетических единицах, чтобы в дальнейшем их ввести в расчёт баланса энергии экосистемы водоёма.

Овладев этим методом, мы поставили перед собой задачу определить насколько интенсивно прибрежные группировки макрофитов способны гасить волну. С этой целью были проведены исследования на разнотипных участках литорали Онежского и Ладожского озёр (Распопов и др., 1990). В качестве полигона для изучения воздействия динамики вод на макрофиты был выбран небольшой залив Онежского озера — Пенсгуба. Она вдаётся в материк на 600 м и открытой частью ориентирована на ЮВ. Средняя глубина залива — 1,9 м, максимальная — 4,5 м. Его дно выстлано хорошо сортированными среднезернистыми (от 0,28 до 0,32 мм) и мелкозернистыми (от 0,16 до 0,21 мм) песками. Волнение, которое наблюдалось в Пенсгубе, можно подразделить на местное, размеры которого определяются длиной залива, и волнение открытого озера. Наибольшее волнение, распространяющееся здесь из открытого озера, отмечается при ветрах ЮВ направления. Высота волн у входа в залив при средних многолетних скоростях ветра в 7 м/сек не превышает 1,1 м, а длина — 15 м. Местное волнение — 0,4—0,8 м. Расчёт параметров волн, донных волновых скоростей и нагрузок на стебли растений произведён для 25 точек, расположенных в заливе с учётом рельефа дна.

Высшая водная растительность в зал. Пенсгуба представлена преимущественно сообществами воздушно-водных растений: тростника обыкновенного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), ситняга болотного (*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.). Гидатофиты представлены фитоценозами рдеста пронзённолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.) и злакового (*Potamogeton gramineus* L.), а также небольшими по площади зарослями горца земноводного с водными растениями (*Polygonetum amphibii aquiherbosum*).

В южной части зал. Пенсгуба был заложен профиль через группировку рдеста злакового. Длина профиля составляла 7 м, ширина ценоза рдеста — 5 м. Растения произрастали на песчано-каменистом грунте на глубине 150 см. Обилие рдеста — 4 балла по шкале Друде, проективное покрытие — 70%, средняя высота растений — 160 см. На одном квадратном метре насчитывалось 147 стеблей рдеста. В период эксперимента наблюдалась зыбь высотой 15 см и длиной 2,0—2,5 м. Чтобы определить величину воздействия зарослей рдеста на динамику вод, были выставлены буи с гипсовыми блоками, подвешенными на тросах на разной глубине от поверхности до дна. Буи были поставлены с наветренной и подветренной сторон группировки рдеста. Данные измерений представлены в табл. 1.

Таблица 1. Величины потерь массы блоков (ПМБ) при прохождении волн через группировку *Potamogeton gramineus* в зал. Пенсгуба Онежского озера

Глубина, см	ПМБ, % / час	
	перед рдестом	за рдестом
5	3,08	2,83
50	2,65	2,54
100	2,11	2,16
150	1,63	1,68

Из данных таблицы видно, что взвешенные в воде стебли и листья рдеста травяного не оказывают заметного гасящего воздействия на проходящую через них волну. В то же время в поверхностном слое воды, где располагаются плавающие листья рдеста, значения ПМБ после прохождения волны уменьшились почти на 10%. Видимо, плавающие листья макрофитов способны поглощать или рассеивать энергию волн.

Ближние результаты были получены при изучении волнового воздействия на пояс тростника в той же Пенсгубе и Суйсарском проливе Онежского озера, в Мانتсинсарском проливе и в зал. Импилахти Ладожского озера. Профиль, заложенный в южной части Мانتсинсарского пролива, был длиной около 70 м. Ширина полосы самих тростниковых

зарослей (*Phragmitetum australis subpurum*) составляла 35—37 м. Тростник произрастал на песчано-гравийном грунте на глубине 110 см. Обилие растений составляло 3—4 балла по шкале Друде, проективное покрытие — 30—35%, количество стеблей — 46—56 экз. на 1 м². Средняя высота тростника была 260 см, диаметр — 0,6—0,8 см.

Гипсовые блоки были подвешены на буйки в трёх точках: примерно в 20 м от внешнего края группировки тростника по направлению движения волны, в центре заросли в 20 м от наветренного края сообщества тростника и в 15 м за полосой тростника с подветренной стороны. За время наблюдений, продолжавшихся 4 часа, отмечалось постоянное волнение. Высота волн составляла 40 см. Результаты наблюдений представлены в табл. 2 и на рис. 2.

Таблица 2. Величины потерь массы блоков (ПМБ) при прохождении волн через группировку *Phragmites australis* в Мانتсинсарском проливе Ладожского озера

Глубина, см	ПМБ, % / час		
	перед тростником	в тростнике	за тростником
10	3.98 (3.80—4.12)	3.44 (3.41—3.46)	4.09
50	3.73 (3.71—3.75)	3.17 (2.98—3.36)	4.00 (4.00—4.01)
100	3.64 (3.63—3.66)	2.60 (2.56—2.64)	4.01 (3.95—4.26)
180	—	—	2.73 (2.37—3.10)
200	2.70 (2.68—2.73)	—	—

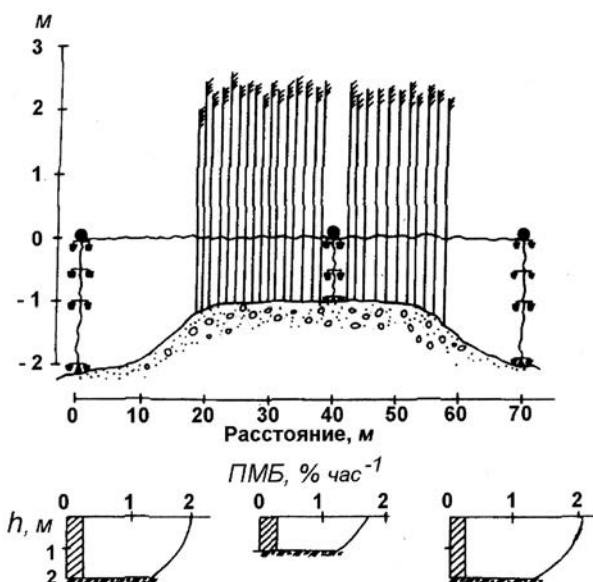


Рис. 2. Величина потерь массы блоков (ПМБ) на профиле в Мانتсинсарском проливе Ладожского озера

Заштрихованные части графиков — ПМБ в стоячей воде

Данные таблицы говорят о том, что в центре зарослей в верхнем 50-ти сантиметровом слое воды энергия волны уменьшается на 15%. В придонном слое ПМБ вне группировки тростника и в центре его сообщества были практически одинаковыми.

Результаты экспериментов оказались для нас неожиданными. Гашение волн макрофитами оказывалось очень небольшим. Своими сомнениями в правомерности полученных результатов мы поделились с крупным гидродинамиком проф. Н. А. Лабзовским, который отметил, что в формулах, описывающих волнение, отсутствует коэффициент трения, и отослал нас к монографии Ле Блона и Майсека «Волны в океане» (1981), где приведены расчётные формулы движения волн в мелководных районах. Волна как колесо прокатывается по мелководью, включая заросли макрофитов, обрушаясь по законам физики. Поглощение или рассеивание энергии волн растениями оказывается незначительным. Поэтому нет оснований ожидать, что заросли высших водных растений могут предохранить берега водоёмов от разрушения волнами.

Изучая зарастание зал. Пенсгуба мы пытались понять особенности распространения группировок макрофитов в этом заливе (рис. 3).

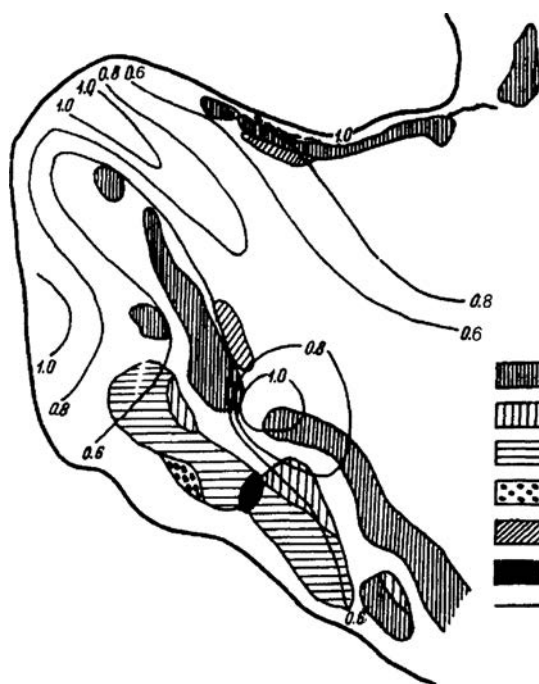


Рис. 3. Расположение сообществ высших водных растений и распределение донных максимальных скоростей ($U_{\text{дм}}$) при ЮВ ветре, дующем со скоростью 17 м/с, в заливе Пенсгуба

1 — *Phragmites australis*, 2 — *Equisetum fluviatile*, 3 — *Eleocharis palustris*, 4 — *Polygonum amphibium*, 5 — *Potamogeton perfoliatus*, 6 — *P. natans*, 7 — изолинии $U_{\text{дм}}$.

Высшая водная растительность, как отмечено выше, представлена преимущественно сообществами воздушно-водных растений — *Phragmitetum australis subpurum*, *Equisetetum fluviatilis subpurum*, *Eleocharietum palustris aquihierbosum*, а также небольшими по площади ценозами *Polygonum amphibium* и *Potamogeton gramineus* и более обширными ценозами *Potamogeton perfoliatus*. Все сообщества расположены на некотором удалении от берега. Значительная по протяжённости полоса тростника, идущая параллельно урезу воды, прерывается в нескольких местах. Большинство группировок других видов макрофитов располагаются с внутренней стороны зарослей тростника. Такое расположение сообществ водных растений обусловлено распределением динамического воздействия волн в зал. Пенсгуба. Донные максимальные волновые скорости среднего многолетнего значения 50%-ной обеспеченности ($V_{\text{дм}}$) при скорости ЮВ ветра в 7 м/сек в местах распространения зарослей тростника либо не достигают размывающих величин для песчаных грунтов с диаметром зерен песка до 0.3 мм, либо близки к критическим. Если же совместить изолинии $V_{\text{дм}}$ в заливе со схемой зарастания, то обнаружится, что в местах воздействия наибольших придонных скоростей, способных перемещать песчаные грунты, существуют разрывы в полосе тростника. План рефракции волн при ЮВ ветрах также показывает увеличение высоты волн в тех местах, где существуют разрывы в зарослях тростника. Таким образом, распределение волновых нагрузок скорее всего и можно объяснить прерывистостью полосы тростниковых зарослей.

Задались мы вопросом, чем можно объяснить расположение внешней к озеру границы полосы тростника? С этой целью была определена максимальная сила, действующая на стебли тростника. Для волн 50%-ной обеспеченности при средней многолетней скорости ветра 7 м/сек составляет 2—3 ньютона (Н), а для волн 1%-ной обеспеченности при ЮВ ветре 17 м/сек близка к изолинии в 15 Н (рис. 4). Можно предположить, что максимальная нагрузка на стебель тростника — самого распространённого вида воздушно-водных растений в водоёмах Северо-Запада России около 15 Н (максимум 20 Н) является фактором, ограничивающим распространение тростника в сторону открытой части озера. В эвтрофных озёрах эта величина может быть ниже, так как избыточное содержание биогенных веществ в воде снижает прочность стебля тростника.

Анализ большого числа описаний фитоценозов, выполненных в больших озёрах Северо-Запада России (Ладожское, Онежское, Ильмень, Белое, Кубенское, Воже и Лача) и относящихся к 121 ассоциации макрофитов, показал, что в литоральной зоне этих озёр, подверженной волнению свыше 2 баллов (высота волны не более 0,75 м) по шкале степени волнения, принятой гидрометеослужбой (Наставление..., 1979), широкое распространение получили группировки, относящиеся в 9-ти ассоциациям: трём ассоциациям тростника, двум ассоциациям камыша озёрного (*Scirpus lacustris* L.), ассоциации горца земноводного с рдестами, двум ассоциациям рдеста пронзеннолистного и почти чистой ассо-

циации рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L.), что составляет 7,4% от общего количества сообществ, участвующих в зарастании литоральной зоны больших разнотипных озёр СЗ России.

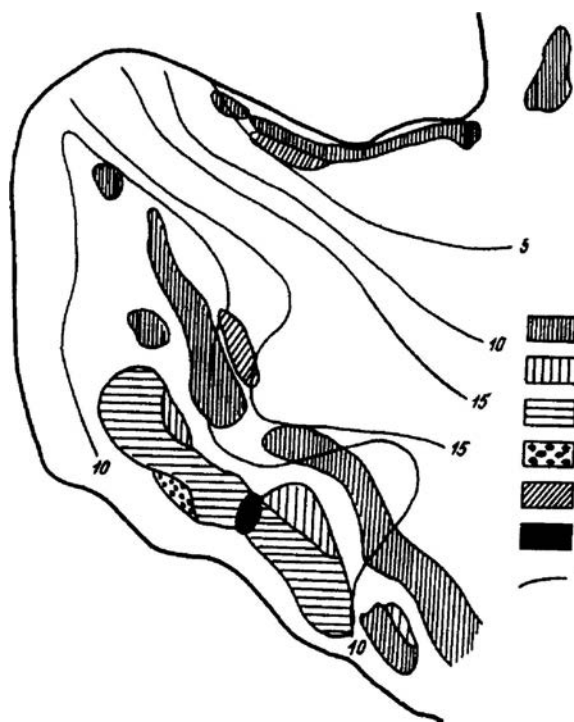


Рис. 4. Расположение сообществ высших водных растений и изолинии максимальной нагрузки на стебель тростника в ньютонах (Н) в заливе Пенсгуба

1 — *Pragmites australis*, 2 — *Equisetum fluviatile*, 3 — *Eleocharis palustris*, 4 — *Polygonum amphibium*, 5 — *Potamogeton perfoliatus*, 6 — *Potamogeton natans*, 7 — изолинии максимальной нагрузки.

Разные группы высших водных растений способны произрастать при различной степени волнения. Нимфейные могут произрастать в тех местах литоральной зоны, где $V_{\text{дм}}$ не превышают 0,2 м/сек. Гелофиты и гидатофиты могут произрастать при больших динамических нагрузках, но только в тех местах, где $V_{\text{дм}}$ не способна перемещать грунты. Подвижные песчаные отложения способны перетирать корневые системы макрофитов и препятствовать их развитию. Макрофиты поселяются на песчаных

грунтах в тех местах, где $V_{\text{дм}}$ менее 0,2 м/сек, ибо при этой скорости начинается движение песчинок диаметром около 0,2 мм. Примесь гравийно-галечного материала увеличивает стабильность грунтов и повышает возможность укоренения и развития растений.

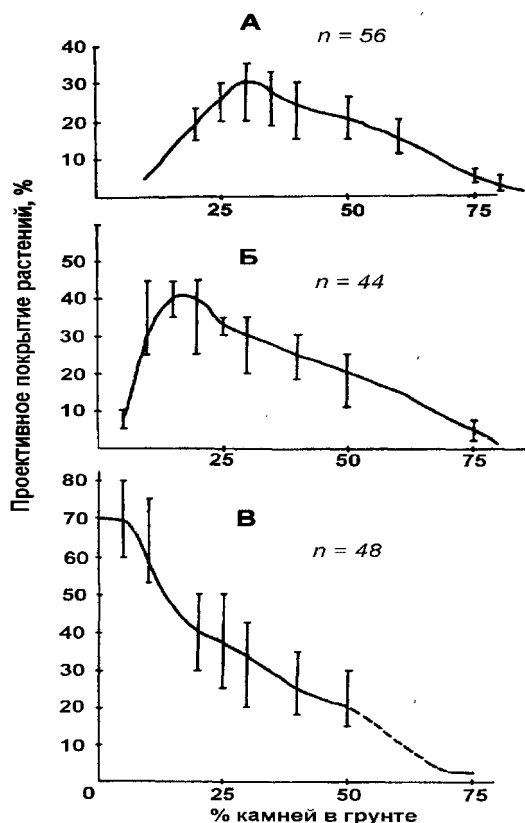


Рис. 5. Графики зависимости сомкнутости ценозов макрофитов от степени волнения и гранулометрического состава донных отложений

А — при волнении в 3—5 баллов, Б — при волнении в 1—2 балла, В — при волнении менее 1 балла.

Подводя итог, можно отметить, что подверженная волнению литораль резко снижает возможности макрофитов формировать ценозы. Разнообразие сообществ высших водных растений на прибойной литорали очень ограниченное. Группировки, как правило, простого строения с небольшим числом видов в травостое, растительный покров разреженный. Со своей стороны заросли макрофитов в очень малой степени способны рассеивать энергию волн и не могут быть использованы в качестве защиты берегов от разрушения волнами.

Список литературы

- Ковардаков С. А.* Движение воды как экологический фактор (на примере макрофитов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1983. 21 с.
- Ковардаков С. А., Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Попов А. Е.* Комплексная адаптация цистозир к градиентным условиям. Киев, 1985. 216 с.
- Ле Блон П., Майсек Л.* Волны в океане. М., 1981. Т. 1. 480 с.
- Наставление* гидрометеорологическим станциям и постам. Л., 1979. Вып. 7. Ч. 1. 476 с.
- Распопов И. М., Слепухина Т. Д., Воронцов Ф. Ф., Рычкова М. А.* Роль динамики вод в формировании биоценозов литорали оз. Кубенского // Тез. докл. III съезда Всес. гидробиол. об-ва. Рига, 1976. Т. 2. С. 235—236.
- Распопов И. М., Слепухина Т. Д., Воронцов Ф. Ф., Рычкова М. А.* Динамика вод и формирование биоценозов литорали (на примере оз. Кубенского) // Экология. 1978. № 8. С. 83—86.
- Распопов И. М., Слепухина Т. Д., Воронцов Ф. Ф., Доценко О. Н., Рычкова М. А.* Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озёр. Л., 1990. 114 с.
- Сорокина Н. Б., Двинских С. А., Морозова Г. В.* Роль динамического фактора в распределении высшей водной растительности на водохранилищах (на примере камских) // Высшие водные и прибрежно-водные растения: Тез. докл. I Всес. конф. (Борок, 7—9 сент. 1977 г.). Киев, 1977. С. 53—54.
- Chambers P. A.* Nearshore occurrence of submersed aquatic macrophytes in relation to wave action // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44. № 9. P. 1666—1669.
- Jupp B. P., Spence D. H. N.* Limitation on macrophytes in a eutrophic lake, Loch Leven. II. Wave action, sediments and water fowl grazing // J. Ecol. 1977. Vol. 65. P. 431—446.
- Gessner F.* Hydrobotanik. Berlin, 1955. Bd. 1. 517 S.
- Giziński A.* Typologia faunistyczna eutroficznych jezior Północnej Polski. Toruń. Uniwersytet Mikołaja Kopernika. 1974. 75 p.
- Giziński A.* Significance of benthal fauna as indicator of eutrophication degree in lakes // Verh. Int. Verein. Limnol. 1978. Bd. 20. Teil 2. S. 997—999.
- Hutchinson G. E.* A Treatise on Limnology. III Limnological Botany. New York, Sydney, Toronto, 1975. 660 p.
- Keddy P. A.* Quantifying within lake gradients of wave energy: interrelationships of wave energy, substrate particle size and shoreline plants in Axe Lake, Ontario // Aquat. Bot. 1982. Vol. 14. № 1. P. 41—58.
- Keddy P. A.* Wave disturbance on lakeshores and the within-lake distribution of Ontario's Atlantic coastal plain flora // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 656—660.
- Klinge I.* Über den Einfluß der mittleren Windrichtung auf das Verwachsen der Gewässer, nebst Betrachtung anderer von der Windrichtung abhängiger Vegetationserscheinungen im Ostbaltikum // Angler's Bot. Jarb. Leipzig. 1890. Bd. 11. № 4. S. 264—313.

ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МАТЕРИАЛОВ КОСМИЧЕСКОЙ СЪЁМКИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВОДНОЙ И БОЛОТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ОЗЁРАХ ОМСКОЙ ОБЛАСТИ (НА ПРИМЕРЕ ИК-САЛТАИМ-ТЕНИССКОЙ ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ)

Б. Ф. Свириденко, В. В. Дмитриев, А. В. Дмитриев

Омский государственный педагогический университет
644099 г. Омск, наб. Тухачевского, 14, ОмГПУ, химико-биологический факультет.
E-mail: botany@omgpu.omsk.edu

При изучении растительности водных экосистем перспективно интегрированное использование полевых флористико-геоботанических методов в сочетании с геоинформационными методами. Возможности исследования растительного покрова водоёмов из космоса на основе геоинформационных методов многократно повышают точность оценки пространственного размещения и некоторых количественных характеристик различных составляющих компонентов водной растительности на ценотическом и гиперценотическом уровнях. В то же время имеются существенные ограничения в применении космической съёмки для целей гидроботаники в сравнении с более широкими возможностями метода применительно к наземной растительности. В данной статье кратко рассмотрен опыт использования материалов космической съёмки для изучения растительного покрова в наиболее крупных пресных озёрах Омской области — Ик, Салтаим и Тенис.

С точки зрения гидроботаники наибольший интерес представляет одно из направлений космической деятельности человечества — дистанционное зондирование Земли из космоса (ДЗЗ). Использование ДЗЗ позволяет получать чрезвычайно ценную информацию о наземных объектах и явлениях в глобальном масштабе с высоким пространственным, временным и спектральным разрешением. Результаты, получаемые с использованием технологий ДЗЗ, зачастую либо вообще не могут быть получены традиционными наземными методами, либо потребуют колоссальных временных, человеческих и финансовых затрат. Данные технологии основаны на наличии функциональных зависимостей между физическими, химическими, биологическими и геометрическими свойствами наземных объектов и их излучательными и отражательными характеристиками в различных диапазонах электромагнитных волн.

В последние 10—20 лет технологии ДЗЗ всё чаще начинают рассматриваться как часть геоинформатики, геоинформационных технологий, геоинформационных систем (ГИС). Эта область настолько нова, что для неё даже отсутствует общепринятое название. Не претендуя на строгость ГИС можно определить как технологии, позволяющие, во-первых, собирать, хранить, распространять и анализировать пространственно-распределённую информацию, во-вторых, вести мониторинг и управлять пространственно-разнесёнными объектами и системами. Важной особенностью ГИС является возможность моделирования, а значит и прогнозирования процессов и явлений.

Для осознанного выбора источников космической информации исследователь должен иметь представление об основных характеристиках существующих на настоящий момент систем ДЗЗ, а также об отражательных и излучательных параметрах исследуемых объектов в различных частях спектра. Наиболее значимыми, с точки зрения ДЗЗ, являются следующие параметры: пространственное разрешение, полоса обзора, диапазон принимаемых частот, а также временные параметры — степень оперативности и регулярности съёмки. В современных экономических условиях существенной является также информация о стоимости (в рублях или другой валюте) получаемой информации (табл. 1).

Таблица 1. Основные параметры некоторых спутниковых систем дистанционного зондирования Земли

Название спутниковой системы	Спектральные диапазоны	Пространственное разрешение, м	Ширина полосы обзора, км	Периодичность	Примерная стоимость
1. NOAA	Вид. и ИК	1000	2000	2—3 кадра / сутки	Условно-бесплатный
2. MODIS	Вид. и ИК	250÷1000	1000	2—3 кадра / сутки	Условно-бесплатный
3. Meteor	Вид. и ИК	80	200	1 кадр / сезон	3000 руб. / кадр
4. LandSat	Вид. и ИК	15÷30	18	1 кадр / сезон	25÷120 \$ / кадр
5. Aster	Вид. и ИК	15÷90	180	1 кадр / сезон	25÷120 \$ / кадр
6. IRS	Вид. и ИК	5÷180	23÷141	1 кадр / сезон	100÷2700 Euro / кадр или фрагмент
7. Iconos	Вид.	1÷4	11	1 кадр / сезон	7÷50 \$ / кв.км
8. QuickBird	Вид.	0,61÷2,5	16,5	1 кадр / сезон	5000 \$ / кадр
9. Spot	Вид.	2,5÷20	60	1 кадр / сезон	2500÷4850 \$ / кадр
10. ERS	СВЧ	10÷30	100	35 дней	275÷3000 \$ / кадр или фрагмент
11. JERS	Вид., ИК, СВЧ	18	75	1 кадр / месяц	200÷2000 \$ / кадр или фрагмент
12. RadarSat	СВЧ	10÷100	50÷500	24 дня	2700÷5000 \$ / кадр

Примечание. Электронные адреса производителей информации: 1. <http://www.noaa.gov>; 2. <http://modis.gsfc.nasa.gov>; 3. <http://www.ntsomz.ru>; 4. <http://www.landsat.org>; 5. <http://asterweb.jpl.nasa.gov>; 6. <http://www.eurimage.com>; 7. <http://www.spaceimaging.com>; 8. <http://www.quickbird.ru>; 9. <http://www.spotimage.fr>; 10. <http://www.esrin.esa.it>; 11. <http://www.restec.or.jp/>; 12. <http://www.rsi.ca>. Номера адресов соответствуют номерам спутниковых систем.

Пространственное разрешение современных спутниковых приёмников (упрощённо — минимальные размеры наземного объекта, при которых он может быть различим), меняется в пределах от 60 см до 60 км на местности, данный параметр чаще всего указывается для подспутниковой точки земной поверхности. Полоса обзора показывает размеры части земной поверхности, помещающейся на одиночном снимке, данный параметр меняется от 10 км до 2000 км. Следует иметь в виду, что чем выше пространственное разрешение, тем меньше будет полоса обзора. По диапазонам принимаемых длин волн (λ) различают приёмники трёх типов: радиометры СВЧ диапазона $\lambda = 0,1\div 1000$ мм, радиометры инфракрасного (ИК) диапазона $\lambda = 0,8\div 100$ мкм и радиометры видимого (Вид.) диапазона $\lambda = 0,4\div 0,8$ мкм. Выбор рабочего диапазона определяется объектом исследования. Под временными параметрами обычно понимают оперативность и регулярность съёмки. Оперативность характеризуется минимальным временем, за которое приёмник может быть наведён на интересующий исследователя объект, данный параметр обычно важен для служб чрезвычайного реагирования и в биологических задачах не является определяющим. Регулярность съёмки характеризуется периодичностью, с которой получают изображения одно и того же участка земной поверхности, данный параметр меняется примерно от 11 часов (2—3 кадра в сутки) до нескольких месяцев (1 кадр за сезон). Следует также иметь в виду, что высокая повторяемость как правило означает низкое пространственное разрешение — не лучше 250 м на местности. Далее в табл. 1 приведены перечисленные параметры для основных «открытых» систем ДЗЗ, доступных на коммерческой или бесплатной основе. Стоит внести несколько уточнений. В таблице приве-

дены далеко не все спутниковые системы ДЗЗ, а те которые чаще всего используются. Стоимость платных снимков зависит от многих факторов и заранее предсказать её трудно, условно-бесплатные кадры можно скачивать по сети Internet — в этом случае необходимо заключить договор о сотрудничестве с держателем информации и иметь хороший трафик. Периодичность съёмки может быть значительно улучшена, т.е. снимки можно получать чаще, но за дополнительную оплату. Российское законодательство накладывает неразумное ограничение на использование спутниковых данных — без проблем с секретностью допускается использование изображений с разрешением на местности не лучше 2 м. В табл. 2 приведены примерные направления использования радиометров различного диапазона.

Таблица 2. Возможные направления использования спутниковых приёмников различного диапазона

Исследуемый объект	Используемые диапазоны
Океан	СВЧ, Вид.
Лёд	СВЧ
Почвы разного типа	СВЧ, ИК, Вид.
Атмосфера	СВЧ, ИК
Континентальные водоёмы (реки, озёра и т.д.)	ИК
Растительность (на поверхности суши, воды)	ИК, Вид.

Изучение флоры и растительности водоёмов Ик-Салтаим-Тенисской озёрно-речной системы наземными методами было начато в летний сезон 2001 г. и продолжено в августе 2004 г. В качестве руководств использованы методики, приведённые в работах А. Г. Воронова (1973), В. М. Катанской (1981), В. М. Катанской, И. М. Распопова (1983), И. М. Распопова (1985). Определение ботанических образцов и составление таксономического списка сосудистых растений проведено преимущественно по «Флоре Сибири» (1989—2003). В работе использованы подходы к классификации континентальноводной и болотной растительности, а также к классификации гиперценотических единиц растительного покрова водоёмов, представленные в работах одного из авторов (Свириденко, 2000, 2001а, б, 2003).

Изученная система расположена на западе Омской области в пределах юго-западной окраины Западно-Сибирской равнины. Начинается система с истоков малой речки Яман (протяжённость до 50 км), впадающей в оз. Ик. Из данного озера имеется временная протока Китерма, впадающая в оз. Салтаим, соединённое проливом шириной до 2 км с оз. Тенис. Таким образом, озёра Салтаим и Тенис представляют собой единый озёрный водоём, именуемый в статье также Салтаим-Тенис. Из оз. Тенис берёт начало речка Оша, относящаяся к левобережной части бассейна Иртыша. Краткое описание морфометрии озёр и общие сведения о их растительности имеются в работах А. И. Пинчук (1957), А. Г. Поползина (1967) и в Советском энциклопедическом словаре (1982).

Основное внимание было уделено флористическим исследованиям озёр Ик, Салтаим-Тенис, тогда как на остальных водоёмах сбор полевых данных осуществлялся в ходе рекогносцировочных маршрутов. Были изучены флора и растительность рек Яман, Китерма, истоков р. Оша. К настоящему времени опубликованы отдельные материалы по флоре и растительности озёр Ик, Салтаим и Тенис (Габки, Свириденко, 2004; Свириденко, Дмитриев, 2004).

Всего в изученных водоёмах (включая периферические сплавины и заболоченный залив Челдак на северо-западе оз. Салтаим) зарегистрирован 71 вид макроскопических растений, относящихся к 48 родам, 37 семействам и 5 отделам. К водорослям относится 3 вида из 2 родов, 2 семейств, 2 отделов, к высшим растениям — 68 видов из 46 родов, 35 семейств, 3 отделов. Максимальным таксономическим разнообразием отличается отдел *Magnoliophyta*, который объединяет 89,2% семейств, 91,6% родов и 93% видов. Остальные отделы представлены ограниченно.

Гидрофильное ядро изученной флоры, в которое входят только собственно водные (гидрофильные) и прибрежно-водные (гидрогидрофильные) виды, включает 47 видов (66,2%). Имеется также значительная группа гигромезофильных видов (14, или 19,7%), поселяющихся наряду с мезофитами и гигрофитами на тростниковых сплавинах (лабзах) в группировках болотной растительности озёр Салтаим и Тенис. Во флоре водоёмов выделяются 2 группы видов, соответствующие типу континентальноводной макрофитной растительности и типу болотной растительности. По отношению к условиям минерального питания преобладают мезотрофные и мезоевтрофные виды, обычные в водоёмах лесостепной зоны Омской области. Мезоевтрофный характер имеет и болотная ценофлора, что определяется типом болот периферической части оз. Салтаим-Тенис, которые относятся к травяному мезо-евтрофному классу болотных формаций.

Высокое таксономическое разнообразие макроскопических растений отмечено в речке Яман (55 видов, или 77,5% общего видового состава). Эта речка при равных с озёрами значениях максимальных глубин (до 2—5 м) отличается минимальной минерализацией воды, слабым влиянием волновой деятельности на растения, значительным уровнем поступления биогенных элементов с водосборной поверхности. В крупном оз. Салтаим-Тенис, а также в пределах небольших по протяжённости участках речки Китерма и истоков р. Оша видовое богатство примерно равноценное (по 46—47 видов). Минимальным видовым богатством макроскопических растений отличается оз. Ик (36 видов, или 50,7%).

В составе флоры 24 вида (33,1%) отличаются свойствами доминантов и субдоминантов, участвуя в формировании группировок водной макрофитной растительности или формаций болотной растительности. Основное число видов-доминантов и субдоминантов, имеющих первостепенное значение в формировании растительных группировок и в продуцировании первичного органического вещества в водоёмах, представлено в отделе *Magnoliophyta* (более 28,2% от общего состава).

Максимальной парциальной активностью отличаются 8 видов: тростник южный, рдест гребенчатый, клубнекамыш приморский, камыш Табернемонтана, рогоз узколиственный, ежеголовник прямой, ежеголовник всплывший, ряска трёхдольная. Эти виды распространены во многих водоёмах, занимая в них значительные площади при высоком проективном покрытии в группировках. Умеренная парциальная активность характерна для 6 видов (телиптерис болотный, роголистник полупогруженный, пузырчатка обыкновенная, сусак зонтичный, телорез обыкновенный, рогоз Лаксмана). Остальные виды имеют в изученных водоёмах низкую парциальную активность. Они выступают ассектаторами в различных группировках. В целом ценогическое богатство макрофитной растительности изученных водоёмов невелико. Всего выявлены группировки, принадлежащие 19 формациям, которые распределены по 4 классам формаций и 2 типам растительности (табл. 3).

В пределах типа континентальноводной макрофитной растительности синтаксономически более разнообразен класс гелофитной (надводной) растительности, представленный 10 формациями. Первостепенное значение среди формаций данного класса по размерам занимаемой площади и годовой продукции имеют группировки, относящиеся к гидрофильной субформации *Phragmiteta australis*. Ценозы тростника южного повсеместно распространены на водоёмах района исследований.

В оз. Ик также большое значение принадлежит группировкам *Typheta angustifoliae*, *Bolboschoeneta maritimi*, *Scirpeta tabernaemontani*. На речках основное значение наряду с ними имеют формации *Typheta laxmannii*, *Sparganieta emersi*, *Sparganieta erecti*. На втором месте по ценогическому разнообразию находится класс гидатофитных формаций. Подводная растительность представлена группировками, относящимися 7 формациям. Ведущее значение в озёрах и речках имеет формация *Potamogetoneta pectinati*. Для рек также существенное значение имеют формации *Ceratophylleta submersi*, *Stratioteta aloides*, *Potamogetoneta perfoliati*, *Potamogetoneta trichoides*. Класс плейстофитной (наводной) растительности включает только формацию *Nuphareta luteae*, причём группировки кубышки жёлтой связаны исключительно с речками района исследований (р. Яман).

Таблица 3. Ценотическое разнообразие континентальноводной макрофитной и болотной растительности водоёмов Ик-Салтаим-Тенисской озёрно-речной системы

Формация	Водоёмы					
	Ик	Салтаим	Тенис	Яман	Китерма	Оша (истоки)
Тип 1. Континентальноводная макрофитная растительность						
1. Класс гидатофитных формаций (подводная растительность)						
<i>Chareta fragilis</i>	-	-	-	+	-	-
<i>Ceratophylleta submersi</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Stratioteta aloides</i>	-	+	-	+	-	-
<i>Lemneta trisulcae</i>	-	-	-	+	+	+
<i>Potamogetoneta pectinati</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Potamogetoneta perfoliati</i>	+	-	-	+	+	+
<i>Potamogetoneta trichoides</i>	-	-	-	+	-	-
2. Класс плейстофитных формаций (наводная растительность)						
<i>Nuphareta luteae</i>	-	-	-	+	-	-
3. Класс гелофитных формаций (надводная растительность)						
<i>Equiseteta fluviatilis</i>		-	-	+	-	-
<i>Butometeta umbellati</i>	+	-	-	+	+	+
<i>Sagittarieta sagittifoliae</i>		-	-	+	-	+
<i>Bolboschoeneta maritimi</i>	+	-	-	+	+	+
<i>Scirpeteta tabernaemontani</i>	+	-	-	+	+	+
<i>Phragmiteta australis</i> (гидрофильная субформация)	+	+	+	+	+	+
<i>Typheta angustifoliae</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Typheta laxmannii</i>	-	-	-	+	-	-
<i>Sparganieta emersi</i>	-	-	-	+	+	+
<i>Sparganieta erecti</i>	-	-	-	+	+	+
Тип 2. Болотная растительность						
4. Класс травяных мезо-евтрофных болотных формаций						
<i>Phragmiteta australis</i> (гидрофильная субформация)	-	+	+	-	-	-
Всего формаций	7	6	4	17	9	11

Примечание. Знаком (+) отмечено наличие группировок формации в водоёме.

В пределах типа болотной растительности распространение получили группировки из класса травяных мезо-евтрофных болотных формаций, относящиеся к гидрофильной субформации *Phragmiteta australis*. Под этой субформацией заняты значительные площади в оз. Салтаим-Тенис.

Максимальное ценотическое разнообразие характерно для рек района исследований. В реках выявлено от 9 до 17 формаций (в среднем 12), тогда как в крупных озёрах обнаружено только по 4—7 формаций (в среднем 6 формаций). Повышенное ценотическое разнообразие речной растительности, вдвое превышающее ценотическое разнообразие озёрной растительности, связано с комплексом факторов среды. В условиях речных экосистем региона водная среда более обеспечена биогенными элементами за счёт поверхностного стока, лучше аэрируется в зимний сезон и практически не подвержена сильным ветровым течениям. Краткое описание основных ассоциаций растительности озёр приведено в табл. 4.

Таблица 4. Ценотический состав основных формаций растительности озёр Ик-Салтаим-Тенисской озёрно-речной системы

Формация	Ассоциация	Виды-ассектаторы
Тростниковая (водная) <i>Phragmites australis</i> (гидрофильная субформация)	1. Тростниковая чистая (<i>Phragmites australis</i>). Развивается в диапазоне глубин 0,2—1,5(2,0) м на серых илах, заиленных песках.	—
	2. Тростниковая с ряской трёхдольной (<i>Phragmites australis</i> — <i>Lemna trisulca</i>). Развивается в диапазоне глубин 0,0—0,2 м на песчано-илистых грунтах.	<i>Typha angustifolia</i> , <i>Scirpus tabernaemontani</i> , <i>Butomus umbellatus</i> , <i>Persicaria amphibia</i> , <i>Lemna minor</i> , <i>Utricularia vulgaris</i> , <i>Ceratophyllum submersum</i> , <i>Cladophora glomerata</i>
	3. Тростниковая с рогозом узколистным, телорезом обыкновенным, и роголистником полупогруженным (<i>Phragmites australis</i> + <i>Typha angustifolia</i> — <i>Stratiotes aloides</i> — <i>Ceratophyllum submersum</i>). Отмечена в малых заливах среди тростниковых сплавин в диапазоне глубин 1,0—2,0 м на чёрных и грубогетитных илах.	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> , <i>Lemna minor</i> , <i>Lemna trisulca</i> , <i>Utricularia vulgaris</i>
	4. Тростниковая с роголистником полупогруженным (<i>Phragmites australis</i> — <i>Ceratophyllum submersum</i>). Отмечена в протоках среди тростниковых сплавин в диапазоне глубин 1,0—2,0 м на чёрных илах.	<i>Lemna trisulca</i> , <i>Utricularia vulgaris</i>
Узколистнорогозовая <i>Typheta angustifoliae</i>	1. Узколистнорогозовая чистая (<i>Typha angustifolia</i>). Отмечена в диапазоне глубин 0,3—1,0 м на песчано-илистых грунтах.	—
	2. Узколистнорогозовая с роголистником полупогруженным (<i>Typha angustifolia</i> — <i>Ceratophyllum submersum</i>). Развивается в заливах и протоках в диапазоне глубин 0,5—1,0 м на чёрных илах.	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> , <i>Lemna minor</i> , <i>Lemna trisulca</i> , <i>Utricularia vulgaris</i>
Камышовая (Табернемонтана) <i>Scirpeta tabernaemontani</i>	1. Камышовая (Табернемонтана) чистая (<i>Scirpus tabernaemontani</i>). Отмечена на мелководьях 0,1—0,4 м на песчаных и песчано-илистых грунтах в периодически пересыхающих периферических частях акваторий.	—
	2. Камышовая (Табернемонтана) с тростником южным (<i>Scirpus tabernaemontani</i> + <i>Phragmites australis</i>). Распространена по периодически пересыхающей периферии озёр в диапазоне глубин 0,0—0,2 м на песчаных и песчано-илистых грунтах.	<i>Butomus umbellatus</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Alisma gramineum</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Triglochin maritima</i> , <i>Carex riparia</i> , <i>Alisma plantago-aquatica</i> , <i>Sium latifolium</i> , <i>Oenanthe aquatica</i>
Клубнекамышовая <i>Bolboschoeneta maritimi</i>	1. Клубнекамышовая чистая (<i>Bolboschoenus maritimus</i>). Отмечена локально по периодически пересыхающим окраинам озёр в диапазоне глубин 0,0—0,4 м на песчаных и песчано-илистых грунтах.	<i>Phragmites australis</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Triglochin maritima</i> , <i>Carex riparia</i> , <i>Alisma plantago-aquatica</i> , <i>Sium latifolium</i> , <i>Oenanthe aquatica</i> , <i>Potamogeton pectinatus</i> , <i>Lemna minor</i> , <i>Lemna trisulca</i>
Гребенчатордестовая <i>Potamogetoneta pectinati</i>	1. Гребенчатордестовая чистая (<i>Potamogeton pectinatus</i>). Развивается на открытых плёсах в диапазоне глубин 1,0—2,5 м на серых, тёмно-серых и чёрных илах.	<i>Potamogeton perfoliatus</i> , <i>Cladophora glomerata</i>

Продолжение табл. 4

Формация	Ассоциация	Виды-ассектаторы
Тростниковая (болотная) <i>Phragmites australis</i> (гигрофильная субформация)	1. Тростниковая с телиптерисом болотным и повоем заборным (<i>Phragmites australis</i> — <i>Calystegia sepium</i> + <i>Thelypteris palustris</i>). Распространена на тростниковых торфяных сплавинах мощностью 0,2— 1,5(2,0) м.	<i>Stellaria crassifolia</i> , <i>Atriplex littoralis</i> , <i>Persicaria hydropiper</i> , <i>Galium palustre</i> , <i>Galium ruprechtii</i> , <i>Solanum dulcamara</i> , <i>Salix cinerea</i> , <i>Salix pentandra</i> , <i>Rorippa palustris</i> , <i>Lythrum salicaria</i> , <i>Lythrum virgatum</i> , <i>Epilobium palustre</i> , <i>Utricularia vulgaris</i> , <i>Lycopus europaeus</i> , <i>Scutellaria galericulata</i> , <i>Carex pseudocyperus</i> , <i>Scolochloa festuacea</i> , <i>Typha latifolia</i>

Результаты оценки степени зарастания озёр надводной (гелофитной континентально-надводной и болотной) растительностью, выполненной при совмещении полевых методов и глазомерного дешифрирования космических снимков, приведены в табл. 5.

Таблица 5. Степень зарастания озёр Ик-Салтаим-Тенисской системы надводной растительностью

Озеро	Общая акватория озёр, км ²	Площадь надводной растительности, км ²			Степень зараста- ния акватории, %
		всего	в том числе		
			водной	болотной	
Ик	74,35	5,85	5,85	—	7,7
Салтаим (без залива Челдак)	168,39	26,39	2,84	23,55	15,7
Залив Челдак	43,64	41,77	1,68	40,09	95,7
Тенис	143,71	29,96	1,07	28,89	20,8

Для дифференциации акваторий, занятых гелофитными (надводными) группировками водного и болотного типов растительности нами привлечены материалы космической съёмки. В работе использовано многоканальное изображение Земли из космоса, полученное радиометром Aster (Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflectance Radiometer), который установлен на спутнике Terra. Aster состоит из трёх подсистем, принимающих излучение в разных участках спектра: VNIR — видимого и ближнего ИК излучения, SWIR коротковолнового ИК и TIR — теплового ИК. В табл. 6 приведены длины волн, динамический диапазон и наземное разрешение всех каналов.

Таблица 6. Характеристики радиометра ASTER

Подсистема	Номер канала	Спектральный диапазон, мкм	Пространственное разрешение, м	Динамический диапазон, бит
VNIR	1	0,52—0,60	15	8
	2	0,63—0,69		
	3	0,78—0,86		
	4	0,78—0,86		
SWIR	5	1,600—1,700	30	8
	6	2,145—2,185		
	7	2,185—2,225		
	8	2,235—2,285		
	9	2,295—2,365		
	10	2,360—2,430		
TIR	11	8,125—8,475	90	12
	12	8,475—8,825		
	13	8,925—9,275		
	14	10,25—10,95		
	15	10,95—11,65		

Снимок был сделан 03 сентября 2000 г. в 6 часов 51 минуту мирового времени, что соответствует 13 часам 51 минуте местного омского времени. На момент съёмки горизонтальные координаты Солнца для центра кадра составляли: высота 41,1555 градусов, азимут 173,844 градуса. Это означает, что момент съёмки практически, с точностью до получаса, совпадает с моментом местного полдня, то есть кадр получен при оптимальной освещённости сцены и может оказаться весьма информативным. Для изучения были использованы фрагменты кадров, охватывающие изображение прибрежной части Салтаим-Тенисской системы южнее пролива между озёрами, а также прибрежную восточную часть оз. Ик (рис. 1).

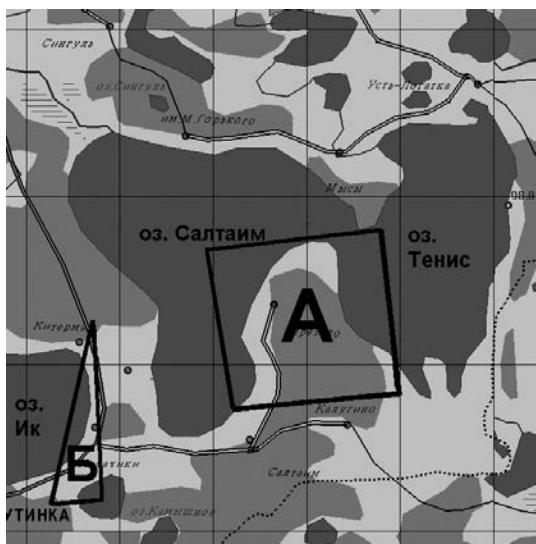


Рис. 1. Схема размещения изучаемых фрагментов кадров спутникового изображения Ик-Салтаим-Тенисской системы (А — на оз. Салтаим-Тенис, Б — на оз. Ик)

На рис. 2 приведён фрагмент изображения с наложенными координатной сеткой и масштабной линейкой. Географические координаты приведены в проекции UTM, зона N43, геоид WGS84. Фрагмент является цветосинтезированным RGB изображением, полученным с использованием трёх первых каналов в комбинации 2—3—1.

С использованием данного снимка был разработан алгоритм автоматической классификации открытой водной поверхности, болотной и надводной (гелофитной) растительности, а также лесной и луговой (включая агроценозы) растительности суши. Конечной целью было выделение пяти основных классов поверхностей: 1 — открытая водная поверхность; 2 — тростниковые группировки континентальноводного типа растительности; 3 — тростниковые группировки болотного типа растительности; 4 — осиново-берёзовые леса на прилегающей суши; 5 — луговые ценозы и агроценозы на прилегающей суши.

За основу был взят метод обучаемой классификации по минимальному спектральному расстоянию (Кашкин, Сухинин, 2001). Поскольку разделяемые поверхности имеют близкие спектральные характеристики, для более уверенной классификации были созданы три дополнительных слоя: слой цифровой модели рельефа, слой буферной зоны вокруг открытой водной поверхности и слой дифференциального вегетативного индекса с использованием 2-го и 3-го каналов (см. табл. 6). В окончательном варианте классификация происходила по 18 слоям. Кроме того, на исходном изображении были выделены модельные участки (от 2 до 7 на каждый класс), которые однозначно можно отнести к какому-либо из выделяемых классов.

Разработанный алгоритм классификации был применён к спутниковому изображению территории. Для исключения ошибок обработке подвергалась только изображение акватории озёр и узкой полосы прилегающей суши. Полученное классифицированное изображение было подвергнуто процедуре генерализации в квадрате 7×7 пикселей (105×105 метров) по правилу максимума (Руководство..., 2000).

Проверка работоспособности алгоритма была выполнена при классификации фрагмента спутникового изображения прибрежной части оз. Ик (рис. 3). На основе полевого изучения было установлено, что характерной особенностью данного озера является отсутствие торфяной сплавины и тростниковых группировок болотного типа растительности, следовательно, если классификация покажет отсутствие класса 3, то алгоритм можно считать удачным.

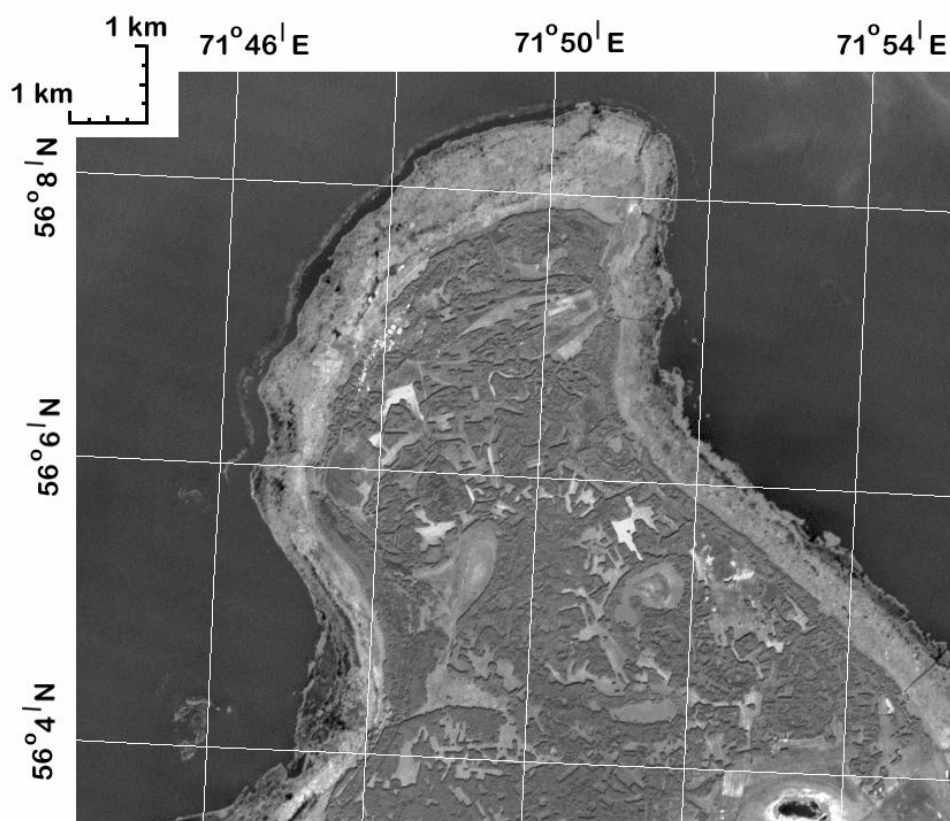


Рис. 2. Фрагмент спутникового изображения Салтаим-Тенисской озёрной системы (прибрежная часть южнее пролива между озёрами Салтаим и Тенис)

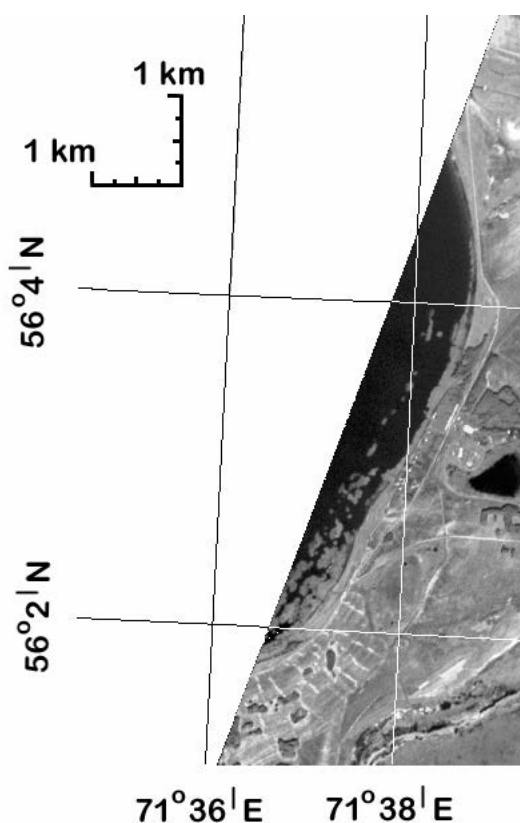


Рис. 3. Фрагмент спутникового изображения оз. Ик (прибрежная восточная часть)

На рис. 4 приведён конечный результат — фрагмент классифицированного изображения Салтаим-Тенисской системы, совпадающий по области перекрытия с рис. 2. Центральная белая область на рис. 4 соответствует суше, удалённой от акватории озёр и исключённой из классификации. На рис. 5 приведён фрагмент классифицированного спутникового изображения прибрежной части оз. Ик. Как видно, изображение действительно не содержит класс 3 — тростниковые группировки болотного типа растительности. Таким образом, предложенный алгоритм классификации можно считать работоспособным. Более того, классифицированное изображение показало широкое распространение тростниковых группировок водного типа растительности (тростниковой гидрофильной субформации) среди ценозов тростниковой болотной (гидрофильной) субформации на торфяных

сплавинах оз. Салтаим-Тенис. Широкая полоса сплавины (300—2000 м) при глазомерной оценке спутниковых изображений рассматривались как гомогенная, а в силу недоступности для наземного изучения полевые данные о реальных размерах водно-болотных тростниковых микрокомбинаций отсутствовали для большей части площади сплавины. Классы поверхностей на рисунках 4 и 5 соответствуют ранее установленным: 1 — открытая водная поверхность; 2 — тростниковые группировки континентальноводного типа растительности; 3 — тростниковые группировки болотного типа растительности; 4 — осиново-берёзовые леса, 5 — луговые ценозы и агроценозы.

По результатам классификации можно определить некоторые характеристики интересующих нас покрытий (выделенных на снимках в процессе автоматической классификации типов контуров). С этой целью были определены площади пяти типов покрытий, присутствующих на всём использованном снимке и вошедших в выделенную прибрежную часть системы Ик-Салтам-Тенис. С использованием стандартной процедуры, предусмотренной в программном пакете ENVI, были оценены относительные погрешности классификации поверхностей, занятых водной и болотной растительностью (табл. 7).

Таблица 7. Результаты оценки погрешности процедуры классификации

Номер класса	Название класса	Относительная погрешность классификации, %
2	Тростниковые группировки континентальноводного типа растительности	16,9
3	Тростниковые группировки болотного типа растительности	14,7

Таким образом, относительная погрешность при классификации контуров тростниковой водной и тростниковой болотной растительности на основе программного пакета ENVI составляет не более 15—17%.

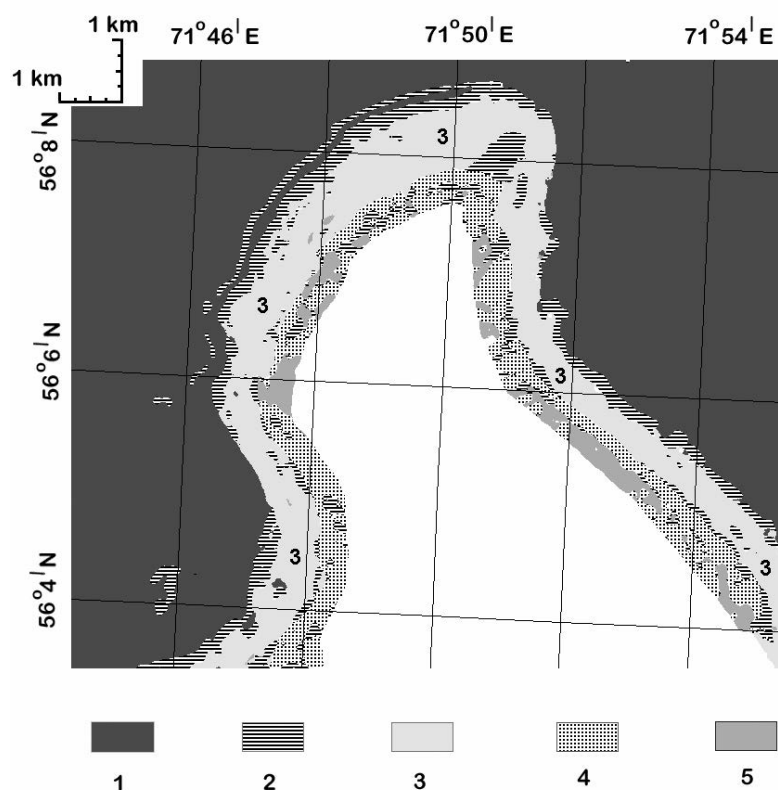


Рис. 4. Фрагмент классифицированного спутникового изображения Салтаим-Тенисской озёрной системы (прибрежная часть южнее пролива)

Обозначения в тексте. На рисунке цифрой 3 обозначен соответствующий класс поверхности.

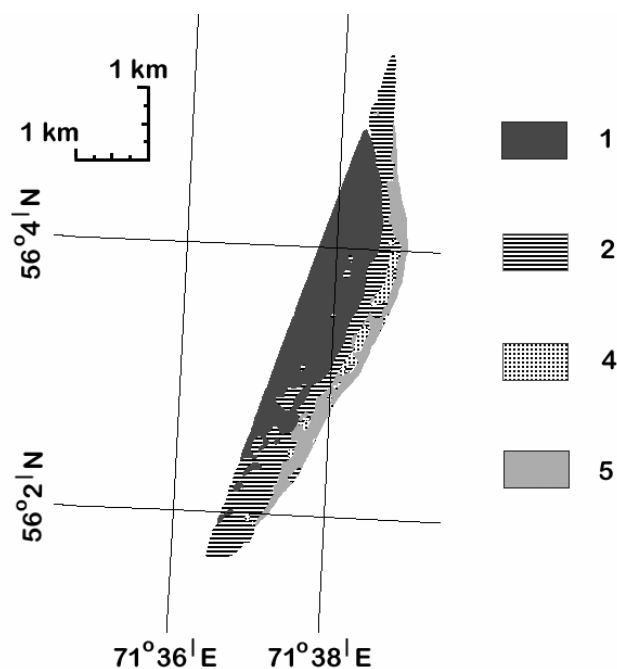


Рис. 5. Фрагмент классифицированного спутникового изображения оз. Ик (прибрежная восточная часть)
Обозначения в тексте.

Экологическое значение болотной растительности в оз. Салтаим-Тенис очень велико. В первую очередь, важно наличие широкой, до 300—1000 м, а на отдельных участках и более 2000 м полосы тростниковой сплавины (лабзы), которая является естественной преградой для несанкционированного вмешательства человека в Салтаим-Тенисскую экосистему. Залив Челдак в оз. Салтаим занят тростниковыми сообществами более чем на 95%, в том числе болотная растительность занимает 91,9% акватории залива.

Обширные тростниковые болота с торфяной залежью мощностью 0,5—1,5(2) м могли сформироваться в лесостепном климате не менее, чем за несколько тысяч лет, поскольку скорость торфонакопления в лесостепных болотах Западной Сибири не превышает нескольких десятых миллиметра в год (Болота..., 1971). Важнейшим условием образования торфяника с развитой на нём болотной тростниковой растительностью является особый гидрологический режим оз. Салтаим-Тенис, для которого характерна относительно высокая естественная стабильность уровня. В многоводные фазы внутривековых и многовековых трансгрессивно-регрессивных циклов общей увлажнённости Западной Сибири в этом озере не происходил существенный подъём уровня, так как излишки воды система отдавала в р. Оша. В маловодные фазы циклов это озеро получало гарантированное количество воды по речкам-притокам с обширного залесенного водосбора, поэтому его уровень также существенно не снижался.

Напротив, оз. Ик характеризуется более динамичным уровнем. Изменения глубины оз. Ик в течение трансгрессивно-регрессивных циклов происходили в широком диапазоне (1—3 м). В фазы максимального наполнения оз. Ик существовал сток по протоке Китерма в оз. Салтаим. Эти фазы чередовались с фазами пересыхания, когда в обсохшей озёрной котловине сохранялся только узкий мелкий водоток. Со сменой фаз береговая линия смещалась внутри озёрной котловины на сотни и тысячи метров относительно современного положения, что не позволяло развиваться процессам заболачивания периферии оз. Ик.

Для всех озёр системы не менее важной особенностью растительности является развитие сообществ гребенчатордестовой формации *Potamogetoneta pectinati*. Гребенчатордестовые группировки развиваются в открытой части акватории озёр в диапазоне глубин 1,0—2,5 м на серых, тёмно-серых и чёрных илах. Особенностью биологии вида-доминанта — рдеста гребенчатого, является отчётливо выраженная двухлетняя цикличность вегетации. В 2004 г. рдест гребенчатый во всех трёх озёрах почти не вегетировал. Лишь в отдельных мелководных заливах и единично в открытой акватории были отмечены фрагменты группировок этого вида. Популяции рдеста гребенчатого в годы покоя представлены многочисленными, мелкими (0,5—1,5 см), богатыми крахмалом клубнями, залегающими под слоем донных илов мощностью 0,2—0,4 м. По данным специалистов рыбопромысловых бригад, зарастание рдестом гребенчатым открытой части акватории изучаемых озёр происходит в нечётные годы. Массовое развитие гребенчатордестовых

группировок отмечалось, например, в 2003 и 2001 годы, когда степень зарастания открытой акватории озёр Салтаим и Тенис достигала 20—50%. Для оз. Ик ориентировочная площадь зарастания акватории рдестом гребенчатым определена в 2001 г. в 1,31 км² (Габки, Свириденко, 2004). При дешифрировании космических снимков визуальным и автоматическим способами группировки гребенчатордестовой формации не были выявлены. В связи с этим необходима дальнейшая разработка методов дистанционного исследования фитоценозов формаций гидатофитного класса в крупных озёрах региона.

В число задач входило изучение возможностей применения материалов космической съёмки для выявления надфитоценотических единиц растительности водоёмов. В связи со спецификой рельефа котловин озёр и речных долин их растительность имеет специфичную структурно-топографическую организацию. В пределах акваторий, относительно однородных по совокупности абиотических условий, отмечаются устойчивые сочетания растительных группировок, которые принадлежат двум или нескольким формациям. Нередко также фитоценозы и их фрагменты образуют контуры, вытянутые вдоль береговой линии. При этом длина контуров может многократно (на 1—2 и более порядков) превышать ширину. В данном случае, в целях изучения и картирования растительности акваторий целесообразно использовать надфитоценотические (гиперценотические) категории. Существует большое разнообразие подходов к изучению гиперценотических единиц растительности. В статье рассматриваются 2 уровня организации таких единиц, соответствующие микро- и мезокомбинациям фитоценозов. Микрокомбинациями называют закономерно повторяющиеся сочетания фитоценозов или их фрагментов, распределение которых в пространстве обусловлено микрорельефом и связанными с ним почвенными различиями. Существование микрокомбинаций водных растительных группировок, в отличие от наземных, чаще вызвано динамикой растительного покрова (экзо- и эндогенными сукцессиями), и реже связано с микрорельефом. Компонентами микрокомбинаций являются фитоценозы и их фрагменты, относящиеся к разным синтаксонам. Структурным элементом микрокомбинации служит минимальный территориальный выдел (элементарная микрокомбинация), который выявляет её полный синтаксономический состав и пространственную структуру. Приводим типы сочетаний (микрокомбинаций) растительных группировок на уровне формаций. Компоненты микрокомбинаций объединены двухконечной стрелкой.

Территориальными гиперценотическими единицами второго уровня сложности считают мезокомбинации. Под мезокомбинацией понимается закономерно повторяющееся чередование сообществ (или их микрокомбинаций), связанное преимущественно с формами мезорельефа. Развитие мезокомбинаций в водоёмах обусловлено подводным склоновым рельефом депрессий (котловин, русел). Такие мезокомбинации имеют полосчатую структуру, их компоненты ориентированы параллельно береговой линии и последовательно сменяются по мере нарастания глубины.

При исследовании состава и структуры мезокомбинаций нами был использован метод составления экологических профилей зарастания. В целях общего обзора состава и структуры озёрной растительности ограничимся описанием мезокомбинаций на уровне формаций растительности. Графическое описание состава и структуры конкретной мезокомбинации представляет собой последовательный перечень компонентов (формаций и их сочетаний — микрокомбинаций), сменяющихся по профилю нарастания глубины. Градиент глубины указывается одноконечными стрелками. Изобатные диапазоны распространения компонентов показаны цифрами в скобках (Свириденко, 2000).

Растительность оз. Ик преимущественно сложена трёхкомпонентными монотипными мезокомбинациями, состоящими из группировок формаций континентальноводного типа. Распространённые на озёрах Салтаим и Тенис трёхкомпонентные мезокомбинации являются политипными, так как они сложены группировками, принадлежащими континентальноводному и болотному типам растительности. Ниже приведено описание мезокомбинаций водной макрофитной растительности секторов акваторий озёр.

Мезокомбинации растительности оз. Ик.

1. Трёхкомпонентная монотипная мезокомбинация: формация камышовая (Табернемонтана) *Scirpeta tabernaemontani* (0,0—0,4 м) ↔ субформация тростниковая (водная) *Phragmiteta australis* (0,0—0,4 м) ↔ формация узколистнорогозовая *Typheta angustifoliae* (0,0—0,4 м) → субформация тростниковая (водная) *Phragmiteta australis* (0,4—1,5 м) → формация гребенчатордестовая *Potamogetoneta pectinati* (1,5—2,5 м). Данная мезокомбинация сформирована по восточной и западной литорали озера и является основной.

2. Трёхкомпонентная монотипная мезокомбинация: формация клубнекамышовая *Bolboschoeneta maritimi* (0,0—0,4 м) ↔ субформация тростниковая (водная) *Phragmiteta australis* (0,0—0,4 м) → субформация тростниковая (водная) *Phragmiteta australis* (0,4—1,1 м) → формация гребенчатордестовая *Potamogetoneta pectinati* (1,1—2,5 м). Данная мезокомбинация сформирована на северо-востоке литорали озера.

3. Гомогенная растительность: формация гребенчатордестовая *Potamogetoneta pectinati* (0,4—2,5 м). Эта растительность представлена на юге литорали озера.

Мезокомбинации растительности оз. Салтаим.

1. Трёхкомпонентная политипная мезокомбинация: субформация тростниковая (болотная) *Phragmiteta australis* (0,0—1,5 м) → субформация тростниковая (водная) *Phragmiteta australis* (1,5—2,0 м) → формация гребенчатордестовая *Potamogetoneta pectinati* (2,0—2,5 м). Данная мезокомбинация сформирована по всей периферии литорали озера и является основной.

2. Трёхкомпонентная политипная мезокомбинация: субформация тростниковая (болотная) *Phragmiteta australis* (0,0—1,5 м) → формация узколистнорогозовая *Typheta angustifoliae* (1,5—2,0 м) → формация гребенчатордестовая *Potamogetoneta pectinati* (2,0—2,5 м). Данная мезокомбинация сформирована в протоках залива Челдак.

Мезокомбинации растительности оз. Тенис.

1. Трёхкомпонентная политипная мезокомбинация: субформация тростниковая (болотная) *Phragmiteta australis* (0,0—1,5 м) → субформация тростниковая (водная) *Phragmiteta australis* (1,5—2,0 м) → формация гребенчатордестовая *Potamogetoneta pectinati* (2,0—2,5 м). Данная мезокомбинация сформирована по всей периферии литорали озера и является основной.

2. Трёхкомпонентная политипная мезокомбинация: субформация тростниковая (болотная) *Phragmiteta australis* (0,0—1,5 м) → формация узколистнорогозовая *Typheta angustifoliae* (1,5—2,0 м) → формация гребенчатордестовая *Potamogetoneta pectinati* (2,0—2,5 м). Данная мезокомбинация сформирована в заливах на северо-западе литорали озера.

Таким образом, на основе полевого наземного изучения гиперценотических единиц растительности, выполненного на уровне формаций, были в общих чертах выражены состав и структура гиперценотических единиц растительного покрова озёр Ик-Салтаим-Тенисской озёрно-речной системы. Как видно на рис. 4 автоматическая классификация поверхностей отчётливо выделила только 2 компонента гетерогенных мезокомбинаций растительности (полосчатое сочетание континентальноводных тростниковых группировок с болотными тростниковыми группировками). Кроме того данный метод позволит выявить ценотическую неоднородность в пределах заболоченной полосы растительности оз. Салтам-Тенис и подтвердил существование здесь микрокомбинаций с участием компонентов подобного же состава — мозаичное сочетание континентальноводных тростниковых группировок с болотными тростниковыми группировками). Остальные компоненты гиперценотических единиц растительности, установленные полевыми методами, при использованном разрешении космических снимков не удалось выявить методом автоматической классификации.

Список литературы

- Болота* Западной Сибири, их строение и гидрологический режим / Под ред. К. Е. Иванова, С. М. Новикова. Л., 1971. 448 с.
- Воронов А. Г.* Геоботаника. М., 1973. 348 с.
- Габки Т. Л., Свириденко Б. Ф.* Флора и растительность озера Ик (Крутинский район Омской области) // Естественные науки и экология. Межвузовский сборник научных работ. Ежегодник. Вып. 8. Книга 1. Омск. ОмГПУ. 2004. С. 88—95.
- Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука. 1981. 188 с.
- Катанская В. М., Распопов И. М.* Методы изучения высшей водной растительности // Руководство по методам гидробиологического анализа вод и донных отложений. Л., 1983. С. 129—218.
- Кашкин В. Б., Сухинин А. И.* Дистанционное зондирование Земли из космоса. Цифровая обработка изображений. Учебное пособие. М.: Логос, 2001. 320 с.
- Пинчук А. И.* Большие Крутинские озёра. // Известия Омского отдела географического общества Союза ССР. Омск, 1957. Вып. 2 (9). С. 132—133.
- Поползин А. Г.* Озёра юга Обь-Иртышского бассейна. Новосибирск: Зап.-Сиб. книжн. изд-во, 1967. 351 с.
- Распопов И. М.* Высшая водная растительность больших озёр Северо-Запада СССР. Л., 1985. 198 с.
- Руководство пользователя программного пакета ENVI (The Environment for Visualizing Images) V. 3, 4.* CD, Research System, Inc., Copyright ©. 2000.
- Свириденко Б. Ф.* Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск: ОмГПУ, 2000. 196 с.
- Свириденко Б. Ф.* Эколого-динамическая типология литорали водоёмов Северного Казахстана в целях гидробиологии // Современные проблемы географии и природопользования. Вып. 5—6. Барнаул: АГУ, 2001а. С. 180—188.
- Свириденко Б. Ф.* Эколого-динамическая типология литорали как основа изучения фитоценозов водоёмов Северного Казахстана // География и природопользование в современном мире. Материалы Междунар. конф. Барнаул, 10—12 мая. 2001б. С. 134—135.
- Свириденко Б. Ф.* Ботанические аспекты изучения и сохранения экосистем крупных пресных и солоноватых озёр Центральной Азии // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Тез. Докл. 6 Междунар. науч. конф. (18—22 сентября 2003 г., г. Ховд, Монголия). Томск: ТГУ, 2003. С. 110—111.
- Свириденко Б. Ф., Дмитриев В. В.* Растительность Ик-Салтаим-Тенисской озёрно-речной системы (Омская область) как индикатор многолетнего уровня режима озёр // Проблемы и перспективы мелиорации и водного хозяйства Западной Сибири в современных социально-экономических условиях: Матер. Международ. науч.-практич. конф., посвящ. 75-летию факультета водохозяйственного строительства ОмГАУ. Омск. 2—3 декабря, 2004. С. 20—24.
- Советский энциклопедический словарь.* М., 1982. 1600 с.
- Флора* Сибири. Новосибирск: Наука, 1989—2003. ТТ. 1—14.

7. Изучение растительного покрова водных объектов

ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РУЧЬЁВ И РЕК: МЕТОДИКА, ПРИЁМЫ, СЛОЖНОСТИ

А. А. Бобров, Е. В. Чемерис

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

ВВЕДЕНИЕ

Растительный покров ручьёв, малых и средних рек России, а также и бывшего СССР изучался заметно менее интенсивно по сравнению с флорой и растительностью водохранилищ, озёр и других типов водоёмов (Кузьмичёв, 2002; Кузьмичёв, Гарин, 2005). Крупные реки во внимание не берутся, т.к. их растительность во многом сходна с растительностью водоёмов. Поэтому не удивительно, что общеизвестные отечественные методические публикации (Катанская, 1956, 1981; Катанская, Распопов, 1983; Распопов, 1992) касаются в основном подходов и приёмов исследования растительности водоёмов, которые во многом, надо сказать, применимы и к речной растительности, но существующая специфика работы на объектах с проточными водами в них не акцентирована или вовсе не рассматривается. Тем более изучение речной флоры и растительности актуально, когда ручьи, малые и средние реки составляют основу гидрографической сети регионов, а таких мест по всей стране, как в современных, так и в былых границах, великое множество. Растительный покров водотоков богат и разнообразен, очень часто он определяет основные черты естественной водной и прибрежно-водной растительности территорий. И это обязательно следует учитывать при анализе и районировании водной растительности больших территориальных выделов (сравни, например, с Краснова, 2004). Целенаправленными исследованиями растительного покрова водотоков России и на сопредельных территориях занимались, пожалуй, лишь В. Г. Папченко (1979, 1982, 1985а, 1993, 2001) на Средней Волге и З. В. Синкявичене [Z. Sinkevičienė] (1988, 1989, 1992) в Литве. Однако, методика исследований в этих работах дана достаточно общо. В западной литературе публикаций по речной растительности в разы больше. Наиболее интересны подходы исследовательских групп N. T. H. Holmes и B. A. Whitton (Whitton, Buckmaster, 1970; Holmes, Whitton, 1975) из Великобритании, A. Kohler (Kohler et al., 1971; Kohler, 1978) из южной Германии, а также G. Wiegand и W. Herr (Wiegand, 1983; Herr, 1984; Wiegand, Herr, 1984) из северной Германии. Попытки обобщить свои методики исследований речной растительности были сделаны немногими авторами (Wiegand, 1988; Kohler, Janauer, 1995). Отметим, что они лишь частично отражают поставленную проблему. На протяжении ряда лет мы занимаемся изучением различных аспектов растительного покрова водотоков Верхнего Поволжья (Бобров, 1999а, 1999б, 2000, 2001; Чемерис, Бобров, 2002, 2003; и др.), нами накоплен значительный фактический материал и методический опыт. В этой работе на основании наших результатов и представлений, а также с учётом существующих литературных данных попробуем изложить методику изучения речной растительности, продемонстрировать основные подходы и приёмы, показать трудности, возникающие при исследовании в поле и лабораторных условиях.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ РЕЧНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В нашем обсуждении мы рассмотрим, как наиболее актуальные, основные аспекты ботанического изучения растительного покрова ручьёв и рек, как то инвентаризацию видового и ценотического состава, оценку степени и характера зарастания, продуктив-

ность основных растительных сообществ и растительности в целом, а различных экологических исследований речной растительности пока лишь каснёмся.

Подготовительный этап

Выбор объекта исследований

Любые исследовательские работы начинаются с определения масштаба работ, т.е. с выбора объекта исследований. В данном случае растительный покров каких водотоков и какого их числа предстоит изучать. Под речной растительностью в эколого-функциональном смысле мы понимаем растительность, формирующуюся под воздействием такого мощного экологического фактора как течение. Течение определяет всю специфику речной растительности. Поэтому, как уже было сказано выше, такая растительность выражена на ручьях, малых и средних реках. Под которыми соответственно понимаются водотоки длиной до 10 км, от 10 до 100 км и от 100 до 300 км, или со средним расходом воды до 1 м³/с, до 10 м³/с и до 100 м³/с. На любой территории эти водотоки наиболее разнообразны и многочисленны, тесно связаны с местным ландшафтом и климатом. Растительный покров крупных рек (более 300 км длины) несильно отличается от растительного покрова водоёмов, так как течение здесь не является ведущим фактором среды.

В соответствии с поставленными задачами в качестве такого объекта может быть взят и отдельный ручей или река, как, например, в работах N. T. H. Holmes и B. A. Whitton (Whitton, Buckmaster, 1970; Holmes, Whitton, 1975, 1977; Whitton et al., 1998; и др.) и коллектива A. Kohler (Kohler et al., 1971, 1989, 1996, 2003; Kutsher, Kohler, 1976; и др.), или же какая-то система водотоков, как у G. Wiegand с коллегами (Wiegand, 1981, 1983, 1984; Herr, 1984; Wiegand, Kadono, 1988; и др.), и целые речные бассейны, как у отечественных исследователей (Папченко, 1982, 1985а, 2001; Синквичене, 1989, 1992; Бобров, 1999а, 1999б, 2000, 2001; и др.). Как нам кажется, изучение особенностей речной растительности (биоразнообразие, характеристика зарастания и т.п.) каких-либо территорий и регионов следует проводить в широком масштабе на большом числе ручьёв и рек, т.е. на уровне системы водотоков, например, какого-то типа ландшафта, или целого бассейна. Такие исследования в данный момент особо актуальны для нашей страны с её просторами и практически не изученной флорой и растительностью водотоков. Более узкие вопросы функционирования макрофитного звена, динамики растительного покрова, оценки состояния и прочее эффективнее решать на уровне отдельных водотоков. Однако, всестороннего рассмотрения речной растительности можно добиться, сочетая исследования в широком пространственном масштабе с решением более узких и специальных задач на отдельных модельных водотоках.

Время проведения работ

Выбор подходящих для работы сроков — важный момент в подготовке и проведении исследований растительного покрова водотоков, так как в течение сезона происходит постепенное изменение обилия и покрытия видов, их распределения. Вслед за большинством авторов мы считаем, что лучше всего исследовать водную и прибрежно-водную растительность в момент её оптимального развития во время цветения и начале плодоношения. Полученные результаты дают наиболее адекватную и сопоставимую картину. В средней полосе европейской России (Ярославская, Костромская, Ивановская, Тверская обл., юг Вологодской и прилегающие к ним территории) наилучшим временем для проведения работ по изучению растительного покрова водных объектов видится июль и первая половина августа. Однако, для описания речной растительности наиболее подходящим здесь является июль, так как некоторые виды и их сообщества к началу августа начинают разлагаться и отмирать. Соответственно на более северных территориях оптимальные сроки сдвигаются на август, а в более южных районах — на конец июня—самое

начало июля. Вместе с тем, ряд представителей речной флоры и их сообщества возникают лишь при определённых условиях. Например, криптогамные макрофиты (макроскопические водоросли и водные мохообразные) в обычных условиях слабо выдерживают конкуренцию со стороны сосудистых растений, поэтому обитают в весьма специфичных экотопах, недоступных для последних (каменистый субстрат, сильное течение, низкая температура воды и т.п.), либо смещают пик своей вегетационной активности на более ранние или более поздние по сравнению с сосудистыми макрофитами сроки. Особенно это касается макроводорослей, одни из которых бывают наиболее выражены почти сразу после прохождения половодья в конце весны и начале лета, причём в местообитаниях с довольно сильным течением (*Cladophora glomerata* (L.) Kütz., *Vaucheria sessilis* (Vauch.) DC., *Batrachospermum gelatinosum* (L.) DC. (= *B. moniliforme* Roth)), другие — в межень ближе к осени и обычно на мелководных со спокойной водой участках (*Cladophora fracta* (O. F. Müll. ex Vahl) Kütz., *Vaucheria dichotoma* (L.) C. Agardh, *Batrachospermum turfosum* Bory (= *B. vagum* (Roth) C. Agardh), *Chara vulgaris* L., мелкие нитчатки из зигнемовых, улотриковых). Целая группа отмельных видов (*Agrostis stolonifera* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *A. geniculatus* L., *Bidens tripartita* L., *Persicaria hydropiper* (L.) Spach, *P. lapathifolia* (L.) S. F. Gray, *P. minor* (Huds.) Opiz, *Rorippa palustris* (L.) Bess., *R. sylvestris* (L.) Bess. и т.д.) наиболее проявляется лишь к концу лета—осени с падением уровня воды. В другое время их бывает просто бессмысленно искать. Поэтому основное обследование растительного покрова ручьёв и рек необходимо проводить в середине лета, кроме того, особенно для выявления полного видового и ценотического разнообразия, целесообразно сделать съёмку в начале лета для изучения рано развивающихся растений и фитоценозов, а ближе к осени повторно посетить объекты для обнаружения видов и сообществ мелководий и отмелей.

Как показал наш опыт, весьма эффективно проводить повторные исследования на одних и тех же водотоках или их участках. Например, через год или два, в сезоны с контрастными климатическими условиями (сильно засушливые и наоборот дождливые). Такой подход позволяет максимально полно выявить характеристики растительного покрова, увидеть динамику растительности, её реакцию на изменение ряда факторов среды обитания.

Подготовка к исследованию

После того, как определились где (типы водотоков) и когда (календарные сроки) лучше всего изучать речную растительность, остановимся на одном из важнейших этапов работы, а именно на подготовке к проведению работ. В первую очередь необходимо тщательно ознакомиться с выбранными для исследования водотоками и регионом, где они протекают. Для этого надо приготовить картографические материалы (карты, атласы) и литературу о природных условиях местности с характеристикой гидрографической сети, геоморфологии, геологии, растительного покрова.

В качестве картографических материалов наиболее подходящими представляются карты или атласы масштабом 5 км в 1 см (1 : 500000) для общего представления о местности и перспективного планирования исследования, маршрута и с более крупным масштабом 2 км в 1 см (1 : 200000) для более детального знакомства с территорией, непосредственного планирования работ и ориентирования на местности. Среди первых хорошо себя зарекомендовали карты из серии «Общегеографические карты Российской Федерации» Федеральной службы геодезии и картографии России, среди вторых — «Атласы областей Российской Федерации» 439-ой Центральной экспериментальной военно-картографической фабрики им. В. В. Дунаева. С использованием имеющихся карт и атласов необходимо определить район исследований, ручьи и реки, которые планируется посетить.

Работа с литературными данными позволит вам понять с какими реками придётся иметь дело: быстрыми или спокойными, мелкими или глубокими, извилистыми или нет;

предварительно узнать химизм их вод, преобладающие грунты и т.д. Эти сведения дадут возможность сориентироваться с каким примерным набором видов и сообществ придётся столкнуться, как сильно зарастают реки, высока ли мозаичность растительности. Так, на быстрых, каменистых водотоках (возвышенности с выходами коренных пород), особенно если их воды с пониженной минерализацией, наблюдается значительное разнообразие и высокая роль в сложении растительного покрова макроскопических водорослей и мохообразных, так называемых криптогамных макрофитов. Реки с преобладанием песчаных грунтов, например, в заливных ландшафтах, как правило, отличаются спокойным течением и извилистым руслом. Их растительный покров слабо развит и беден. Водотоки равнин и низин, имеющие хорошо структурированные русла (плёсы, перекаты), плотные каменистые или глинистые грунты, а главное воды со средней минерализацией, характеризуются обычно наиболее богатым и сложно устроенным растительным покровом.

Когда определились с районом работ, наметили водотоки, ознакомились с природными условиями региона и особенностями ручьёв и рек, наступает непосредственная подготовка к проведению исследований. Наиболее эффективным способом исследования водотоков на достаточно обширных территориях, по нашему опыту, представляются автомобильные экспедиции. Поэтому следующий этап — это составление маршрута. С помощью крупномасштабной карты прокладывается маршрут с несколькими подъездами к интересующим водотокам в удобных местах, обычно у мостов и в населённых пунктах. На каждом ручье или реке следует запланировать не менее 2—3 станций, чтобы сделать съёмку хотя бы в верхнем и нижнем течении для совсем малых водотоков и в верхнем, среднем и нижнем течении соответственно для более крупных рек. Когда маршрут проходит по грунтовым или лесовозным дорогам, на границах административных районов и областей стоит проработать запасные варианты пути, поскольку очень часто в таких местах дороги либо очень плохие, либо их совсем нет; чтобы это не было неожиданностью и не сломало график исследований. После составления маршрута обязательно следует измерить длину пути по карте с помощью курвиметра, что необходимо для расчёта примерной продолжительности работ и расходов на топливо. Очень рекомендуется отдельные отрезки пути записывать в блокнот или на отдельные листы и проставлять их протяжённость. Это позволит лучше планировать и выдерживать график поездки. Поскольку обычно много приходится ездить по грунтовым дорогам расчётные расходы на топливо следует увеличить в 1.2—1.5 раза. Возможно исследование малых и средних рек с лодок и байдарок, как это делается при изучении водоёмов и крупных рек. Производится заброска в верховье и в ходе сплава вниз по течению осуществляются необходимые съёмки. Однако, наличие многочисленных препятствий на рассматриваемых водотоках, в виде мелководных перекатов, сильно зарастающих участков, завалов, мостов, различного рода загоронок и т.д. сильно затрудняют и снижают эффективность работы. В ряде случаев приходится больше тащить лодку по берегу, чем идти на ней по воде. Всё это надо учитывать при планировании лодочного похода. Несмотря на все минусы, в наиболее труднодоступных местах такой способ остаётся, пожалуй, единственно возможным. Также исследование может проводиться в ходе пеших маршрутов. В этом случае нужно заранее ознакомиться с системой общественного транспорта и местами базирования.

Следующий этап — это подготовка снаряжения и оборудования. Для полевых выходов необходима удобная походная одежда и обувь, соответствующие погоде и предстоящему маршруту; для работы на воде — болотные резиновые сапоги, резиновые штаны (продаются отдельно или из комплекта химзащиты). Для записи наблюдений нужны блокнот, ручка, карандаш; для ориентации на местности — карта, компас, GPS навигатор. Для сбора растений следует приготовить гербарные прессы и папки, достаточное количество газет, нож, лопатку (копалку); могут пригодиться лёгкие грабельки на длинной ручке для извлечения растений с глубины. Для отбора укосов, определения фитомассы и продуктивности сообществ понадобятся складная рамка (обычно 0.5×0.5 или 1×1 м), безмен (портативные весы), мешки марлевые или полиэтиленовые. Также потребуются рулетка (м.б. рулетки короткая и длинная) для измерений глубины воды, ширины русла, длины

отрезка, размеров геоботанических площадок и фитоценозов; будут полезны лазерный дальномер и GPS навигатор для промеров ширины русла, длины отрезка или пройденного маршрута; вертушка для определения скорости течения; пластиковые бутылки или пузырьки (объемом 0.33 и 0.5 л) для отбора проб воды на анализ химического состава, фиксации макроскопических водорослей. Гидрохимические параметры могут быть получены и с помощью компактных аналитических приборов. Однако, как показывает наш опыт, они достаточно не удобны в использовании и очень хрупкие. Весьма полезна небольшая резиновая лодка для обследования широких речных плёсов.

Проведение исследований

В этой части мы попробуем осветить самые насущные вопросы, возникающие при проведении полевых работ, а именно выбор участков для обследования, их размеры, размещение по руслу, составление флористических списков и описаний, геоботаническая съёмка, картирование растительности, измерение фитомассы и вычисление продукционных характеристик, изучение динамики речной растительности, регистрация параметров среды, фотосъёмка.

Выбор участков для обследования, их размеры и размещение

Это один из первых вопросов, которым приходится задаваться, как при планировании исследований, так и непосредственно при их проведении. Надо ли изучать всю реку или работать на отдельных отрезках русла, сколько их должно быть, с какой частотой их лучше размещать, и наконец какой длины они должны быть?

На сегодняшний день существует несколько подходов. В группе А. Kohler (II. cc.) практикуется исследование по возможности всего русла реки, на следующих друг за другом участках длиной от нескольких сотен метров до 3 км, которые выделяются по экологическому критерию (б.м. монотонность растительности и условия среды), с целью составления списков видов и выявления их количественных характеристик (частоты встречаемости) для каждого такого фрагмента. Сплошное обследование использовалось также В. Г. Папченковым (II. cc.) при картировании, когда на каждый километровый отрезок составлялись схемы зарастания русла. Другие авторы предпочитают фрагментарное обследование. Так, N. T. H. Holmes, B. A. Whitton и их единомышленники (II. cc.) производили флористическую съёмку на участках русла длиной 0.5—1 км, регулярно расположенных по руслу через каждые 5—10 км, не принимая во внимание ни структуру растительности, ни характеристики местообитания. Близкий подход применялся В. Г. Папченковым (II. cc.) при фрагментарном картировании: русло картировалось периодически на протяжении 3—5 км с последующим пропуском 10—15 км. G. Wiegand с коллегами (II. cc.) также проводили свои исследования на речных отрезках 50—100 м длины, разбросанных случайно в продольном профиле водотока и расположенных в основном у мостов и в других подобных легко доступных местах. А. В. Щербаков (2003) сходным образом предлагает изучать флору рек точно на участках длиной 1—1.5 км с линейными проходами по берегу в 7—10 км в соотношении примерно 2—3 таких фрагмента на 1 проход.

Мы практикуем маршрутное обследование участков речных русел 1—2 км длины, иногда немного больше, но так, чтобы были просмотрены все характерные структуры русла реки (плёсы, перекаты, стремнины, излуины, протоки и т.п.), т.е. берётся такой комплексный фрагмент с естественными русловыми элементами. Отрезки располагаются в удобных для подъезда местах, обычно у мостов и в населённых пунктах. Однако, здесь существует определённая опасность сделать съёмку в нарушенных экотопах. Чтобы избежать этого, если это конечно не самоцель, обследование нужно проводить выше или ниже, в зависимости от ситуации, мостов и населённых пунктов. В таком подходе, на наш взгляд, удачно сочетается выбор б.м. структурно цельных участков, что близко подходу коллектива А. Kohler, и случайное их распределение в достижимых местах, что делает работу более оперативной, как у G. Wiegand с коллегами. В зависимости от протяжён-

сти и доступности водотока число отрезков бывает от 2 до 10, но не менее 2 станций для совсем малых водотоков (ручьев) и 3 — для более крупных рек (см. выше). В самых крайних случаях, при труднодоступности реки, приходится исследовать единственный доступный фрагмент большей длины. Отдельные водотоки, отличающиеся характерной растительностью для какого-то ландшафта или территории, как модельные стоит обследовать по всей протяжённости. Такой смешанный подход даёт возможность широкого географического охвата с одной стороны и более детальной проработки ряда вопросов при изучении отдельных рек полностью (как правило, хорошо доступных) с другой. Сочетание сплошного и фрагментарного обследования использовалось также З. В. Синквичене (II. cc.) в Литве.

В итоге для территории нашей страны с её огромными просторами, относительно низкой населённостью, развитостью дорожной сети и т.п., а местами и просто дикими, плохо освоенными районами, наиболее подходящим видится обследование выбранной речной сети на большей её части участками 1—2 км длины и относительно немногих водотоков по всей протяжённости русла.

Флористические списки и описания

Одной из первых задач в изучении речной растительности представляется инвентаризация видового состава. Эта процедура начинается с составления списков встречающихся видов (собственно флористические списки), часто сопровождающихся дополнительной информацией о частоте встречаемости и/или обилии (флористические описания). При всей кажущейся простоте задачи возникает ряд вопросов: какие виды включать в список — только водные или водные и береговые (экологическая амплитуда); какими таксономическими группами видов ограничиться — только сосудистыми растениями или же включить и макроводоросли и мохообразные (таксономическая амплитуда).

У разных коллективов и отдельных исследователей эти вопросы решались по-разному. Например, N. T. H. Holmes, B. A. Whitton с коллегами (II. cc.) фиксировали присутствие или отсутствие вида на обследуемом участке с учётом его обилия по своей 5-балльной шкале¹, составляли списки отдельно для видов, находящихся в воде и на берегу². Принимали во внимание виды от гидрофитов до береговых гигромезофитов (здесь и далее экогруппы по: Папченков, 1985б), а в таксономическом плане — макроводоросли, водные мохообразные (криптогамные макрофиты) и сосудистые растения. В группе A. Kohler (II. cc.) виды включают в список, указывая частоту встречаемости (в основном 5-балльная шкала³) и только те, что встречаются в момент съёмки ниже уреза воды, от гидрофитов до береговых мезофитов. Рассматриваются как сосудистые растения, так и криптогамные макрофиты. Но среди последних обычно учитываются самые тривиальные (*Chara vulgaris*, *Nitella opaca* (Bruzellius) C. Agardh, *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw., *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. и т.п.), а остальные даются в обобщённой форме (*Batrachospermum* spec., *Chara* spec., *Chlorophyta* indet.), реже выявляются все виды. Близкий по идеологии двум выше указанным подход был использован при изучении одной средней реки Г. Ф. Ляшенко (1999). В. Г. Папченков (II. cc.) рассматривает в составе флоры все виды макрофитов вне зависимости от их таксономической принадлежности,

¹ Относительное количество («биомасса») каждого вида макрофитов среди всех остальных видов на отрезке (баллы 1—5). Вычисляется по занятой площади на участке: 1) редко (rare) — <0.1%, 2) изредка (occasional) — 0.1—1%, 3) часто (frequent) — 1—5%, 4) обильно (abundant) — 5—10%, 5) очень обильно (very abundant) — >10%.

² Речные и береговые местообитания выделялись по продолжительности обводнения в течении года, соответственно больше 85% времени и от 40 до 85%. Береговые экотопы рассматривались вне зависимости собственно берег ли это или косы и крупные валуны в русле.

³ 1) очень редко (sehr selten), 2) редко (selten), 3) распространенный (verbreitet), 4) часто (häufig), 5) очень часто до массово (sehr häufig bis massenhaft). В ряде случаев эту шкалу редуцировали до 3-х ступеней (1+2, 3, 4+5).

закономерно встречающиеся в условиях водной среды или водопокрытого грунта, т.е. широкий таксономический и экологический спектр видов, без дифференциации на водные и береговые. В состав водной растительности рек Литвы З. В. Синкявичене (II. сс.) включила только виды, наиболее связанные с водной средой — гидрофиты и гелофиты, преимущественно сосудистые и лишь самые обычные харовые и мхи. У последних двух исследователей при составлении списков никаких количественных характеристик не указывается. Эти сведения содержатся в фитоценологических и картографических материалах данных авторов. В работах некоторых исследователей (например, Щербаков, 1999), касавшихся в том числе и речной флоры, присутствуют лишь сосудистые растения.

В своей практике во флористические списки мы включаем все виды водных макрофитов, встреченных как непосредственно в воде, так и на сырых и периодически затопляемых берегах. Соответственно сюда попадают виды, принадлежащие к экологическим группам от гидрофитов до гигромезофитов. Мезофиты, как случайный элемент, мы предпочитаем не включать. В таксономическом спектре представлены макроскопические водоросли (зелёные нитчатые, жёлтозелёные сифоновые, красные, харовые), мохообразные (печёночники и листостебельные мхи) и сосудистые растения (хвощевые, папоротниковые и цветковые). Обычно мы не разделяем в списках русловые и береговые растения (м.б. потому что запоминаем эти сведения или берём их из гербарных этикеток и геоботанических описаний), и не даём сведения по обилию или встречаемости, т.к. параллельно ведём описание сообществ и картирование растительности, где эти количественные данные содержатся. Тем не менее разделение списков весьма целесообразно, также как и какая-то количественная оценка для видов, особенно если ведётся только флористическое изучение речной растительности.

Такой подход к составлению флористических списков и к изучению речной флоры в целом, а именно включение широкого экологического и таксономического спектра видов, даёт наиболее полное представление не только о растительном покрове, но и об особенностях самих водотоков. Например, на водотоках задровых ландшафтов к межени образуется значительное количество разнообразных мелководий и отмелей, на которых развивается весьма своеобразная растительность (отмельные однолетники (*Bidens* L., *Chenopodium* L., *Persicaria* Hill), пойменный эфемеретум и т.п.), в то время как собственно водная растительность в них мало оригинальна. Или если взять быстрые, каменистые реки возвышенностей, особенно с мало минерализованными водами, то доминантами в растительном покрове будут макроводоросли, печеночники и мхи. В самых крайних условиях будут представлены только эти группы растений. А если отойти от рек и вспомнить харовые озёра... Тем самым, не учитывая гидрофитную составляющую и/или криптогамные макрофиты мы получаем слабо информативную выборку из, как правило, широкоареальных водных сосудистых растений, что ограничивает возможности исследователя в анализе и сравнении флоры, а тем более выявлении экологических особенностей растительности и местообитания.

Слабое внимание к макроводорослям и мохообразным при изучении речной растительности, впрочем как и водной растительности в целом, скорее всего связано с более сложным сбором материала и его определением по сравнению с сосудистыми. Растения во многих случаях трудно идентифицировать в поле, приходится их фиксировать и определять уже в лабораторных условиях. Тем не менее криптогамные макрофиты — неотъемлемая часть растительного покрова водных объектов и им необходимо уделять должное внимание. Приведём пример насколько велика их роль в растительном покрове некоторых рек (табл. 1). Из таблицы видно, что доля криптогамных растений и их сообществ отчётливо увеличивается по мере снижения минерализации и жёсткости воды.

Обязательно перед составлением флористического списка или описания в блокнот или бланк следует занести сведения о географическом местоположении участка водотока, дату, дать какое-то общее описание фрагмента русла (характер реки и русла, диапазон глубин, преобладающие грунты, скорости течения и т.п.).

Таблица 1. Флористическое и ценотическое разнообразие растительного покрова, гидрохимическая характеристика рек Вепсовской возв. (Вологодская обл.)

Характеристики	Реки					Всего
	Суда*	Ножема	Колошма	Пяжелка	Паранс	
Число всех видов растений	38	64	51	27	12	97
Число видов криптогамных макрофитов	8	16	19	13	6	34
Доля криптогамов во флоре, %	21	25	37	48	50	35
Число всех растительных сообществ	8	14	11	4	3	22
Число сообществ криптогамных макрофитов	3	5	5	2	2	10
Доля сообществ криптогамов, %	38	36	45	50	67	45
Средняя минерализация воды, мг/л	255	141	135	48	20	138
Средняя жёсткость воды, мг-экв/л	3.3	2.1	2.0	0.9	0.6	2.0

Примечание. Для р. Суда рассмотрен только верхний её участок, условно до с. Борисово-Судское. Гидрохимические показатели по данным в период летней межени 2002—2004 гг.

Фитоценотические исследования

Проведение геоботанических работ на ручьях и реках также имеет ряд своих особенностей. Ранее мы уже довольно подробно излагали методику описания фитоценозов водоёмов и водотоков (Бобров, Чемерис, 2003). Всё же остановимся здесь на основных моментах, возникающих при сборе материала. В своей работе мы придерживаемся традиций метода Браун-Бланке, но процедура сбора первичного материала в разных школах и направлениях практически не имеет различий.

Для пробной площадки обычно выбирается однородный участок фитоценоза или может быть описано и всё сообщество в естественных границах. На ручьях и реках, в зависимости от степени и характера их зарастания, площадки для описания располагаются в пределах полос, пятен или поясов растительности (в их центральной, наиболее репрезентативной части), в границах фрагментов и поясов, часто следует объединять несколько сходных пятен для одного описания. Сообщества, развивающиеся на крупных валунах, описываются на пробной площадке в пределах поверхности одного или нескольких таких камней. На водотоках со сплошным зарастанием сложно выбрать пробную площадку, т.к. наблюдается высокая мозаичность растительности, происходит сильное наложение сообществ, нарушается их однородность, контуры практически отсутствуют и складывается ощущение какого-то единого сложно устроенного и богатого ценоза, что случается по причине размытия границ в условиях нарушения или сильного воздействия и без того слабо дифференцированных экотопов ручьёв и рек. Поэтому место для описания в данной ситуации подбирается с особым вниманием, часто же разумней просто отказаться от проведения описаний на таких участках, так как подобный материал всё равно будет выбракован, поскольку не отвечает требованиям однородности фитоценозов.

Размер минимальной пробной площадки определяется как помноженная на 10—20 высота или длина растений первого яруса. Исходя из этого примерные размеры пробных площадок будут 0.1—1 м² для сообществ рясок, макроводорослей и мохообразных; 1—10 м² для фитоценозов родников, отмелей; 10—30 м² для рдестовых, нимфейных сообществ, а также для ценозов гелофитов. Такие площади описаний наиболее приемлемы для ручьёв и рек с их относительно небольшими по размерам ценозами. Именно сообществ, а не вегетативных клонов, как полагает В. И. Василевич (2003), считая, что из-за преобладания у многих видов водных растений вегетативного размножения образуются достаточно большие по площади и плотные клоны, которые геоботаники описывают как отдельные растительные сообщества; и какой вид будет доминировать в каждом конкретном месте,

определяется случайностями в распространении вегетативных зачатков этих видов при заселении голого субстрата или при сукцессиях, связанных с изменениями среды. Обычно в реках в каждом характерном местообитании формируется своё отдельное сообщество, даже если эти экотопы соседствуют в пространстве. Продемонстрируем это на примере сообществ отрезка «плёс—перекат» длиной примерно 60 м и шириной 10—17 м одной из рек Верхнего Поволжья. Одно из них занимает перека́т, другие два расположены вдоль более пологого внутреннего берега плёса и соответственно вдоль более резкого внешнего берега (табл. 2). Из таблицы видно, что доминанты сообществ принадлежат к различным биоморфам (мириофиллиды, элодеиды (парвопотамиды), нимфеиды), эти таксоны с различными экологическими предпочтениями, а сообщества формально относятся не только к различным ассоциациям, но и союзам классификации Браун-Бланке. Может быть шансы занять эти местообитания у растений были и равные, но различия экологических условий, в данном случае сила водного потока и соответственно характер грунтов, м.б. и такие небольшие, позволили определённым видам получить преимущество и сформировать своё сообщество.

Таблица 2. Сообщества отдельных экотопов участка р. Ида (Верхнее Поволжье)

№ описания	1	2	3
Площадь описания, м ²	50	30	20
ОПП, %	100	80	60
Глубина, см	20-40	30-50	30-50
Грунт	п.-к.	и.-к.	к.
Скорость течения, м/с	0.4-0.6	0	0-0.1
Число видов	8	5	7
<i>Batrachium kauffmannii</i> (Clerc) V. Krecz.	4	.	.
<i>Fontinalis antipyretica</i> var. <i>gracilis</i> (Lindb.) Schimp.	2	.	.
<i>Potamogeton</i> × <i>suecicus</i> K. Richt.	1	4	+
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	.	1	4
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	.	2	1
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	1	1	.
<i>Cladophora glomerata</i>	1	.	1
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir. f. <i>batrachiifolia</i> A. A. Bobrov	2	.	.
<i>Agrostis stolonifera</i> f. <i>fluitans</i> Glück	1	.	.
<i>Vaucheria sessilis</i>	+	.	.
<i>Potamogeton</i> × <i>nitens</i> Web.	.	+	.
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	.	.	1
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	.	.	+
<i>Sparganium microcarpum</i> (Neum.) Raunk.	.	.	+

Примечание. 1) Перека́т. Сообщ. *Batrachium kauffmannii*. 2) Внутренняя часть плёса. Сообщ. *Potamogeton* × *suecicus*. 3) Внешняя часть плёса. Сообщ. *Nuphar lutea*. к. — каменистый, и.-к. — илесто-каменистый, п.-к. — песчано-каменистый.

О п и с а н и я. Вологодская обл., Бабушкинский р-н, д. Курьяново, р. Ида, 14.07.2005. Авторы: 1, 2) А. Бобров, 3) Е. Чемерис.

Однако, риск описать какой-то вегетативный клон или даже конкретное растение существует, если использовать маленькие площадки, и особенно для отдельных фрагментов. Например, при исследовании речной растительности В. Г. Папченков (II. сс.) и З. В. Синкявичене (II. сс.) применяли площадки размером 4 м², что для большинства сообществ, на наш взгляд, не достаточно. Для более крупных водных объектов с хорошо развитой растительностью обычно для всех групп водных растений пользуются стандартными пробными площадками 100 м², что вполне оправдано (большие сообщества требуют больших площадей для выявления их характеристик), но более трудоёмко.

Форма пробных площадок обычно квадратная или прямоугольная. Если растительность представлена слишком узкими поясами, небольшими фрагментами или пятнами, и описание производится в границах всего пояса, отдельного фрагмента или нескольких пятен, то форма пробных площадок на этих объектах может быть совершенно произвольная: узкий вытянутый прямоугольник, полукольцевидная площадка, различные неправильные формы и т.д. Главное, чтобы были соблюдены достаточный размер пробной площадки и выраженность, однородность сообщества.

Для характеристики сообществ какой-либо ассоциации достаточно выполнить 10 описаний и сделать их с максимально возможной широтой географии. На водотоках, если это нередкий фитоценоз, лучше произвести несколько больше описаний. Провести по описанию в верховьях, среднем и нижнем течении реки или группы сходных рек в различных частях района исследований, что даст материал не только для общей характеристики синтаксона, но и покажет его стабильность или изменчивость в продольном профиле водотока.

При описании фитоценоза помимо составления списка видов с показателями их обилия и покрытия, указывается географическое местоположение (адрес описания), дата выполнения и исполнители. Для характеристики экологии и состояния фитоценоза следует зафиксировать особенности местообитания: глубину воды, тип грунта, скорость течения, видимые антропогенные и другие нарушения и т.д. При возможности полезно сделать анализ химического состава воды. Описания заносятся в блокнот или в заранее отпечатанные бланки, где присутствуют выше указанные позиции, а часто и подготовленный список видов. Исследователь просто проставляет необходимые сведения и баллы обилия-покрытия.

Картирование

Картирование растительности водных объектов, в том числе и водотоков, обычно проводится с использованием крупномасштабных карт и планов, на которые в поле наносятся контуры растительности с соответствующими промерами размеров и расстояний (Катанская, 1981; Папченков, 1982, 2001), либо применяется техника пикетажной съёмки, когда участки водоёма или водотока размечаются различного рода вехами, лентами, шнурами на квадраты определённого размера, в пределах которых и наносятся контуры фитоценозов (Катанская, 1981; Wright et al., 1981). Для обозначения различных растительных сообществ, как правило, используются специальные значки и штриховки.

Картирование с помощью пикетажной техники даёт наиболее точные результаты, но отличается очень высокой трудоёмкостью, ведётся обычно 2—3 исследователями и занимает очень много времени. Например, при проведении работ по изучению динамики речной растительности J. F. Wright с соавт. (1981) тратили на картирование 50-метрового участка реки до 20 м ширины от 2 до 8 часов в зависимости от варианта съёмки. В наших российских условиях такая работа непозволительная роскошь и может быть использована лишь для специальных задач, например, для многолетних наблюдений на каких-то небольших отрезках водотоков.

Непосредственно картированием речной растительности в нашей стране занимался В. Г. Папченков (1982, 2001). Перед началом работы им выполнялись выкопировки с карты масштабom 1 : 100000. На выкопировке русло реки делилось на сантиметровые отрезки, равные 1 км в натуре. Километровые сегменты русла с характерными для них изгибами с выкопировки переносились в тетрадь в увеличенном виде. Схемы зарастания составлялись с соблюдением масштаба на каждый километровый отрезок реки (при сплошном) или на 3—5-километровые участки её (при фрагментарном обследовании). На них указывалась ширина русла реки и наносились контуры растительных сообществ с условным обозначением их доминантов и содоминантов. Густотой штриховки контура помечалось обилие растений того или иного вида. Оценка ширины реки и размеров фитоцено-

зов производилась глазомерно. Достаточная точность их достигалась путём соответствующих тренировок и периодических проверок с помощью прямых измерений.

В своей работе мы столкнулись с ситуацией, когда не возможно отыскать подходящие крупномасштабные карты и планы для изготовления рабочей картографической основы на столь незначительные по масштабу объекты, как ручьи, малые и средние реки. Поэтому картирование мы производим непосредственно в поле, нанося в блокнот и контуры самого участка реки, и контуры растительных сообществ. При этом обязательно промеряется длина пройденных фрагментов, регулярно делается измерение ширины русла. Данные измерения производятся с помощью рулетки, шагомера, лазерного дальномера, GPS навигатора, наконец, по числу шагов, а при некотором опыте и глазомерно. Уже в лабораторных условиях по этим данным вычерчиваются более детальные картосхемы. Полученные картографические материалы, как показывает опыт, вполне отражают природную обстановку и могут служить для дальнейших работ, давая достаточно умеренную погрешность (см. рис.). Сходный подход применяется В. Г. Папченковым при картировании растительности озёр, прудов и водохранилищ и также показал свою состоятельность (Папченков, 1982, 2001; Папченков и др., 1994; Папченков, Маркевич, 2003). При обозначении растительных сообществ мы не пользуемся условными значками, поскольку их довольно сложно и долго наносить, есть риск их забыть или перепутать. Считаем, что лучше использовать самые простые штриховки (для воздушно-водных, погруженных и с плавающими листьями и т.п.) с сокращёнными подписями доминирующих и содоминирующих растений, например, по первым буквам родового и видового названия (*Batrachium kauffmannii* — **Bk**, *Potamogeton perfoliatus* L. — **Pperf**, *Schoenoplectus lacustris* — **Sl** и т.д.). Также нам кажется, что для обозначения обилия растений в контуре или точнее их проективного покрытия лучше пользоваться не густотой штриховки контура, как предлагает В. Г. Папченков (1982, 2001), что весьма субъективно, а выражать это с помощью балльной системы или просто в процентах. В речных экосистемах часто приходится иметь дело не с монодоминантными сообществами или зарослями, а с более сложно устроенными ценозами (например, на перекатах и стремнинах) и бывает трудно выделить доминирующий вид, чтобы обозначить контур, или же доминирующий вид не даёт полного представления об отмеченном сообществе. Поэтому весьма целесообразно к контурам важнейших или сложноорганизованных фитоценозов привязывать геоботанические описания (что-то типа «**Pspp + погр. гелоф. / опис. 49**» — «различные рдесты с погружёнными гелофитами / опис. 49»).

Есть и другие способы картирования растительности водных объектов, например, специальная аэрофотосъёмка с последующим дешифрированием (Катанская, 1981; Распопов, 1985). Очевидно, что этот метод практически не пригоден для столь небольших водных объектов, как рассматриваемые нами. Однако, для съёмки на малых реках всё же опробовался один, и весьма экзотический, вариант этого метода (Edwards, Brown, 1960). Эти авторы получили хорошие результаты, используя подвешенную дистанционно управляемую фотокамеру к небольшому воздушному шару, закреплённому на определённой высоте над рекой с помощью веревок. Использование этого метода весьма ограничено и возможно только на открытых пространствах, при условии тихой погоды и прозрачной воды в реках.

С картированием напрямую связано определение степени и характера зарастания ручья или реки. Это важные для характеристики растительного покрова водотоков параметры и лучше, если они даются по какой-то единой схеме.

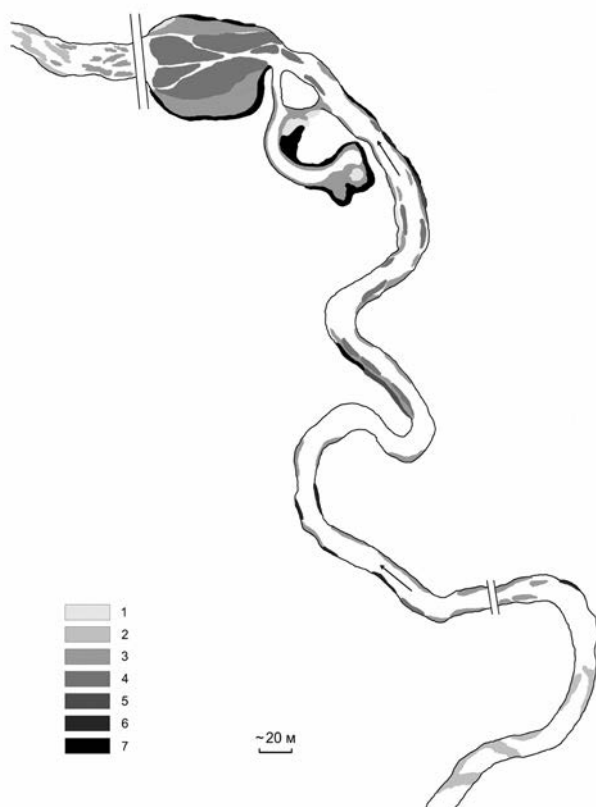


Рис. Схема зарастания участка
р. Куекша в пределах ус. Щелыково
(Костромская обл., Островский р-н)

Основные растительные сообщества:

1. *Typhetum latifoliae* Soó ex G. Lang 1973
2. *Fontinali-Batrachietum kauffmannii*
A. A. Bobrov 2001
3. *Elodeetum canadensis* Egger ex Pass. 1964
4. *Potamogetonetum perfoliati* W. Koch 1926
em. Pass. 1964
5. *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931
6. *Sagittario-Sparganietum emersi* R. Tx. 1953
7. *Caricetum rostratae* Rübel 1912

Для определения степени зарастания рек и их участков мы предлагаем пользоваться следующей шкалой:

- не зарастающие — растительность занимает <1% от площади участка русла,
- очень слабо зарастающие — 1—10%,
- слабо зарастающие — 11—25%,
- умеренно зарастающие — 26—50%,
- сильно зарастающие — 51—75%,
- очень сильно зарастающие — >75%.

Типы зарастания предлагаем выделять по схеме З. В. Синкявичене (1992).

1. *Зарастание единичными растениями или сильно фрагментарное зарастание.* Сосудистые растения в русле не создают сообществ или это небольшие по размерам группировки водных макрофитов и мохообразных. Такой характер зарастания свойствен очень чистым и быстрым водотокам или наоборот сильно загрязненным участкам ниже зон сброса стоков, а также рекам с подвижными песчаными грунтами, либо подверженным сильному затенению. Почти не зарастают реки с твердым, покрытым валунами дном и значительными колебаниями уровня воды во время вегетационного периода.

2. *Фрагментарное зарастание.* Сообщества гидрофитов и погруженных форм гелофитов расположены на подводных косах или прямо на стрежне. Гелофиты создают узкие полосы или небольшие фрагменты вдоль берегов, нередко и в русле. Такой тип зарастания встречается в затененных руслах верховий малых и средних рек, на участках с подвижными песчаными грунтами и небольшими глубинами.

3. *Прибрежное зарастание.* Сообщества расположены поясами в прибрежной зоне, что более характерно стоячим водоёмам. Зарастание свойственно среднему и нижнему течениям средних рек, низовьям или широким плёсам малых рек. Кроме того, этот тип встречается в реках, несущих тёмные болотные воды, где растения отсутствуют в середине русла из-за непрозрачности воды.

4. *Прибрежно-фрагментарное зарастание*. Сообщества гелофитов создают в прибрежной части сплошную полосу, а сообщества погруженных растений разбросаны в русле. Тип выражен в среднем и нижнем течении рек.

5. *Сплошное зарастание*. Сообщества занимают всё сечение русла реки. Подразделяется на *сплошное подводное зарастание*, когда в русле преобладают сообщества погруженных гидрофитов, а воздушно-водные растения формируют прибрежные полосы или пятна, и на *сплошное многоярусное зарастание*, где уже всё русло в подводном, наводном (плавающем) и надводном ярусах занимают сообщества как гидрофитов, так и гелофитов. Первый вариант распространён в межозёрных реках, где незначительны колебания уровня воды, в спрямлённых руслах, на мелководных участках с быстрым течением. Второй тип обычен на участках рек ниже «мёртвой» зоны сброса промышленных и бытовых стоков (когда прямое токсическое воздействие уже отсутствует), а также в мелководных руслах с медленным течением, на реках в сильно сельскохозяйственно освоенных районах. В обоих случаях это реки с повышенной трофностью.

Существуют, однако, и другие варианты шкалы степени зарастания (Папченков, 1982, 2001) и типов зарастания (Папченков, 2003б). Автор предлагает делить водотоки по степени зарастания на 8 классов: 1) не заросшие или почти не заросшие — площадь зарослей менее 1% от площади акватории, 2) очень слабо заросшие — 1—5%, 3) слабо заросшие — 6—10%, 4) умеренно заросшие — 11—25%, 5) значительно заросшие — 26—40%, 6) сильно заросшие — 41—65%, 7) очень сильно заросшие — 66—95% и 8) сплошь заросшие — 96—100%; а по характеру зарастания на 3 категории: рассеяно-пятнистое, бордюрное и сплошное. Эти варианты, на наш взгляд, менее удачны, т.к. в первом случае трудно выделять типы из-за слишком неравномерных, а в ряде случаев и почти невоспринимаемых (например, 96—100%) градаций; во втором — приводятся более общие категории, используемые для всех типов водных объектов, без учёта особенностей водотоков. Хотя, в конце концов, выбор различных шкал и градаций должен сделать сам исследователь, исходя из своих представлений и решаемых задач.

Определение фитомассы и продукционных характеристик

Сбор материала по фитомассе и определение её запасов проводятся с использованием традиционных подходов (Катанская, 1981; Папченков, 2001, 2003а; Распопов, 1985, 2003). А вот расчёт продукционных характеристик для растительности водотоков имеет свою специфику. В речных экосистемах по сравнению с водоёмами обменные процессы у растений идут заметно интенсивнее из-за действия такого мощнейшего фактора как течение, которое активно поставляет и минеральные, и органические вещества, а главное кислород. Всё это сказывается на темпах и интенсивности развития растительности водотоков.

Фитомасса речных растений больше. Как было показано (Папченков, 2001), фитомасса одинаковых видов макрофитов при прочих равных условиях для рек выше, чем для озёр и водохранилищ на 25—27%.

Плотность зарослей выше. На реках Верхнего Поволжья проективное покрытие основных фитоценозов (шелковниковых, рдестовых, нимфейных, гелофитов), как правило, превышает 75%, а вот в озёрных и водохранилищных экосистемах этого региона, судя по литературным (Кузьмичёв и др., 1990) и собственным данным, этот показатель в среднем заметно ниже (~30—70%).

Рост и развитие речных растений протекает активнее, отчасти это выражается не в линейном росте в течении сезона, а в росте с несколькими пиками. Наши исследования 1999—2000 гг. на р. Ильд (Ярославская обл., Некоузский р-н) показали, что *Batrachium kauffmannii* в течение вегетационного сезона имеет 2 максимума развития: первый с середины июня во время его цветения; затем в период плодоношения (конец июня—начало июля) происходит массовое отмирание побегов; второй пик наблюдается в конце межени (вторая половина августа) за счёт активного роста новой генерации вегетативных побегов. Также 2 пика отмечено и у *Myriophyllum spicatum*. Во второй поло-

вине июня уруть достигает наибольшего развития, далее происходит фрагментация её прошлогодних побегов, а развившиеся на них пазушные побеги очень быстро укореняются и продолжают дальнейший рост. Новый пик у растений наблюдается в начале августа, в это время они иногда зацветают. Некоторые примеры также приведены В. Г. Папченковым (2003а).

Особенности сезонного развития, например, как показано выше, плюс интенсивный смыв частей растений в условиях рек накладывают определённые сложности на выбор сроков для взятия укосов и пересчёт полученных данных по фитомассе в производственные характеристики, и в первую очередь это связано с использованием поправочных коэффициентов.

Принято, что укосы следует брать в период активного цветения растений, когда они достигают максимальной фитомассы. Но приведённые нами и содержащиеся в работе В. Г. Папченкова (2003а) примеры показывают, что максимальная фитомасса не всегда привязана к фазе цветения, да ещё если встречаются 2 и более пиков развития. В такой ситуации по своему опыту работы на реках Верхнего Поволжья лучше всего пробы фитомассы отбирать во второй половине июля—начале августа (в момент наибольшего развития растительности в целом), а для вычисления производственных характеристик пользоваться соответствующими коэффициентами, учитывающими эти особенности.

Как было показано В. Г. Папченковым (2003а) и видно из наших примеров, традиционно принятые коэффициенты 1.1 или 1.2 не отвечают действительности. В. Г. Папченковым (2003а) были предложены следующие коэффициенты: для высокотравных гелофитов — (1.1)1.2, для осок — 2.0, для низкотравных гелофитов — 2.3; для гидрофитов — 2.5—4. На сегодняшний день это наиболее адекватные поправочные коэффициенты. Однако, на данном этапе весьма актуальны натурные исследования по изучению фитомассы, её динамики и в конечном итоге продукции речных макрофитов с целью проверки и коррекции существующих данных.

Для сопоставления различных речных участков оказалось полезным рассчитывать запасы фитомассы и/или продукцию макрофитов на километровый отрезок русла. Например, на р. Куекша (Костромская обл., Островский р-н) наибольшее количество первичной продукции создаётся на запруженном участке с доминированием сообществ *Elodea canadensis* Michx. и *Potamogeton perfoliatus* (степень зарастания ~30%): более 12000 кг органического вещества в год на 1 км русла. На участках реки выше и ниже этого места продуктивность растительности заметно слабее. Так, в верхнем течении реки на километровом отрезке ценозы *Batrachium kauffmannii*, покрывающие 10% его площади, дают до 1000 кг органического вещества в год. На таком же участке, но ниже плотины, и занятом приблизительно на 15% сообществами *B. kauffmannii* и *Potamogeton perfoliatus*, продукция органического вещества может достигать 3000—3200 кг за сезон. Из этого видно, что на запруженном участке р. Куекша в условиях замедленного водообмена, лучшей освещённости и более благоприятного температурного режима происходит образование огромного количества первичной продукции. Её показатель в 4 и более раз превышает количество продукции на ненарушенных участках реки такой же протяжённости.

Близкая идея заложена в предложенном В. Г. Папченковым (1979, 1982, 1985а, 2001) показателе интенсивности зарастания, представляющим из себя отношение сырого веса надземных частей растений участка к его площади. Этот показатель практически не нашёл применения, поскольку используемая здесь сырая фитомасса мало информативна для решения экологических задач, да и его вычисление достаточно трудоёмкая процедура. Нам кажется, что даже более простая характеристика отрезков реки по степени зарастания и преобладающим сообществам будет нагляднее.

Изучение динамики речной растительности

Исследования речной растительности во временном масштабе могут проводиться как в течении одного вегетационного сезона, так и в продолжении ряда лет. При проведе-

нии таких наблюдений можно изучать динамику флоры, растительности, степени зарастания и характера распределения фитоценозов, фитомассы и продукции, т.е. любую из характеристик растительного покрова, какую-то их группу или же вести комплексные исследования.

Сезонные наблюдения лучше всего начинать сразу после прохождения половодья и делать съёмку, в зависимости от поставленных задач, один раз в 10 дней, в 2 недели или в месяц. Заканчивать следует перед ледоставом. Можно вести работу и круглый год. Мы проводили свои наблюдения в течении всего года с периодичностью 10—12 дней, но зимой делая съёмки несколько реже. Эти результаты показали, что ряд видов, даже в Верхнем Поволжье, продолжали вегетировать и в зимнее время, например, *Batrachium kauffmannii*, *Veronica anagallis-aquatica* L., *Fontinalis antipyretica*, *Leptodictyum riparium*, как они и близкие им виды ведут себя в регионах с более мягким климатом. Для рассматриваемой территории таких данных известно не было. Некоторые материалы этой работы нами были опубликованы (Чемерис, Бобров, 2003). Интересные результаты сезонных наблюдений за отдельными видами имеются в литературе (Dawson, 1976; Dawson et al., 1978; Glime, Raeymaekers, 1987).

Изучение многолетней динамики происходит в ходе повторных исследований на одних и тех же водотоках или их участках, проводящихся каждый год примерно в одной и то же время. Для такой работы лучше всего создать сеть станций. Эти станции следует выбрать в наиболее подходящих (обычно легко доступных) местах на самых выразительных, характерных водотоках какой-то территории или ландшафта. Таким способом нами проводились многолетние исследования в Верхнем Поволжье. В течении 3-х лет на стандартной сети из более чем 50 станций, расположенных на различных типах водотоков, велись комплексные ботанические работы, которые дали весьма интересные результаты. Полученные сведения соответствуют основным направлениям многолетней динамики растительности ручьёв и рек, показанным у целого ряда авторов (Kohler et al., 1987, 1989; Wiegand et al., 1989; Veit et al., 1997; Whitton et al., 1998; Veit, Kohler, 2003). Конечно, работа может проводиться и на отдельном водотоке или всего на нескольких ручьях и реках. Съёмку можно проводить не на конкретных станциях, а по всей протяжённости. Это делается на усмотрение исследователя. Весьма эффективно проводить повторные наблюдения в годы с контрастными климатическими условиями (сильно засушливые и наоборот дождливые), что даёт возможность не только максимально полно выявить характеристики растительного покрова, увидеть динамику, но и проследить реакцию растительности на изменение ряда факторов среды обитания.

Измерение экологических параметров

При любых исследованиях речной растительности на каждом участке русла, станции, при описании фитоценозов нужно охарактеризовать экологическую ситуацию. Для этого проводится измерение и определение основных параметров среды: 1) скорость течения, 2) глубина воды, 3) её прозрачность, 4) характер грунтов, 5) гидрохимические показатели, 6) хозяйственная деятельность и видимые нарушения, а также некоторые др. (например, освещённость, цветность). Скорость течения измеряется с помощью вертушки (механической или электронной) или более простым способом — методом поплавков, когда вдоль берега или прямо в русле отмеряется определённое расстояние, затем запускаются специально подготовленные поплавки (палочки, спички и т.п.) и измеряется время, за которое они пройдут выбранный отрезок и потом вычисляется скорость течения. Глубина воды определяется рулеткой, мерной линейкой, в глубоких местах лотом (размеченным шнуром с грузом на конце). Прозрачность воды на реках обычно характеризуется глазомерно (до дна, почти до дна), только иногда диском Секки (например, в сильно цветных или мутных водах, в глубоких местах). Характер грунтов определяется, как правило, по общепринятой у гидробиологов градации: песчаные, каменистые, глинистые, илистые, торфянистые; переходные варианты песчано-каменистые, каменисто-песчаные

и т.д.; каменистую фракцию можно указать более детально (гравий, галька, валуны). Гидрохимические анализы выполняются прямо в полевых условиях с использованием компактных аналитических приборов или отбираются пробы воды для последующей камеральной обработки в специализированных лабораториях и центрах. Описание хозяйственной деятельности (выпас, покосы, посевы, лесосплав, лесопереработка, фермы, промышленность и т.п.) и видимых антропогенных и других нарушений (мусор, загрязнение, стоки, топляки и т.д.) может даваться в произвольной форме и объёме. В зависимости от целей работы могут фиксироваться и другие сведения: характер берегов, особенности поймы и долины, характер приречной растительности и т.п.

Фотосъёмка

Данный аспект гидроботанической работы не был освещён в отечественной методической литературе, за исключением весьма специальной аэрофотосъёмки. На наш взгляд, все основные этапы исследований растительного покрова ручьёв и рек, да и вообще водных объектов, должны сопровождаться фотографированием. Нужно снимать наиболее типичные или редкие растения, фитоценозы, характер расположения растительности, общий вид участков водотоков, окружающий ландшафт и т.д. При картировании очень хорошо дублировать составленные картосхемы соответствующими фотоизображениями. Исследование сезонной и многолетней динамики также должно сопровождаться фотосъёмкой. Можно выбрать контрольные элементы растительного покрова (пятна растений, целые сообщества и т.п.), участки русла и фотографировать с какой-то определённой точки, которую следует чем-то пометить (кол, зарубка и т.д.), можно для этого воспользоваться GPS навигатором. Помимо записей и схем вы будете иметь серию изображений, что явно облегчит восприятие и интерпретацию данных. Естественно, что все фотоматериалы должны сопровождаться детальными подписями об объекте, месте и времени съёмки. В полевых записях следует делать пометки о том, что снято и где (плёнка, кадр, файл). Из полезных приспособлений для успешного фотографирования можно порекомендовать штатив для более удобной съёмки общих планов и съёмок с хорошей глубиной резкости (т.е. детализацией). Также штатив будет весьма эффективен при фотографировании в условиях недостаточной освещённости, например, на участках водотоков под пологом леса. Использование вспышки не рекомендуется, так как переотражения от водной поверхности могут испортить кадр. Очень рекомендуется применение поляризационных светофильтров, которые позволяют удалить нежелательные отражения и блики от неметаллических поверхностей, таких как вода, стекло и др. Особо актуально использование поляризаторов при съёмке растений и сообществ в толще воды. В солнечную погоду из-за отражения и бликов без такого светофильтра это практически не возможно сделать. Поляризационный светофильтр не только полностью снимает этот нежелательный эффект, но и несколько увеличивает контраст и насыщенность цвета.

Фотосъёмка сильно облегчает последующую обработку данных, т.к. вы имеете наглядный материал. Фотоматериалы должны использоваться и на конечных этапах работы: в публикациях, отчётах или докладах. Они явно повышают качество полученных данных и представляемых результатов.

Сложные таксономические группы речных растений

В процессе работы на ручьях и реках исследователь будет иметь дело или может столкнуться с рядом весьма специфичных групп растений, которые требуют особого внимания, как при сборе и сохранении, так и последующей обработке и идентификации. Необходимо знать где искать эти растения, как правильно их собирать и сохранять для дальнейшего успешного определения. Кратко остановимся на этих вопросах. Приведённые примеры касаются в основном водотоков Восточной Европы.

Макроводоросли

Эта группа растений в речных экосистемах относительно немногочисленна. Представлены зелёные нитчатые (*Cladophora* Kütz., *Draparnaldia* Bory, *Spirogyra* Link, *Ulothrix* Kütz.), жёлтозелёные сифоновые (*Vaucheria* DC.), красные (*Batrachospermum* Roth, *Lemanea* Bory) и харовые водоросли (*Chara* L., *Nitella* C. Agardh). На сильном течении, на каменистом субстрате следует искать виды *Cladophora*, *Draparnaldia*, *Vaucheria*, *Batrachospermum*, *Lemanea*. В спокойной воде, а часто и загрязнённой, обычны *Cladophora*, *Spirogyra*, *Ulothrix*, где они прикреплены ко дну или субстрату, или образуют скопления (маты), плавающие в толще или на поверхности воды. На отмелях, на заиленном субстрате, обычно в меженьный период встречаются харовые. За исключением *Lemanea*, *Chara*, *Nitella*, которые можно высушивать как сосудистые растения, остальные фиксируются 4-% раствором формалина. Наиболее типичные представители этой группы макрофитов: *Cladophora glomerata*, *C. fracta*, *Vaucheria sessilis*, *Batrachospermum gelatinosum*, *Lemanea fluviatilis* C. Agardh, *L. rigida* (Sirod.) De Toni, *Chara globularis* Thuill. (= *C. fragilis* Desv.), *C. vulgaris*, *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh.

Мохообразные

Очень характерные для речных экосистем и достаточно в них разнообразные растения. Обитают как в водной среде при различных скоростях течения, так и в разной степени обводнённых и увлажнённых местообитаниях русел, на всевозможных субстратах. Встречаются печеночники (*Scapania* (Dumort.) Dumort., *Conocephalum* Hill., *Marchantia* L., *Riccia* L. и др.), но наиболее многочисленны листостебельные мхи (*Sphagnum* L., *Schistidium* Brid., *Fontinalis* Hedw., *Calliergon* (Sull.) Kindb., *Hygroamblystegium* Loeske, *Hygrohypnum* Lindb., *Leptodictyum* (Schimp.) Warnst., *Brachythecium* B. S. G., *Platyhypnidium* Fleisch. и др.). В кислых быстрых реках на валунах в русле распространены *Scapania undulata* (L.) Dumort., *Marsupella aquatica* (Lindenb.) Schiffn., *Chiloscyphus rivularis* (Schrader) Haeussl. и *Fontinalis dalecarlica* Bruch et Schimp., по урезу воды встречаются виды *Sphagnum*, вертикальные стенки русел покрыты *Pellia epiphylla* (L.) Corda. На известковых субстратах на сильном течении обычны *Platyhypnidium riparioides* (Hedw.) Dixon, *Hygroamblystegium fluviatile* (Hedw.) Loeske, *H. tenax* (Hedw.) Jenn. Практически всегда на каменистых перекатах представлены *Fontinalis antipyretica* и *Leptodictyum riparium*. На крупных, обсыхающих к межени валунах встречаются *Schistidium rivulare* (Brid.) Podp., *Dichelyma falcatum* (Hedw.) Myr., *Hygrohypnum ochraceum* (Turn. ex Wils.) Loeske. В родниковых ручьях обычны *Cratoneuron filicinum* (L. ex Hedw.) Spruce и *Brachythecium rivulare* Schimp. На песчаных и гравийных отмелях обитают *Marchantia polymorpha* L. и *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp. Русловые стенки ручьёв и рек с нейтральной или слабощелочной водой зарастают *Conocephalum conicum* (L.) Dumort. ex Lindb. При работе на водотоке для сбора мохообразных следует внимательно осмотреть все экотопы (перекаты, плёсы, отмели, береговые кромки) и субстраты (камни, брёвна). Печеночники и мхи можно высушивать как сосудистые растения в прессах, но лучше отдельно, поскольку они значительно дольше последних удерживают влагу. Или же это делать в специальных бриологических пакетах, сделанных из крафта.

Стоит особо отметить, что криптогамные макрофиты (макроводоросли и мохообразные) обитают в весьма специфичных экотопах, обычно недоступных для сосудистых растений: очень быстрые перекаты и пороги, валуны, мертвая затопленная древесина, сильно затенённые участки русла, низкоминерализованные мягкие воды, ключевые выходы в руслах и у берегов рек, свежие крупнопесчаные аллювиальные наносы; либо смещают пик своей вегетационной активности на более ранние или более поздние по сравнению с сосудистыми макрофитами сроки. Это следует учитывать при планировании и проведении исследований.

Сосудистые растения

Наиболее многочисленная и во многих случаях доминирующая группа речных растений. Обычно сосудистые растения не вызывают какого-то затруднения ни при сборе, ни при определении. Однако, есть таксоны, которым следует уделить особое внимание, ввиду того, что в речных экосистемах встречаются трудно отличимые близкие виды и широко распространены гибридные растения. В первую очередь, это представители родов *Batrachium* (DC.) S. F. Gray, *Potamogeton* L., *Nuphar* Smith, *Nymphaea* L., *Callitriche* L.

Среди шелковников самый обычный речной вид *Batrachium kauffmannii* специфичен для перекатов и стремнин. Но на северо-западе европейской части в этих же местообитаниях может встречаться близкий *B. pseudofluitans* (Syme) Nym. или гетерофильные *B. penicillatum* Dumort. и *B. nevense* Tzvel. Другие виды шелковников в реках встречаются реже и обычно в слабопроточных местах.

В речных экосистемах рдесты представлены очень широким спектром. Основная проблема в данной группе — высокое разнообразие и сильное распространение гибридных растений. Часто гибриды имеют внешнее сходство с тривиальными родительскими видами. Из группы узколистных рдестов для рек обычен *Potamogeton pectinatus* L. Однако, на северо-западе и севере европейской России на ряду с ним в реках могут встречаться *P. filiformis* Pers., *P. × bottnicus* Hagstr. (= *P. pectinatus* × *P. vaginatus* Turcz.), *P. × fennicus* Hagstr. (= *P. filiformis* × *P. vaginatus*) и *P. × suecicus* (= *P. filiformis* × *P. pectinatus*) и *P. subretusus* Hagstr. Местами эти таксоны, особенно гибриды, полностью замещают в реках *P. pectinatus*. Сходная ситуация похожа наблюдается в северных или гористых районах Сибири и Дальнего Востока, где наиболее распространены *P. filiformis* и *P. subretusus*. Среди широколистных рдестов, кроме *P. gramineus*, *P. lucens* L., *P. perfoliatus*, в реках весьма обычны (а часто и более обильны) и их гибриды *P. × angustifolius* J. Presl (= *P. gramineus* × *P. lucens*), *P. × nitens* (= *P. gramineus* × *P. perfoliatus*), *P. × salicifolius* Wulfg. (= *P. lucens* × *P. perfoliatus*). Из представителей с плавающими листьями в водотоках встречаются *P. natans* L., *P. nodosus* Poir., а также ряд похожих гибридов, из которых наиболее часто *P. × fluitans* Roth (= *P. lucens* × *P. natans*) и *P. × sparganiiifolius* Laest. ex Fries (= *P. gramineus* × *P. natans*). Гибриды рдестов обычно привязаны к проточным местообитаниям (перекаты, стремнины), которым и следует уделить больше внимания при сборе этих растений.

На водотоках также кроме обычных представителей кувшинковых, встречаются гибриды. Причём эти гибриды фертильны и часто произрастают сами по себе, вне всякой связи с родителями. В реках бореальной полосы и севернее помимо обычной *Nuphar lutea* распространена гибридная *N. × spenneriana* Gaudin (= *N. lutea* × *N. pumila* (Timm) DC.). На севере европейской части страны в водотоках представлены 3 кувшинки: *Nymphaea alba* L., *N. candida* J. Presl и их гибрид *N. × borealis* E. G. Camus. Для успешного определения этих таксонов необходимо их правильно собирать. Обычно берут 1—2 листа, чтобы представить верхнюю и нижнюю их поверхности; 2—3 цветка, 2 из них расправляют для демонстрации сверху и снизу, 3-й высушивают в боковой проекции; 1—2 плода. Образцы кубышки и кувшинки нужно дополнить 3—5 срезанными рыльцевыми дисками, что поможет при идентификации гибридов.

Некоторое затруднение представляют и речные болотники. Когда они пребывают в вегетативном состоянии, а в условиях рек, особенно на течении, такое наблюдается нередко, трудно понять какой вид встретился — *Callitriche cophocarpa* Sendtn. или *C. palustris* L. В некоторых регионах добавляются и свои похожие виды (*C. hamulata* Kütz., *C. stagnalis* Scop.). В такой ситуации можно порекомендовать либо тщательные поиски, хотя бы единичных плодоносящих растений, например, на отмелях, либо повторное посещение, к примеру, в межень.

Бывает весьма нелегко, особенно для начинающих исследователей, определять погруженные формы широко распространённых гелофитов: *Butomus umbellatus* L. f. *vallisneriifolius* (Sagorski ex Asch. et Graebn.) Glück, *Sagittaria sagittifolia* L. f. *vallisneriifolia*

(Coss. et Germ.) Glück, *Schoenoplectus lacustris* f. *fluitans* Glück, *Sparganium emersum* Rehm. f. *fluitans* (Gren. et Godr.) Glück, когда нет ни соцветий, ни нормальных листьев, а лишь многочисленные удлинённые погруженные листья. *Butomus umbellatus* отличается довольно жёсткими, слегка трёхгранными в сечении погруженными листьями, буроватого, часто красноватого оттенка; у *Sagittaria sagittifolia* они шире чем у других видов, слегка извилистые, с наибольшей шириной выше середины, коричневато-зелёные; *Schoenoplectus lacustris* имеет достаточно мягкие, постепенно заостряющиеся к верхушке листья, травянисто-зелёного цвета; самые мягкие, по всей длине одинаковой ширины и ярко-зелёные листья свойственны *Sparganium emersum*.

Зная такое положение дел, даже при появлении малейшего сомнения в идентификации вида необходимо собирать его в гербарий или коллекцию. Вообще полезно гербаризировать не только редкие и интересные виды, но в небольшом количестве или время от времени и самые обычные (часто на первый взгляд) растения.

Специфические речные сообщества

В ручьях и реках, помимо хорошо выраженных, обычных для водных объектов сообществ рясковых, крупных рдестов, нимфейных, воздушно-водных растений, встречается довольно большое число характерных этим экосистемам фитоценозов, на которые мы обратим здесь внимание, чтобы исследователи имели представление с чем им придётся иметь дело в тех или иных речных местообитаниях и были готовы к этому.

Растительность порогов, перекатов и стремнин

Самые характерные речные экотопы, отличаются быстрым течением и твёрдым, как правило, каменистым субстратом. В этих местообитаниях встречается целый комплекс фитоценозов. При наибольших скоростях течения (более 1.5 м/с) в мягких водах развиваются сообщества макрородослей *Lemanea fluviatilis* или *L. rigida*, в более жёсткой воде — ценозы *Cladophora glomerata* и *Vaucheria sessilis*. Несколько более слабое течение (1—1.5 м/с) предпочитают бриоценозы: в слабо минерализованных реках — сообщества *Scapania undulata* и *Fontinalis dalecarlica*, при средней и повышенной минерализации — сообщества *Fontinalis antipyretica* и *Leptodictyum riparium*, *Schistidium rivulare*, *Dichelyma falcatum*, *Hygrohypnum ochraceum*, а на известковых субстратах ценозы *Platyhypnidium riparioides*. С понижением скорости течения (0.5—1 м/с) уже широко распространены сообщества *Batrachium kauffmannii*, шелковника с рдестами (*Potamogeton* × *fennicus*, *P. perfoliatus*, *P. × salicifolius*, *P. × nitens*), шелковника и погруженных гелофитов (*Sparganium emersum* f. *fluitans*, *Sagittaria sagittifolia* f. *vallisneriifolia*), рдестов (*Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. natans*, *P. × sparganiifolius*) и погруженных гелофитов (*Butomus umbellatus* f. *vallisneriifolius*, *Sagittaria sagittifolia* f. *vallisneriifolia*, *Schoenoplectus lacustris* f. *fluitans*, *Sparganium emersum* f. *fluitans*), которые соответственно занимают градиент грунтов от каменистых до почти песчаных. Все эти сообщества свойственны только речным экосистемам. Отметим, что при доминировании вида (например, какого-то рдеста), обычного и в водоёмах, его фитоценозы в условиях течения будут по существу другие. Это надо обязательно учитывать.

Отмельные сообщества

Для водотоков типичен режим подъёма воды в половодье (после таяния снега) или в паводок (например, дождевой) и падение уровня воды в межень (обычно с середины лета). В межень на многих реках обнажаются различного рода отмели, представляющие собой поднятия дна, возникшие в результате русловых процессов (субстрат где-то смыывается, а где-то намывается). Эти отмели существуют короткий промежуток времени, обычно до начала осенних дождевых паводков, когда их затапливает. И вот на этих короткоживущих элементах речных экосистем развиваются специфические сообщества от-

мельных однолетников и пойменного эфемеретуа. Первые представлены фитоценозами *Bidens tripartita*, *Persicaria hydropiper*, *P. lapathifolia*, *P. minor*, *Chenopodium glaucum* L., *C. rubrum* L. и др.; вторые — сообществами *Juncus bufonius* L., *Gnaphalium uliginosum* L., *Limosella aquatica* L., *Plantago uliginosa* F. W. Schmidt (= *P. intermedia* DC.) и др.

Фитоценозы русловых стенок

Специфические ручьевые и речные экотопы — крутые, почти отвесные береговые кромки и стенки с сочащимися грунтовыми водами. Они находятся в зоне попадания брызг и периодически омываются речными водами (например, в паводки). Такие вертикальные стенки русел покрыты, часто сплошным ковром, сообществами *Pellia epiphylla* и *Conocerphalum conicum*, причём первый вид доминирует в условиях мягководных рек, второй — более минерализованных.

Сообщества ключей и ручьёв

Выходы грунтовых вод, родники, родниковые ручьи представляют собой характерный элемент речных экосистем и бассейнов. Здесь развивается целый ряд своеобразных фитоценозов. В первую очередь, это сообщества травянистых растений *Cardamine amara* L., *Chrysosplenium alternifolium* L., также обычны бривоценозы *Cratoneuron filicinum* и *Brachythecium rivulare*. Нередки в этих местообитаниях фитоценозы мелких гелофитов *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Veronica beccabunga* L., *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv. Приведённые сообщества, как и их местообитания, обычно имеют относительно небольшие площади, но в местах с богатым ключевым питанием или в родниковых ручьях способны создавать аспект.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В отечественной науке уделялось и до сих пор уделяется мало внимания исследованию растительного покрова ручьёв и рек, которые по числу и разнообразию явно превосходят все другие водные объекты страны. Основная цель этой работы показать, какие аспекты растительности водотоков можно изучать и каким образом это наиболее эффективно осуществлять. Для этого мы попытались рассказать об основных этапах организации исследований, методах и подходах проведения работ, показать некоторые трудности, которые могут возникнуть во время изучения растительного покрова ручьёв и рек. Многим будет полезен и приведённый к статье список литературы. Надо сказать, что изложенный материал во многом основан на личном опыте и отражает нашу точку зрения, нами также были учтены данные важнейших, по нашему мнению, публикаций по речной растительности. Мы полностью отдаём себе отчёт, что в работе есть упущения, возможно, кто-то не согласится с рядом положений, тем не менее мы очень рассчитываем, что приведённые сведения и данные помогут активизировать исследования речной растительности у отечественных ботаников и экологов. В настоящее время это представляется насущной необходимостью.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность А. Kohler (Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie, Stuttgart, Germany) и G. Wiegand (BTU, Cottbus, Germany) за некоторые литературные источники.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 01-04-49524, 04-04-49814) и Фонда содействия отечественной науке.

Список литературы

- Бобров А. А.* Флора водотоков Верхнего Поволжья // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 1. С. 93—104.
- Бобров А. А.* Флора и растительность водотоков Верхнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999б. 20 с.
- Бобров А. А.* Конспект и общая характеристика флоры ручьёв и рек бассейна Верхней Волги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 3. С. 37—44.
- Бобров А. А.* Растительные сообщества речных перекатов и стремнин Верхнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 1. С. 18—28.
- Бобров А. А., Чемерис Е. В.* Описание растительных сообществ в водоёмах и водотоках и подходы к их классификации методом Браун-Бланке // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 105—117.
- Василевич В. И.* Эколого-фитоценотическая или флористическая классификация растительности? // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 118—125.
- Катанская В. М.* Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 160—182.
- Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Катанская В. М., Распопов И. М.* Методы изучения высшей водной растительности // Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 129—176.
- Краснова А. Н.* Территориальная дифференциация гидрофильного компонента растительного покрова Восточной Европы // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2004. 211—228 с.
- Кузьмичёв А. И.* Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный указатель научной литературы (1853—2001 гг.). Изд. 2-ое, дополн. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2002. 267 с.
- Кузьмичёв А. И., Гарин Э. В.* Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Библиографический указатель литературы по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Изд. 3-е, испр. и дополн. // Рукопись. Борок, 2005. 253 с.
- Кузьмичёв А. И., Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В., Трусов Б. А., Краснова А. Н., Артёменко В. И., Лапиров А. Г., Ляшенко Г. Ф.* Флора и растительность озёр Ярославской области // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоёмов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 50—94.
- Ляшенко Г. Ф.* Изменение водной растительности от истока к устью реки Сить (бассейн Рыбинского водохранилища) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 94—99.
- Папченков В. Г.* К методике изучения продуктивности водной растительности в средних и малых реках // Растит. ресурсы. 1979. Т. 15. Вып. 3. С. 454—459.
- Папченков В. Г.* Характеристика высшей водной растительности рек Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 20 с.
- Папченков В. Г.* Зарастание рек Среднего Поволжья и связь его с условиями среды // Экология. 1985а. № 3. С. 20—27.
- Папченков В. Г.* О классификации макрофитов водоёмов и водной растительности // Экология. 1985б. № 6. С. 8—13.
- Папченков В. Г.* Речная флора Среднего Поволжья // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара, 1993. С. 16—35.
- Папченков В. Г.* Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 213 с.
- Папченков В. Г.* Продукция макрофитов вод и методы её изучения // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003а. С. 137—145.
- Папченков В. Г.* Характер зарастания водных экосистем // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья / Отв. ред. В. Г. Папченков. М.: Наука, 2003б. С. 198—202.
- Папченков В. Г., Лисицына Л. И., Довбня И. В., Артёменко В. И.* Водная растительность Костромского расширения Горьковского водохранилища // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 35—45.

- Папченков В. Г., Маркевич Г. И. Флора и растительность Уводьского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2003. № 4. С. 18—25.
- Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озёр Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 197 с.
- Распопов И. М. Мониторинг высшей водной растительности // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 173—244.
- Распопов И. М. Продукция макрофитов водоёмов с замедленным водообменом: основные понятия, методы изучения // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 146—150.
- Синкявичене З. Реки // Растительный покров Национального парка Литовской ССР. Вильнюс, 1988. С. 81—90.
- Синкявичене З. Систематико-хорологический анализ макрофитов рек Литвы // Сб. статей молодых учёных (Институту ботаники — 30 лет). Вильнюс, 1989. С. 131—139.
- Синкявичене З. В. Характеристика растительности средних и малых рек Литвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1992. 28 с.
- Чемерис Е. В., Бобров А. А. Сообщества *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert верховий и долин малых рек Верхнего Поволжья // Растительность России. 2002. № 3. С. 77—82.
- Чемерис Е. В., Бобров А. А. К биологии и экологии *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. (*Fontinaliaceae* Schimp.) в Ярославском Поволжье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 1. С. 68—72.
- Щербаков А. В. Атлас флоры водоёмов Тульской области. М.: Русский университет, 1999. 45 с.
- Щербаков А. В. Изучение и анализ региональных флор водоёмов // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 56—69.
- Dawson F. H. The annual production of the aquatic macrophyte *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* (R. W. Butcher) C. D. K. Cook // Aquat. Bot. 1976. Vol. 2. P. 51—73.
- Dawson F. H., Castellano E., Ladle M. Concept of species succession in relation to river vegetation and management // Verh. Internat. Verein. theor. und angew. Limnol. 1978. Vol. 20. Pt. 2. P. 1429—1434.
- Edwards R. W., Brown M. W. An aerial photographic method for studying the distribution of aquatic macrophytes in shallow waters // J. Ecol. 1960. Vol. 48. № 1. P. 161—163.
- Glime J. M., Raeymaekers G. Temperature effects on branch and rhizoid production in six species of *Fontinalis* // J. Bryol. 1987. Vol. 14. Pt. 4. P. 779—790.
- Herr W. Die Fließgewässervegetation im Einzugsbereich von Treene und Sorge // Zur Flora und Vegetation Schleswig-Holsteins und angrenzender Gebiete: Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein und Hamburg. Hf. 33. Kiel, 1984. S. 77—117.
- Holmes N. T. H., Whitton B. A. Macrophytes of the River Tweed // Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. 1975. Vol. 42. P. 369—381.
- Holmes N. T. H., Whitton B. A. Macrophytic vegetation of the River Swale, Yorkshire // Freshwat. Biol. 1977. Vol. 7. № 6. P. 545—558.
- Kohler A. Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen // Landschaft und Stadt. 1978. Bd. 10. P. 73—85.
- Kohler A., Janauer G. A. Zur Methodik der Untersuchung von aquatischen Makrophyten in Fließgewässern // Handbuch Angewandte Limnologie / Ch. Steinberg, H. Bernhardt, H. Klapper (Hrsg.). Stuttgart: Ecomed Verlag, 1995. VIII-1.1.3. S. 1—22.
- Kohler A., Sipos V., Björk S. Makrophyten-Vegetation und Standorte im humosen Bräkne-Fluß (Südschweden) // Bot. Jahrb. Syst. 1996. Bd. 118. Hf. 4. S. 451—503.
- Kohler A., Sonntag E., Köder M., Pall K., Veit U., Zeltner G.-H., Janauer G. A. Macrophyte distribution in the River Vils (Oberpfalz, Bavaria) // Large Rivers. Vol. 14. № 1—2: Arch. Hydrobiol. Suppl. 2003. Vol. 147. № 1—2. P. 33—53.
- Kohler A., Vollrath H., Beisl E. Zur Verbreitung, Vergesellschaftung und Ökologie der Gefäß-Makrophyten im Fließwassersystem Moosach (Münchener Ebene) // Arch. Hydrobiol. 1971. Bd. 69. Hf. 3. S. 333—365.
- Kohler A., Warnek L., Zeltner G.-H. Veränderungen von Flora und Vegetation in den Kalkreichen Fließgewässern der Friedberger Au von 1972 bis 1987 // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1989. Bd. 83. Hf. 3. S. 407—451.

- Kohler A., Zeller M., Zeltner G.-H.* Veränderungen von Flora und Vegetation im Fließgewässersystem der Moosach (Münchener Ebene) 1970—1985 // *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 1987. Bd. 58. S. 115—137.
- Kutsher G., Kohler A.* Verbreitung und Ökologie submerser Makrophyten in Fließgewässern der Erdinger Mooses (Münchener Ebene) // *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 1976. Bd. 47. S. 175—228.
- Veit U., Kohler A.* Long-term study of the macrophytic vegetation in the running waters of the Friedberger Au (near Augsburg, Germany) // *Large Rivers*. Vol. 14. № 1—2: *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 2003. Vol. 147. № 1—2. P. 65—86.
- Veit U., Zeltner G.-H., Kohler A.* Die Makrophyten-Vegetation des Fließgewässersystems der Friedberger Au (bei Augsburg). Ihre Entwicklung von 1972 bis 1996 // *Ber. Inst. Landschafts- und Pflanzenökologie Univ. Hohenheim*. 1997. Beih. 4. S. 7—241.
- Whitton B. A., Buckmaster R. C.* Macrophytes of the River Wear // *Naturalist, Hull*. 1970. № 914. P. 97—116.
- Whitton B. A., Boulton P. N. G., Clegg E. M., Gemmell J. J., Graham G. G., Gustar R., Moorhouse T. P.* Long-term changes in macrophytes of British rivers: 1. River Wear // *Sci. Total Environ.* 1998. Vol. 210—211. P. 411—426.
- Wiegleb G.* Struktur, Verbreitung und Bewertung von Makrophytengesellschaften niedersächsischer Fließgewässer // *Limnologica*. 1981. Bd. 13. Hf. 1. S. 427—448.
- Wiegleb G.* A phytosociological study of the macrophytic vegetation of running waters in Western Lower Saxony (Federal Republic of Germany) // *Aquat. Bot.* 1983. Vol. 17. № 3—4. P. 251—274.
- Wiegleb G.* A study of habitat condition of the macrophytic vegetation in selected river systems in Western Lower Saxony (Federal Republic of Germany) // *Aquat. Bot.* 1984. Vol. 18. № 4. P. 313—352.
- Wiegleb G., Herr W.* Zur Entwicklung vegetationskundlicher Begriffsbildung am Beispiel der Fließgewässervegetation Mitteleuropas // *Tuexenia*. 1984. № 4. S. 303—325.
- Wiegleb G.* Analysis of flora and vegetation in rivers: concepts and applications // *Handbook of vegetation science*. Vol. 15/1. Vegetation of inland waters / J. J. Symoens (ed.). Dordrecht—Boston—London: Kluwer Acad. Publ., 1988. P. 311—340.
- Wiegleb G., Herr W., Todeskino D.* Ten years of vegetation dynamics in two rivulets in Lower Saxony (FRG) // *Vegetatio*. 1989. Vol. 82. P. 163—178.
- Wiegleb G., Kadono Y.* Composition, structure and distribution of plant communities in Japanese rivers // *Bot. Jahrb. Syst.* 1988. Bd. 110. Hf. 1. S. 47—77.
- Wright J. F., Hiley P. D., Ham S. F., Berrie A. D.* Comparison of three mapping procedures developed for river macrophytes // *Freshwat. Biol.* 1981. Vol. 11. № 4. P. 369—379.

РЕДКИЕ ВИДЫ ГИДРОФИТОВ ОЗЁР БЕРЕЗИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

С. А. Автушко

Березинский биосферный заповедник
Беларуссия, Витебская обл., Лепельский р-н, пос. Домжерицы. E-mail: bbsr@tut.by

Березинский биосферный заповедник относится к особо охраняемым природным территориям. Расположен он в северной части Республики Беларусь и занимает площадь 110 тыс. га. В настоящее время флора заповедника насчитывает свыше 800 видов сосудистых растений, 42 из которых занесены в Красную книгу РБ, 3 из них относятся к гидрофитам.

Водные комплексы Березинского заповедника разнообразны и обеспечивают обильное развитие прибрежной и водной растительности. По фитоценотической структуре их можно разделить на фитоценозы реки Березины и её притоков, каналов, стариц и пойменных озёр. Наиболее полно к настоящему времени изучена растительность озёр. Их в заповеднике семь: Ольшица, Манец, Плавно, Домжерицкое и Палик — более или менее крупные, Московница и Пострежское — мелкие и почти угасшие, расположенные среди верховых болот. Все озёра мелководны, высокоэвтрофны и относятся к типу дистрофирующих. Средняя глубина их от 0,9 до 1,3 м. Дно выстлано толстым слоем ила, толщина которого 3 м и больше (Березинский..., 1996).

В озёрах Домжерицкое и Плавно произрастают два редких вида, занесённых в Красную книгу РБ — *Aldrovanda vesiculosa* L. и *Hydrilla verticillata* (L. fil) Royle.

Aldrovanda vesiculosa, категория охраны — 2. Редкий реликтовый (возможно занесённый водоплавающими птицами и натурализовавшийся) палеотропический со спорадическим распространением в умеренных широтах, недостаточно изученный вид монотипного тропического рода, находящийся на территории Беларуси в отдельных локалитетах на северо-восточной границе средневропейского фрагмента ареала (местонахождения в республике являются наиболее северными и северо-восточными в Европе) (Красная книга..., 1993). В оз. Домжерицком нами отмечено 5 местообитаний, а в озере Плавно — 1. Этот вид встречается в сообществах *Sparganium emersum* и *Nuphar lutea*, и на мелководьях в сообществах *Typha angustifolia* и *Phragmites australis*.

Hydrilla verticillata. Категория охраны — 2. Редкий, гемикосмополитный, реликтовый вид. В республике известен только из водоёмов Поозерья, образует небольшие заросли (Красная книга..., 1993), встречается в оз. Плавно единичными особями в сообществах *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*, *Ceratophyllum demersum*, на глубине от 1,0 до 1,3 м, на илистом грунте.

В оз. Палик произрастает *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. Категория охраны — 3. Редкий, бореальный постплиоценовый амфиатлантический реликтовый вид, встречающийся в небольших количествах на ограниченных площадях и находящийся на территории Беларуси в отдельных локалитетах в пределах европейского фрагмента ареала (Красная книга..., 1993). В озере встречается небольшими группами на глубине 20—60 см. Произрастание вышеуказанных видов в озёрах заповедника указывает на минимальную антропогенную нагрузку на водоёмы, что соответствует природоохранному статусу заповедника.

Список литературы

- Березинский биосферный заповедник. Коллектив авторов. Мн.: БелЭн, 1996. 190 с.
Красная книга Республики Беларусь. Мн.: БелЭн, 1993.

ДОННЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ СЕВЕРО-КАВКАЗСКОГО ШЕЛЬФА ЧЁРНОГО МОРЯ И ИХ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Д. Ф. Афанасьев

Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
344007 г. Ростов-на-Дону, ул. Береговая, 21/2. E-mail: Dafanas@mail.ru

В последнее десятилетие в связи со сложившейся экономико-политической ситуацией возросла интенсивность добычи, переработки и транспортировки нефти на юге России. Функциони-

руют несколько крупных терминалов по перекачке нефти и нефтепродуктов, а также планируется добыча нефти на шельфе Чёрного и Азовского морей. Известно, что эвтрофирование, загрязнение и последствия хозяйственной деятельности уже привели к деградации донных сообществ Чёрного моря и резкому снижению их биологической продуктивности. Таким образом, анализ состояния, динамики, распределения морских биоресурсов в российской зоне Чёрного моря, исследование продуктивности популяций и сообществ морских водорослей, проблемы их рационального использования представляется чрезвычайно актуальным.

Крупные сводки по структуре макрофитобентоса шельфа северо-кавказского побережья Чёрного моря основаны на исследованиях, проведённых в середине 70-х—80-х годов XX века. Известно, однако, что за последние 25—30 лет структура, распределение и запасы водных макрофитов претерпели значительные изменения (Громов, 1998). В публикациях последнего времени приводятся данные об усилении антропогенного прессинга на акваторию Чёрного моря (Zaitsev, 1993; Tuncer et al., 1998; Круглякова и др., 1997; Чаленко и др., 1997, 1998), в связи с чем ряд видов водорослей — макрофитов оказываются под угрозой исчезновения (Зайцев, 1998, 2000; Берёзенко, 2002). Отмечается увеличение проективного покрытия мезо- и полисапробных видов (Ковардаков и др., 1985; Миничева, 1990), снижение биомассы олигосапробных видов водорослей (Black sea biological diversity, 1998). В зонах повышенного загрязнения и эвтрофикации выявлены структурные перестройки растительных сообществ (Хайлов и др., 1991). Таким образом, основной причиной продолжающихся сукцессионных изменений макрофитобентоса Чёрного моря является нарастающее загрязнение акватории нефтепродуктами, тяжёлыми металлами и органическими веществами, что, в свою очередь, обуславливает дальнейшие антропогенные трансформации морской донной растительности.

В период с 1999 по 2003 гг. в весенние и летние месяцы в полевых условиях изучали структуру и продуктивность растительных сообществ двух гидрботанических районов (северо-восточного и прикерченского) российского сектора Чёрного моря (от косы Чушки (Таманский полуостров) до мыса Кадош (г. Туапсе). Геоботанические исследования проводили методом линейных трансект в модернизации В. В. Громова (1973), с привлечением группы аквалангистов.

Всего в северо-восточном районе обнаружено 119 видов водных макрофитов. Основу растительности северо-восточного гидрботанического района составляет доминирующая ассоциация *Cystoseiretum cladostephusum*, включающая до 72 видов макрофитов, с общим проективным покрытием 50—100%, и высотой, не превышающей 50 см. Средняя биомасса макрофитов — 3,1 кг/м². Минимальная биомасса фиксируется при антропогенном нарушении экотопа. Растительность участка г. Туапсе — г. Геленджик исчезает на глубине ~ 9,5 м, в связи с изменением грунта с каменистого и скально-валунного на песчаный или песчано-илистый. Ширина фитали здесь составляет около 500 м. В районе полуострова Абрау изобаты проникновения растительности различны, причём на антропогенно нарушенных участках, в связи с меньшей прозрачностью воды и заилением грунта, макрофитобентос исчезает на меньших глубинах. Так, в Новороссийской бухте исчезновение растительности происходит на глубинах до 15 м. В чистых экотопах глубина проникновения растительности увеличивается в 2 раза (до 32 м у м. Б. Утриш, где ширина фитали составляет 1 км.).

В прикерченском гидрботаническом районе в Таманском и Динском заливах на песчано-илистом и ракушечном грунте чередуются ассоциации *Zostera noltii*, *Zannichellia sp.*, *Ruppia maritima*, реже встречаются эндемик *Enteromorpha meotica*, *Cladophora laetevirens*, *Chondria tenuissima*, причём спутанные «подушки» этих видов, пронизывающих всю водную толщу, достигают почти 6 кг/м². Всего в прикерченском районе обнаружено 95 видов водных макрофитов.

Всего в российском секторе Чёрного моря обнаружено 135 видов водорослей-макрофитов и морских трав (высших водных растений). 30 лет назад А. А. Калугина-Гутник (1975) приводила данные о встречаемости здесь более чем 170 видов водорослей-макрофитов. Таким образом, около 25% видов водорослей стали редкими или исчезающими. Снизилось и разнообразие ассоциаций — из 40 основных осталось не более 30.

При исследовании акватории в районе морского нефтетерминала Каспийского Трубопроводного Консорциума (Ю. Озереевка, Абрауский полуостров), в мае и августе 2003 г. обнаружено всего 22 вида водорослей-макрофитов, из них бурых — 9 видов, красных водорослей — 11 и зелёных — 2 вида. Снижение видового богатства альгофлоры свидетельствует об общей деградации её в районе интенсивного антропогенного воздействия. По сравнению с разрезами, выполненными до начала работы терминала (с 1999 по 2002 гг.), в 2003 г. чётко прослеживается тенденция к фрагментации сообществ, выпадения олигосапробных видов из состава фитоценозов этого района, снижения биомассы обоих видов цистозир, усиления эпифитной сингузии, появления водорослей в основном мезонафтобионтного комплекса, таких как *Cladophora laetevirens*, *Dilophus fasciola*, *Padina pavonia*, *Callithamnion corymbosum*, *Polysiphonia opaca* и т.д.

На шельфе Таманского полуострова, на участке, между мысами Панагия и м. Железный Рог с мая по август 2003 г. обнаружено 2 вида морских трав и 24 вида водорослей—макрофитов, из них красных водорослей — 13 видов, зелёных — 6, бурых — 5. В прибрежной части акватории с плотным песчаным грунтом развивается низкорослая одноярусная ассоциация взморника малого — *Zosteretum noltii purum*. Глубины до 5 м заняты значительной по протяжённости двухъярусной ассоциацией *Zosteretum subpurum*, верхний ярус которой высотой 70 см образует *Zostera marina*, а нижний — *Zostera noltii*. Общее проективное покрытие этой ассоциации колеблется от 20 до 90%. На глубине от 5 до 7—8 м встречаются разреженные сообщества, относящиеся к разным формациям. Биомасса ассоциаций зависит от проективного покрытия и колеблется от 50 до 550 г/м². Глубже 10 метровой изобаты на полях чистого песчаного грунта макроскопическая растительность отсутствует. За мысом Панагия в сторону мыса Железный рог, и далее, к Анапе, вдоль берега на десятки километров к югу-востоку простираются песчаные и песчано-илистые грунты с редкими выходами скал (Громов, 1998). Здесь, с глубины 5 м единично встречаются только экземпляры таких морских трав, как *Zostera marina* и *Zostera noltii*.

Несмотря на усиливающийся антропогенный прессинг, рассчитанные в результате проведённых нами работы сырьевые запасы промысловых водорослей и трав в Чёрном море оказались достаточно велики. В таблице приведены запасы и биопродуктивность некоторых важнейших видов водорослей и морских трав. Величины удельной продукции показывают, что у цистозир, ульвы и зостер годовой прирост биомассы на единицу площади (1м²) в несколько раз превышает среднюю весенне-летнюю биомассу (табл. 1).

Таблица 1. Биопродуктивность макрофитов северо-восточного и прикерченского гидробиотического районов российского побережья Чёрного моря

Вид	Биомасса, г/м ²	Запасы, тыс.т	Продукция, г/м ² *	Удельная продукция, (Р/В)*	Общая продукция зарослей, тыс.т
<i>Ulva rigida</i>	550	1,6	5800	10,5	16,8
			5980	10,6	
<i>Codium tomentosum</i>	1600	89	1600	1	89
			Данных нет	Данных нет	
<i>Cystoseira barbata</i> , <i>C. crinita</i>	2900	281,2	7500	2,5	575
			8615	2,2	
<i>Phyllophora nervosa</i>	1400	36	715	0,5	16,5
			768	0,3	
<i>Zostera marina</i> , <i>Z. noltii</i>	350	10,5	1350	3,9	41
			460—2500	3,7—4,5	

Примечание. * — в числителе наши данные, в знаменателе — данные А. А. Калугиной- Гутник (1975).

Согласно полученным данным, наибольшими запасами на российском побережье обладает цистозира кустистая (200,6 тыс. т сырой массы), занимающая господствующее положение в чистых экотопах открытых берегов с интенсивным движением воды. Близкородственный ей вид цистозира бородачатая занимает иную экологическую нишу, в целом предпочитая более глубоководные местообитания с условиями менее интенсивного внешнего обмена. Общие запасы её в российском секторе оцениваются в 80,6 тыс. т сырой массы. Наибольшая биомасса обоих видов цистозир приходится на относительно небольшой участок побережья от пос. Дюрсо до м. Анапского. За 30 лет произошло снижение биомассы цистозировых ценозов минимум в 1,5 раза — в 70-х—80-х гг. А. А. Калугина-Гутник (1975) и В. В. Громов (1998) оценивали их запасы в 1,0—1,5 млн. т.

Рациональное использование запасов цистозир без ущерба для популяций, рекомендуется при изъятии не более 30—50% биомассы в период с начала июня до начала ноября, с чередованием добычи по участкам, что позволит ежегодно изымать до 15 тыс. тонн сырой массы ценного в хозяйственном отношении природного сырья.

Список литературы

- Берёзенко Н. С. Изменение донной растительности Новороссийской бухты (1997—2001 гг.) // Геоэкол. исслед. и охрана недр. 2002. № 2. С. 67—76, 79.
Громов В. В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России. СПб., 1998. 446 с.

- Зайцев Ю. П. Самое синее в мире. Чёрноморская экологическая серия. Том № 6. Нью-Йорк: Изд. ООН, 1998. С. 83.
- Зайцев Ю. П. Чёрное море: состояние экосистемы и пути его улучшения. Одесса.: МЭЦ, 2000. 48 с.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 246 с.
- Ковардаков С. А., Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Попов А. Е. Комплексная адаптация цистозеры к градиентным условиям. Киев: Наук. думка, 1985. 216 с.
- Круглякова Р. П. и др. Оценка техногенного загрязнения нефтепродуктами прибрежной зоны российского сектора Чёрного моря // Геоэкол. исслед. и охрана недр. 1997. С. 12—19, 47.
- Миничева Г. Г. Прогнозирование структуры фитобентоса с помощью показателей поверхности водорослей // Бот. журн. 1990. Т. 75. С. 1611—1618.
- Хайлов К. М., Гринцов В. Н., Завалко С. Е., Ковардаков С. А., Макаров В. Н. Околограничные хемобиогидродинамические процессы в морских прибрежных экосистемах. Апатиты, 1991. 50 с.
- Чаленко Л. А. и др. Хлор- и фосфорорганические пестициды в донных отложениях прибрежной зоны Чёрного моря // Геоэкол. исслед. и охрана недр. 1997. С. 20—25, 48.
- Чаленко Л. А. и др. Оценка степени загрязнённости хлор- и фосфорорганическими пестицидами акватории российского сектора Чёрного моря // Геоэкол. исслед. и охрана недр. 1998. С. 29—36, 55.
- Black sea biological diversity. Ukraine. United Nations Publications. New York. 1998. P. 43—47, 216—227.
- Tuncer G. et al. Land-based sources of pollution along the Black sea coast of Turkey: concentrations and annual loads to the Black sea // Mar. Pollut. Bull. 1998. P. 409—423.
- Zaitsev Yu. P. Impact of eutrophication on the Black sea fauna // Studies and Reviews, № 64. General fisheries council for the Mediterranean, Rome, January, 1993. P. 59—86.

ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ЗАРАСТАНИЯ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ БОЛЬШИХ ОЗЁР СРЕДНЕЙ ТАЙГИ НА ПРИМЕРЕ ОЗ. СЫРКОВОГО (ХАНТЫ-МАНСИЙСКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ)

А. А. Бабушкин

ФГУП «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства»
625023 г. Тюмень, ул. Одесская, д. 33. E-mail: lotsman@sibtel.ru

Территория таёжной зоны в пределах Западной Сибири отличается сильной заболоченностью и наличием многочисленных озёр различных генетических типов. На склонах водоразделов преобладают небольшие по размерам внутриболотные дистрофные озёра с обрывистыми торфяными берегами возникшие из болотных мочажин в процессе естественного развития торфяного болота (Рихтер, 1957). Вследствие сильного влияния специфических гидрологических, гидрохимических и литологических условий, данные водоёмы отличаются слабым развитием водной растительности и низким видовым разнообразием гидрофитов. Зачастую присутствует только один вид водных цветковых растений — *Nuphar pumila* (Timm) DC.

Иной тип озёр составляют большие термокарстовые водоёмы, расположенные в центральной части речных водоразделов. Эти озёра характеризуются проточностью, менее кислыми и гумифицированными водами, развитой литоральной зоной, выходами минеральных грунтов на берегах и по ложу, сапропелевым типом накопления донных отложений, что создаёт более благоприятные условия для развития водной растительности. Типичным примером водоёмов данного типа является оз. Сырковое, расположенное в пределах Кондинского левобережного района бассейна р. Конды (Тюлькова, Попова, 1997).

Окружающая озеро местность сильно заболочена. Небольшие понижения типа лощин, подходящие непосредственно к берегам озёра, заняты грядово-мочажинными болотами, которые выше сменяются грядовыми болотами с угнетённым сосновым лесом, произрастающим на торфянике. Межлощинные повышения у берегов заняты заболоченным берёзово-сосновым лесом. Встречаются песчаные гривы с березняками и сосновым бором (Физико-географическое..., 1973).

Площадь водоёма — 91 км², средняя глубина — 1,8 м, максимальная — 3,5 м. Озеро характеризуется как мезотрофное со слабокислой (рН — 6,0), полигумозной (перманганатная окисляемость — 17,6 мгО/дм³), очень мягкой (общая жёсткость 0,2 ммоль/дм³), низкоминерализованной (33,1 мг/дм³) гидрокарбонатно-натриевой водой желтовато-коричневого оттенка. Берега большей частью торфянистые, местами песчаные. Донные отложения в центральной части водоёма представлены тонкодисперсными тёмно-серыми илами. Прибрежная часть дна покрыта слоем торфа, у юго-восточного берега грунт песчаный.

В пределах водоёма и прибрежной зоны зарегистрировано 62 вида сосудистых растений из 47 родов и 30 семейств. По отношению к водным условиям распределение экологических групп растений следующее: гидрофиты — 14 видов, гигрогидрофиты — 8, гигрофиты — 20, гигромезофиты и мезофиты — 20. В целом преобладают виды характерные для увлажнённых, заболоченных местообитаний. Непосредственно водную флору составляют 22 вида гидрофитов и гигрогидрофитов, относящихся к 20 родам и 17 семействам. Отмечается крайне низкое разнообразие водной флоры внутри отдельных родов и семейств. Доминирующие свойства проявляют 8 видов (*Equisetum fluviatile* L., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Carex acuta* L., *C. rostrata* Stokes, *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scolochloa festucacea* (Wild.) Link, *Sparganium angustifolium* Michx.), образующие оформленные сообщества.

Общее зарастание озера менее 2%. В связи с малой прозрачностью воды (из-за сильной взмученности), все группировки водной растительности сосредоточены в прибрежной зоне на глубинах не более 1,5 м. Развитие и флористический состав сообществ водных растений в значительной степени определяется характером береговой линии и типом грунтов. В зависимости от этих факторов проведена типизация участков зарастания водоёма. Выделены два типа берегов: песчаные и торфянистые. В свою очередь каждый тип берега представлен тремя вариантами: обрывистый, пологий и пологий со сплавиной.

Возвышенные участки коренного песчаного берега заняты березняком со злаковым разнотравьем. Древесный ярус состоит из *Betula pubescens* Ehrh. Единично встречаются *Pinus silvestris* L., *Populus tremula* L., *Salix bebbiana* Sarg., *S. caprea* L. Травяной покров составляют *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Poa pratensis* L.

Под обрывом прибрежная зона практически не зарастает. Изредка наблюдаются отдельные скопления *Calamagrostis purpurea*, *Carex rostrata*, *Calla palustris* L., *Comarum palustre* L. Пологие участки берегов занимает полоса осоково-вейниковой травянистой растительности с незначительным участием кустарниковых форм ив по урезу воды. Доминирует *Calamagrostis purpurea*. По заболоченным понижениям обычны группировки *Carex rostrata* с *Bidens radiata* Thuill. Изредка произрастают отдельные кусты *Salix cinerea* L., *S. lapponum* L., *S. triandra* L.

За полосой вейника и осоки (вглубь водоёма) на песчаных отмелях формируются отдельные сплошные массивы *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea*, *Eleocharis palustris*. На заиленных песках встречаются ценозы *Persicaria amphibia*, *Sparganium angustifolium*. На отдельных заиленных участках пологого берега формируются осоковые сплавины с гигрофильным разнотравьем. Доминант — *Carex rostrata*. Часто отмечаются *Epilobium palustre* L., *Lythrum salicaria* L., *Cicuta virosa* L., *Gallium trifidum* L., *Scutellaria galericulata* L. По краю сплавины обычны *Calla palustris*, *Comarum palustre*.

На высоких участках торфянистых берегов преобладают сосняки различной степени заболоченности. Древесный ярус состоит из *Pinus silvestris*. В кустарничковом ярусе господствуют *Ledum palustre* L., *Chamaedaphne caliculata* (L.) Moench, по окраинам — *Vaccinium uliginosum* L. Местами хорошо развит покров сфагновых мхов.

Под обрывистыми берегами растительность как правило отсутствует. Изредка могут отмечаться отдельные пятна *Carex rostrata*, единично встречаются *Calamagrostis purpurea*, *Bidens radiata*, *Comarum palustre*, *Calla palustris*. На низких пологих участках сосняки переходят в кустарничково-сфагновые болота с редкой низкорослой сосной. Кустарничково-травяной покров составляют *Ledum palustre*, *Chamaedaphne caliculata*, *Andromeda polifolia* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *O. palustris* Pers., *Carex lapponica* Lang, *C. limosa* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl. Господствуют сфагновые мхи.

По краю болота со стороны водоёма на торфянистых илах формируется сплошной массив осоковых зарослей. Доминирует *Carex acuta*, единично отмечаются *Carex rostrata*, *Phragmites australis*, *Calamagrostis purpurea*, *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Scirpus radicans* Schkuhr. На отдельных участках отмечается сплавинообразование. Основными сплавинообразователями являются осоки. Доминирует *Carex rostrata* при участии *C. lasiocarpa* Ehrh. В состав осоковых группировок часто входят *Comarum palustre*, *Eriophorum vaginatum* L., встречаются отдельные побеги *Phragmites australis*. По краю сплавины обычно произрастает *Calla palustris*.

Таким образом, подавляющая часть береговой линии водоёмов рассматриваемого типа представлена обрывистыми участками (в основном торфянистыми, реже песчаными). Пологие отмельные участки приурочены к берегам, где вплотную к водоёму подходят песчаные гривы, и заливам. В целом, большая часть прибрежной зоны характеризуется как незарастающая или очень слабо зарастающая. Заросли водной растительности приурочены к песчаным отмелям, а также к

устьям впадающих рек, заливам, защищённым от ветрового волнения местам за островками, где наблюдается сплавинообразование.

Список литературы

- Рихтер Г. Д. Озёра Западно-Сибирской низменности // Природа. 1957. № 9. С. 95—98.
Тюлькова Л. А., Попова Н. П. Морфология и морфометрия озёр бассейна реки Конды // Проблемы географии и экологии Западной Сибири. Вып. 2. Тюмень: Изд-во Тюм. гос. ун-та, 1997. С. 56—68.
Физико-географическое районирование Тюменской области / Под ред. Н. А. Гвоздецкого. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973. 246 с.

РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВОДНЫЕ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ ВЯТСКО-КАМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

О. Г. Баранова

Удмуртский государственный университет
426034 г. Ижевск, ул. Университетская, д. 1, корп. 1. E-mail: ob@uni.udm.ru

Анализ распространения видов растений любой территории приводит к появлению списков редких видов или их кадастров. Растений, встречающихся в воде или около воды — прибрежно-водных (растения мелководий и берегов водоёмов), во флоре Вятско-Камского междуречья (ВКМ) относительно немного (111 видов; 8,8% от общего количества видов флоры ВКМ) (Баранова, 2000а). К собственно водным растениям относится 59 видов, к прибрежно-водным — 52 (в это число не вошли гибридогенные виды). Произрастание 4 представителей водоёмов флоры ВКМ не подтверждено гербарными материалами и известно только по литературным данным *Potamogeton acutifolius* Link (Смирнова, 1949), *Hottonia palustris* L. (Овеснов, 1997), *Najas minor* All. (Сюзев, 1912). *Trapa natans* L. указывалась Ф. И. Волковым в 40-х годах для окрестностей г. Глазова (Красная книга Удмуртской Республики, 2001). Вероятно, видовое разнообразие этой группы растений ещё не полностью выявлено на территории ВКМ, так как ежегодно список их пополняется. Так *Lemna gibba* L., ранее указанная для р. Камы в пределах Татарии (Определитель..., 1979), недавно найдена в Удмуртии (Капитонова, Папченков, 2003). В Удмуртии найден и *Potamogeton rutilus* Wolfg. (Баранова, Пузырёв, 2004).

Редкая встречаемость видов связана с целым рядом факторов, как природных, так и антропогенных. По отношению к данной экологической группе видов наиболее значимыми является отсутствие подходящих местообитаний для произрастания видов (например, редкая встречаемость песчаных субстратов по берегам прудов, мочажин на верховых болотах и т.п.), ловля сетями, создание крупных водохранилищ и т.п. Водная среда по ряду экологических факторов более стабильна, чем наземная. Тем не менее и среди водных растений есть виды приуроченные только к южным (*Nuphar pumila* (Timm) DC., *Nymphaea tetragona* Georgi) или северным (*Sparganium angustifolium* Michx., *Elatine triandra* Schkuhr) районам на территории междуречья, находясь на пределе распространения они также достаточно редки (Баранова, 2000б). Причём имеются виды, находящиеся на северо-восточном пределе распространения (*Rumex hydrolapathum* Huds.) и достигающие западных границ (*Petasites radiatus* (J. F. Gmel.) Toman). Кроме того произрастание ряда видов приурочено только к долинам рек Камы и Вятки. Например, таких как *Salvinia natans* (L.) All., *Euphorbia borodinii* Sambuk, *E. palustris* L., *Elatine alsinastrum* L.

Около половины водных и прибрежно-водных растений на территории ВКМ можно причислить к редким. Обилие и количество местонахождений редких видов растений на территории ВКМ достаточно различно, лишь немногие из них имеют единичные местонахождения (*Potamogeton sarmaticus* Mäemets, *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, *Sparganium gramineum* Georgi; всего 7 видов). Более часто и обильно по сравнению с другими редкими видами встречаются *Iris pseudacorus* L., *Euphorbia borodinii* Sambuk и ряд других.

Исследования по оценке степени угрозы отдельным видам растений и разработка предложений по их охране начали проводиться на территории ВКМ лишь в последние два десятилетия и то на отдельных административных территориях. В настоящее время на территории ВКМ в разных административных районах законодательно охраняется 25 водных и прибрежно-водных растений, причём 2 вида (*Nuphar pumila* и *Nymphaea tetragona*) взяты под охрану на большей его части (в Кировской, Пермской областях и Удмуртии) (Красная книга Среднего Урала, 1996; Красная

книга Кировской области, 2001; Красная книга Удмуртской Республики, 2001; Жемчужины Прикамья, 2003). Наибольшее число видов данной экологической группы взято под охрану на территории Удмуртии — 24, в Кировской области таких видов 5, в Татарии — 6, в Пермской области — 2. Состояние популяций «краснокнижных» видов растений на территории ВКМ также различно. Например, ценопопуляции *Nuphar pumila* в Удмуртии достаточно стабильны (Лихачёва, 2004). Тогда как количество местонахождений вида *Zannichellia palustris* L. постепенно сокращается.

Растений Красной Книги РФ на территории ВКМ не отмечено, но предлагается включить в новую Красную книгу РФ (Красная Книга..., 2000) один из видов, произрастающих в ВКМ — *Til-laea aquatica*. Таким образом, на территории ВКМ встречается достаточно большое число редких видов растений, часть из них нуждается в охране. Разработка мероприятий для сохранения данной экологической группы достаточно сложна. Наиболее выполнимыми мероприятиями является включение мест обитания редких видов в систему особо охраняемых природных территорий.

Список литературы

- Баранова О. Г. Флора Вятско-Камского междуречья и её история: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000а. 34 с.
- Баранова О. Г. Картосхемы распространения редких растений в Вятско-Камском междуречье. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2000б. 181 с.
- Баранова О. Г., Пузырёв А. Н. Новый вид рдеста во флоре Удмуртской Республики // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биол. 2004. № 10. С. 242—243.
- Жемчужины Прикамья (По страницам Красной книги Пермской области). Пермь, 2003. 123 с.
- Капитанова О. А., Папченко В. Г. Новые флористические находки в Удмуртской Республике // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2003. Т. 108. Вып. 6. С. 64—65.
- Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2001. 288 с.
- Красная книга Республики Татарстан: Животные, растения, грибы. Казань: Изд-во Природа и ТОО «Стар», 1995. 452 с.
- Красная книга России: Правовые акты. Москва, 2000. 134 с.
- Красная книга РСФСР: Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
- Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1996. 279 с.
- Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники и грибы. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2001. 290 с.
- Лихачёва Т. В. Особенности произрастания кубышки малой (*Nuphar pumila* (Timm) DC.) в Удмуртской Республике // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана. 2004. С. 157—158.
- Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. 252 с.
- Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. 371 с.
- Смирнова А. Д. О некоторых редких видах растений севера Костромской и Кировской областей и Удмуртской АССР // Учён. зап. Горьк. гос. ун-та. 1949. Вып. 14. С. 127—137.
- Сюзев П. В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. М., 1912. 206 с.

РЕЧНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ И ЕЁ СВЯЗЬ С ХИМИЧЕСКИМ СОСТАВОМ ВОДЫ

А. А. Бобров¹, О. Л. Цельмович², Н. Г. Отюкова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок.
E-mail: ¹lsd@ibiw.yaroslavl.ru, ²otselm@ibiw.yaroslavl.ru

В этой работе показаны результаты изучения связи растительного покрова с химическим составом воды ручьёв, малых и средних рек Верхнего Поволжья в пределах Ярославской обл., юго-западной части Вологодской обл. и северо-восточной части Тверской обл. (рис. 1). Материал собран при маршрутном обследовании в период летней межени 2001—2002 гг. На каждом водотоке изучено от 2 до 10 станций — отрезков речных русел длиной 1—2 км. Ряд ручьёв и рек исследован по всей длине. На каждом участке произведена полная инвентаризация видового и цено-тического состава, сделана оценка степени и характера зарастания, выявлена продуктивность доминирующих растительных сообществ, зафиксированы основные параметры среды (скорость течения, глубина и прозрачность воды, характер грунтов), химический анализ воды выполнен по стандартным аттестованным методикам.

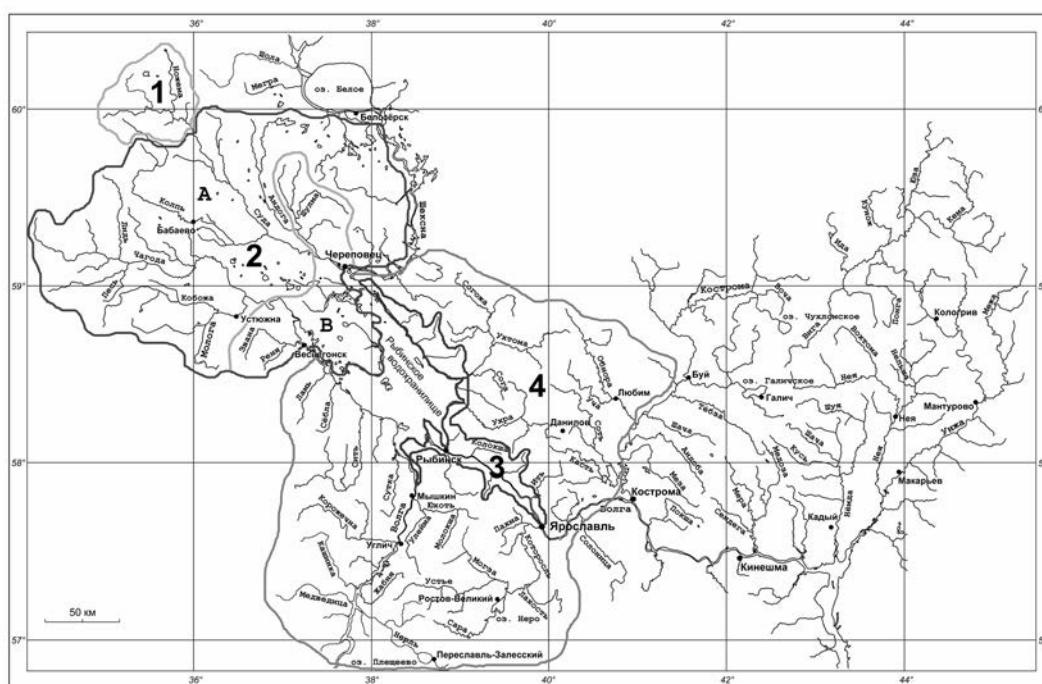


Рис. 1. Район исследований

1. Реки Вепсовской возвышенности; 2. Водотоки Молого-Шекснинского междуречья (подгруппы А и В);
3. Реки древних озёрных котловин и долин Шексны и Волги; 4. Ручьи и реки Верхневолжской низины.

С учётом физико-географических условий на водосборе и химического состава воды рек (рис. 2, 3) в пределах обследованной территории нами были выделены 4 группы водотоков (рис. 1).

1. Реки Вепсовской возвышенности. Эта часть района исследований представляет собой моренную возвышенность с холмисто-грядовым рельефом, большим количеством озёр и болот (Соколов, 1957; Ресурсы..., 1973). Весьма специфичны быстрые, маломинерализованные (до 60—100 мг/л) и мягководные (0.9—3.9 мг-экв/л) рр. Ножема, Колошма и Пяжелка, берущие начало из малых озёр Вепсовской возв. (табл.). Руслу рр. Ножема и Колошма в нижнем течении прорезают выходящие здесь на дневную поверхность коренные породы, представленные в основном известняками, что приводит к увеличению минерализации почти вдвое по сравнению с верховьями. Показателем увеличения доли подземного питания от верховьев к устьям этих рек может служить возрастающее значение отношения $Na+K / Cl$. Степень зарастания этих рек 15—20%, редко больше (до 80%), характер зарастания фрагментарный (типы зарастания по: Синкевичене, 1992). Растительный покров этих водотоков отличает целый комплекс видов макроводорослей и мохообразных, имеющих преимущественное распространение в горных и гористых местностях Центральной и Северной Европы и обнаруженных только на рассматриваемых реках. В первую очередь отметим *Audouinella hermannii* (Roth) Duby, *Lemanea borealis* G. F. Atk., *L. rigida* (Sirod.) De Toni, характернейших для очень быстрых вод представителей красных водорослей, из мохообразных укажем, например, *Marsupella aquatica* (Lindenb.) Schiffn., *Scapania undulata* (L.) Dumort., *Fontinalis dalecarlica* Bruch et Schimp., *Platyhypnidium riparioides* (Hedw.) Dixon и др. Также только в этих реках найден в основном западно- и центральноевропейский вид *Batrachium pseudofluitans* (Syme) Nym. (р. Ножема), который, судя по всему, проникает на территорию России по северной её части и приурочен к местностям с выходами известняков. Здесь же собран *Potamogeton* × *suecicus* K. Richt. (= *P. filiformis* Pers. × *P. pectinatus* L.), представляющий, вероятно, реликтовое образование. Одним из доминирующих среди рдестов в рассматриваемых реках является *P. × sparganiiifolius* Laest. ex Fries (= *P. gramineus* L. × *P. natans* L.), произрастающий на перекатах и стремнинах. На р. Ножема в окр. д. Пяжелка найден гибрид *P. alpinus* Balb. и *P. natans* (= *P. × vepsicus* A. A. Bobrov et Chemeris). Он абсолютно доминирует и занимает огромные площади на протяжении 3—4 км реки. На данных водотоках значительная роль в сложении растительного покрова принадлежит криптогамным макрофитам. Выделяется р. Пяжелка, быстрая, несущая самые низкоминерализованные (63 мг/л), очень мягкие (0.86 мг-экв/л) и кислые (рН 5) воды. В таких экстремальных условиях преобладают практически исключительно мохообразные — *Scapania undulata*, *Marsupella aquatica* и *Fontinalis dalecarlica*, сосудистые растения отсутствуют.

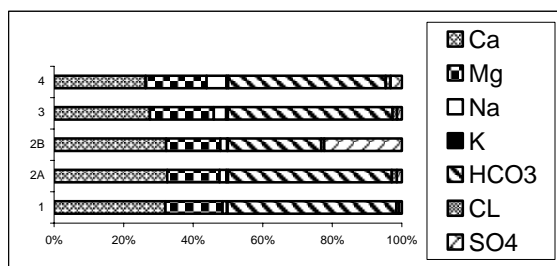


Рис. 2. Соотношение главных ионов в воде рек разных районов

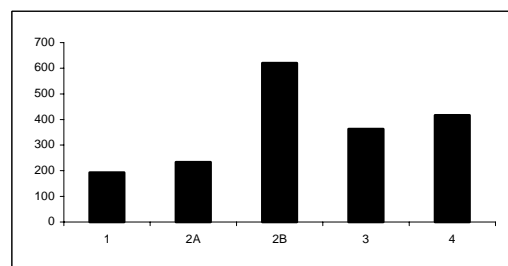


Рис. 3. Сумма ионов (мг/л) в воде рек разных районов

2. Водотоки Молого-Шекснинского междуречья. В пределах группы выделены 2 подгруппы (рис. 1), водотоки которых существенно различаются по величине минерализации и соотношению между анионами (табл.). В рельефе здесь преобладают зандровые равнины, сформировавшиеся после таяния валдайского ледника (Соколов, 1957; Новский, 1959; Ресурсы..., 1973).

Таблица. Гидрохимическая характеристика рек разных районов

Район	Сумма ионов, мг/л	Жёсткость, мг-экв/л	Ca / Mg	K / Na	K+Na / Cl	SO ₄ / Cl
1	193 (63—311)	2.5	2.02	0.15	1.96	0.89
2A	242 (209—291)	3.0	2.33	0.23	1.51	1.04
2B	620 (556—684)	8.2	2.05	0.12	2.45	24.11
3	363 (265—421)	4.3	1.55	0.16	3.52	1.06
4	417 (298—510)	4.7	1.52	0.09	4.79	2.09

Примечание. В скобках даны минимальные и максимальные значения суммы ионов.

К занимающей большую площадь подгруппе А (рис. 1) относятся малые и средние реки внутренней части Молого-Шекснинского междуречья. Рассматриваемые водотоки несут маломинерализованные воды озёр, дренируют обширные болотные массивы и отличаются в целом низкими величинами минерализации воды (210—290 мг/л) и жёсткости (2.5—3.2 мг-экв/л). Концентрации хлоридов и сульфатов не превышают 6 мг/л, а натрия и калия — 3 мг/л. Для вод этих рек (по сравнению с остальными исследованными реками) характерно наибольшее отношение K / Na (в эквивалентах), а также достаточно высокий коэффициент корреляции ($r = 0.77$) между калием и сульфатами, что указывает на преимущественно биогенное происхождение и калия, и сульфатов. Реки текут по зандровой равнине, поэтому здесь преобладают песчаные грунты. На дневную поверхность на отдельных участках выходят породы каменноугольной системы, представленные преимущественно известняками (Ресурсы..., 1973), поэтому местами русла рек пересекают гряды, где дно покрыто известковыми пластинами и глыбами. Перекаты обычно песчано-каменистые. Степень зарастания этих рек слабая (до 20%), местами растительность вообще отсутствует, особенно на участках с доминированием песчаного субстрата. Зарастание в целом относится к фрагментарному типу. В растительном покрове водотоков наибольшие площади принадлежат *Potamogeton* × *salicifolius* Wolfg. (= *P. lucens* L. × *P. perfoliatus* L.), *P. perfoliatus*, *P.* × *nitens* Web. (= *P. gramineus* × *P. perfoliatus*), *P.* × *sparganiiifolius* (= *P. gramineus* × *P. natans*), *P.* × *angustifolius* J. Presl (= *P. gramineus* × *P. lucens*) и *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla. Также встречен несвойственный в целом рекам региона *Potamogeton gramineus*.

К меньшей подгруппе В (рис. 1) были отнесены рр. Реня, Звана, Шулма и Казара. Их водосборы сложены карбонатными породами пермской системы (Ресурсы..., 1973), локально выходящими на поверхность в этой части междуречья. Воды рек характеризуются повышенной минерализацией (до 700 мг/л), высокой жёсткостью (до 8.3—10 мг-экв/л), повышенным содержанием кальция (100—130 мг/л) и сульфатов (170—430 мг/л). Они, как и воды всех обследованных нами водотоков Верхнего Поволжья, относятся (по классификации О. А. Алёкина) к гидрокарбонатному классу кальцевой группы, по соотношению между ионами (в эквивалентной форме) $HCO_3^- < Ca^{2+} + Mg^{2+} < HCO_3^- + SO_4^{2-}$ — ко второму типу вод (с повышенным содержанием сульфатов), состав которых генетически связан с осадочными породами. Достаточно высокие коэффициенты корреляции между кальцием и сульфатами, магнием и сульфатами ($r = 0.70$, $r = 0.72$, соответственно) указывают на общий источник их поступления в воду — выщелачивание из гипсов и ангидритов, локально присутствующих в карбонатных породах. В реках преобладают песчаные и каменисто-песчаные грунты. Степень зарастания — 30—50%, тип зарастания — прибрежно-

фрагментарный. В их растительном покрове также доминируют указанные выше рдесты, камыши и местами кубышка (*Nuphar lutea* (L.) Smith). Выделяется р. Реня, у которой своеобразный химический состав воды ярко отражается на растительном покрове. В ней обитает уникальный рдест — *Potamogeton* × *fennicus* Hagstr. (*P.* × *meinshausenii* Juz.; = *P. filiformis* × *P. vaginatus* Turcz.). Это одно из самых массовых растений реки, формирующее очень плотные заросли на быстринах. На этой реке найден и другой редкий рдест — *P. fluitans* Roth (= *P. lucens* × *P. natans*), который также предпочитает минерализованные, жёсткие воды (Preston, 1995).

3. Следующая группа рек — это северные и восточные притоки Рыбинского вдхр., а также водотоки, впадающие с обеих сторон в Волгу (Горьковское вдхр.) на отрезке от Рыбинска до Ярославля (рис. 1). Их специфику определяет то, что они протекают по склонам древних озёрных котловин и долин крупных рек (Шексны и Волги). Они представляют собой малые реки, начинающиеся из болот, имеющие сильный уклон русла и прорезающие четвертичные отложения до морены, залегающей здесь не глубоко. К ним относятся рр. Вожа, Колокша, Маткома, Мякса и многие др. Это быстрые реки с каменистым дном и обширными валунными полями, местами сильно затённые приречной древесно-кустарниковой растительностью. Всё вышесказанное отражается в очень слабом зарастании русла (степень зарастания до 5—10%), преобладании и широком распространении группировок водных мхов (*Schistidium rivulare* (Brid.) Podp., *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst., *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. и др.) и сообществ шелковника (*Batrachium kauffmannii* (Clerc.) V. Krecz.). Распределение растительности здесь носит сильно фрагментарный и фрагментарный характер. Верховья этих рек несут достаточно цветные болотные воды с довольно малой минерализацией (265—300 мг/л) и умеренной жёсткостью (3.2—3.6 мг-экв/л) (табл.), здесь преобладают фитоценозы *Glyceria fluitans* (L.) R. Br. В среднем и нижнем течении за счёт разбавления грунтовыми водами речные воды становятся светлыми уже со средней минерализацией (400—420 мг/л) и заметно более высокой жёсткостью (4.7—5 мг-экв/л), тут самое широкое распространение имеют мохообразные. На этих же участках в проточной воде развиваются сообщества *Batrachium kauffmannii*.

4. Наибольшую площадь района исследований занимают ручьи и реки Верхневолжской низины. Здесь в рельефе преобладают слабохолмистые моренные равнины и грядовые возвышенности (Соколов, 1957; Новский, 1959; Ресурсы..., 1973). Среди обследованных рек Согожа, Ухтома, Соть, Обнора, Касть, Ухра, Сить, Сутка, Ильд и некоторые др. Наиболее крупные реки сильно пострадали от молевого лесосплава, особенно северные, протекающие по более облесенной части района исследований. Многие водотоки южной половины территории испытывают чрезмерную сельскохозяйственную и рекреационную нагрузку (Рохмистров, 1976; Колбовский, 1993). В целом реки отличаются прозрачными водами со средней минерализацией (300—510 мг/л) и несколько повышенной жёсткостью (4—6.2 мг-экв/л), поскольку в их питании, кроме поверхностного стока, активное участие принимают неглубоко залегающие здесь подземные воды, на что указывают достаточно высокая величина отношения $K+Na / Cl$ (4.79) и наличие корреляционной связи между содержанием хлоридов и сульфатов ($r = 0.78$). Грунты этих рек разнообразные (песчаные, каменистые и глинистые). Русла довольно сильно расчленены: хорошо выражены плёсы, перекаты, стремнины, острова, протоки, заливы и т.д. Такие условия благоприятны для развития растительности. На этих реках отмечено очень высокое видовое и ценогическое разнообразие. Зарастание русел достаточно сильное и достигает в среднем 30—60%. В верховьях эти водотоки и их мелкие притоки зарастают слабо, ведущую роль в растительном покрове, как правило, играют *Nuphar* × *spenneriana* Gaudin (= *N. lutea* × *N. pumila* (Timm) DC.) и *Sparganium emersum* Rehm. в спокойной воде, *Batrachium kauffmannii*, реже *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch с *Fontinalis antipyretica*, погружённые формы *Glyceria fluitans* и *Veronica beccabunga* L. на проточных участках. Для среднего и нижнего течения рассматриваемых водотоков типичны участки, сильно зарастающие *Schoenoplectus lacustris*. Местами наблюдается сплошное зарастание русел, но более обычны широкие прибрежные полосы и фрагменты (прибрежно-фрагментарный тип). Подобное явление отчасти может свидетельствовать о заметном антропогенном воздействии на речные экосистемы (органическое загрязнение, нарушение морфологии русла в результате мелиорации, спрямления, строительства прудов и мостов, сплава леса и т.д.). Так, сообщества камыша очень обычны на остатках разрушенных деревянных мостов (сваи, опоры), на участках с затопленными брёвнами на дне и способны распространяться с них на окружающие местообитания, образуя очень плотные заросли, которые сильно подпирают водный поток и влияют на русловые процессы. Кроме того, вдоль берегов данных рек на илистых грунтах обычны сообщества других воздушно-водных растений: *Equisetum fluviatile* L., *Sparganium emersum* и *Sagittaria sagittifolia* L., местами встречаются ценозы *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Butomus umbellatus* L., последние проникают на очень большие для гелофитов глубины (до 1 м). На плёсах, по краю и в «окнах» камышовых зарослей, распро-

странены сообщества *Nuphar lutea*, *Nymphaea alba* L., *N. candida* J. Presl и гибрида двух последних видов — *N. × borealis* E. G. Camus. На плёсах, перекатах, стремнинах, затонах представлены разнообразные сообщества рдестов: на плёсах обычны *Potamogeton lucens* и *P. natans*, на перекатах и стремнинах — *P. perfoliatus*, *P. × salicifolius*, *P. × nitens*, *P. pectinatus*, на мелководных, часто обсыхающих местах — *P. × angustifolius*. На многих из этих рек (Согожа, Ухтома, Ухра и Касть) появляются и занимают заметные площади ценозы *Myriophyllum spicatum* L.

Таким образом, водотоки Верхнего Поволжья, принадлежащие к определённым ландшафтам, отчётливо разделяются на группы и по характеру их растительного покрова. Сюда относятся реки, стекающие с Вепсовской возвышенности, водотоки задровых равнин Молого-Шекснинского междуречья, «валунные» реки древних озёрных котловин и долин Шексны и Волги и наиболее многочисленные ручьи и реки Верхневолжской низины. И это вполне закономерно, учитывая, что именно такие малые водотоки наиболее сильно взаимодействуют с ландшафтом, и практически все их характеристики, в том числе и биота, прямо зависят от его свойств.

Признаки флоры и растительности водотоков этих естественных территориальных выделов определяют те или иные экологические факторы в зависимости от специфических особенностей геологии, геоморфологии, режима эксплуатации и т.д., что выражается в сходстве состава, распределения растительности, характере зарастания рек этих ландшафтных структур. Гидрохимические факторы, наряду с гидрологическими, обуславливают все основные параметры растительного покрова ручьёв и рек, возможные в данном ландшафте и климате.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 01-04-49524, 04-04-49814) и Фонда содействия отечественной науке.

Список литературы

- Колбовский Е. Ю. История и экология ландшафтов Ярославского Поволжья. Ярославль: Изд-во ЯГПИ, 1993. 113 с.
- Новский В. А. Рельеф // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль: Ярослав. книжн. изд-во, 1959. С. 142—172.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 10. Верхне-Волжский район. Кн. 1. Под ред. Ю. Е. Яблокова. М.: Гидрометеиздат, 1973. 475 с.
- Рохмистров В. Л. Водные ресурсы Ярославского Поволжья, их состояние и перспектива использования // Проблемы геоморфологии северной половины Русской равнины: Сб. науч. тр. ЯГПИ. Ярославль: Изд-во ЯГПИ, 1976. С. 46—61.
- Синявичене З. В. Характеристика растительности средних и малых рек Литвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1992. 28 с.
- Соколов Н. Н. Рельеф и четвертичные отложения // Природа Вологодской области. Вологда: Обл. книжн. ред., 1957. С. 58—93.
- Preston C. D. Pondweeds of Great Britain and Ireland // BSBI Handbook № 8. London: BSBI, 1995. 350 p.

ФЛОРА ОЗ. НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М. А. Борисова¹, В. Г. Папченков², Н. П. Папёнова¹, И. Е. Ремизов¹, С. Ю. Сатина¹

¹ Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова
150057 г. Ярославль, пр-д Матросова, 9, биологический ф-т. E-mail: ver@bio.uni Yar.ac.ru

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: papch@mail.ru

Состав флоры оз. Неро нами изучался в 2002—2004 гг. Выявлено 100 видов из 60 родов и 34 семейств макрофитов. В их числе харовые водоросли (*Charophyta*; *Chara fragilis* Desv.), хвощеобразные (*Equisetophyta*; *Equisetum fluviatile* L.) и цветковые растения (*Magnoliophyta*; 98 видов, включая гибриды, 58 родов и 32 семейства). Среди последних 56 видов из 35 родов и 22 семейств относятся к двудольным растениям (*Magnoliopsida*) и 42 вида из 23 родов и 10 семейств — к однодольным (*Liliopsida*). Ведущими по числу видов семействами являются *Cyperaceae* — 10 видов, *Poaceae* и *Potamogetonaceae* — по 8 видов, *Polygonaceae* и *Salicaceae* — по 7 видов, *Asteraceae* — 5, *Lemnaceae*, *Lamiaceae* и *Ranunculaceae* — по 4. Ещё в 6 семействах (*Apiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Hydrocharitaceae*,

Nymphaeaceae, *Onagraceae*, *Sparganiaceae*) по 3 вида, в других 6 — по 2 и в 13 — по 1. Среди родов наибольшим разнообразием видов выделяются *Potamogeton* — 8, *Salix* — 7 и *Carex* — 5 видов.

Во флору оз. Неро включено 7 гибридов: *Nuphar*×*spenneriana* Gaudin (*N. lutea* (L.) Smith×*N. pumila* (Timm) DC.), *Salix*×*alopecuroides* Tausch (*S. fragilis* L.×*S. triandra* L.), *S.*×*rubens* Schrank (*S. alba* L.×*S. fragilis* L.), *Bidens*×*garumnae* Jeaniean et Debray (*B. frondosa* L.×*B. tripartita* L.), *Potamogeton*×*griffithii* A. Benn. (*P. alpinus* Balb.×*P. praelongus* Wulf.), *P.*×*salicifolius* Wulfg. (*P. lucens* L.×*P. perfoliatus* L.), *Carex aquatilis* Wahlenb.×*C. acuta* L. В целом такое количество гибридов (7%) не является большим, но для озёра оно явно больше среднего значения этого показателя, равного 2,7% (Папченков, 2000).

На озере отмечено 24 гидрофита (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch, *Ceratophyllum demersum* L., *Chara fragilis*, *Elodea canadensis* Michx., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna gibba* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Nuphar lutea*, *N.*×*spenneriana*, *Nymphaea candida* J. Presl., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Potamogeton compressus* L., *P.*×*griffithii*, *P. lucens*, *P. natans* L., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *P.*×*salicifolius*, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Stratiotes aloides* L., *Utricularia vulgaris* L.), 14 гелофитов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus lacustris* L., *Scolochloa festuacea* (Willd.) Link, *Sparganium emersum* Rehm., *S. erectum* L., *S. microcarpum* (Neum.) Raunk., *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf) и 21 гигрогелофит (*Agrostis stolonifera* L., *Bolboschoenus koshevníkii* (Litv.) A. E. Kozhevnikov, *B. laticarpus* Marhold et al., *B. yagara* (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zhan, *Caltha palustris* L., *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. aquatilis*×*acuta*, *C. vesicaria* L., *Cicuta virosa* L., *Comarum palustre* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Iris pseudacorus* L., *Lythrum salicaria* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Ranunculus lingua* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Rumex aquaticus* L., *R. hydrolapathum* Huds., *Sium latifolium* L.), то есть 59 водных растений. Заходящие же в воду береговые гидрофиты и мезофиты представлены соответственно 34 и 7 видами (всего 41 вид). Такое соотношение водных (59%) и заходящих в воду (41%) видов не характерно для флор большинства изученных нами водных объектов, в которых это соотношение обычно имеет либо обратный порядок (особенно во флорах рек и водохранилищ), либо доля водных растений не превышает 53—54%, что имеет место на водораздельных озёрах и старицах Средней Волги (Папченков, 2001). Такая высокая доля водных растений может свидетельствовать о достаточно высокой стабильности флористического комплекса оз. Неро.

Об этом говорит и анализ частоты встречаемости разных видов растений. Обычно основную часть (55—70%) флористических списков различных водоёмов и водотоков составляют виды редкие и изредка встречаемые (Папченков, 2001а). В нашем же случае редких видов всего 17, встречаемых изредка — 20, умеренно встречаемых — 33, часто встречаемых — 19 и обычных (очень часто встречаемых) — 11 видов. То есть доминирует группа умеренно и часто встречаемых растений (в сумме 52%). Это может быть специфичной особенностью флоры данного водоёма, большая часть берегов которого не имеет чётких очертаний: они низкие, заболоченные (иногда сплавинные), постепенно переходящие в заболоченные кочкарно-осоковые и сырые луга, урез воды часто теряется в обширных зарослях тростника и двукосточника. Это не предполагает высокого разнообразия изредка заходящих в воду береговых растений, которые чаще всего и оставляют основу группы видов с низкой частотой встречаемости.

Очень часто встречаемые виды являются фоновыми и определяют визуально воспринимаемую видовую специфику растительного покрова водоёма или водотока. На оз. Неро такими видами являются *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*, *Potamogeton perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*. На отдельных участках к фоновым можно также отнести часто встречающиеся *Scirpus lacustris*, *Myriophyllum verticillatum* и в целом умеренно распространённую, но при впадении р. Сары очень обильную *Nuphar lutea*.

Группу истинно редких (редких в регионе) видов во флоре озера представляют *Potamogeton*×*griffithii*, *P. praelongus*, *Bidens*×*garumnae*, *Carex aquatilis*×*C. acuta* и *Salix*×*alopecuroides*. К редким на озере (но нередким в области) относятся *Nuphar*×*spenneriana*, *Potamogeton*×*salicifolius*, *Chara* sp., *Rumex aquaticus*. Группа видов, редких в воде, но нередких в других местообитаниях, представлена: *Chenopodium glaucum* L., *Ch. rubrum* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, *Salix myrsinifolia* Salisb., *S. pentandra* L., *Potentilla anserina* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Plantago intermedia* DC. Среди умеренно и часто встречаемых растений интересны *Bolboschoenus koshevníkii*, *B. laticarpus* и *B. yagara*. Первый из них уже был известен в области как редкий (Лисицына и др., 1993), два же других впервые приводятся для флоры Верхнего Поволжья. Ранее вместо последних приводился *B. maritimus* (L.) Palla, в действительности здесь не встречающийся.

Гораздо более разнообразной по сравнению с флорой акватории оказалась флора обсохшей прибрежной зоны водоёма, подверженной воздействию волн при сильном ветре. Здесь отмечено 177 видов из 103 родов и 37 семейств высших растений. Из них 6 видов являются гидрофитами, способными длительное время сохраняться на насыщенном водой грунте заболоченного побережья (*Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Myriophyllum verticillatum*, *Spirodela polyrrhiza*), 14 — гелофитами (тот же набор видов, что отмечен и в воде), 21 — гигрогелофитами (те же виды, что и в воде), 40 — гигрофитами и 102 — гигромезо- и мезофитами.

Вдоль всего побережья узкой прерывистой полосой с заходом вглубь водоёма тянется пояс высокотравных гелофитов *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*. Первые два вида на побережье образуют небольшие по площади сменяющие друг друга пятна односоставных сообществ или произрастают вместе с *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *S. microcarpum*. На северо-западном побережье водоёма в заросли рогоза узколистного вкраплены ценозы высокотравного гелофита *Zizania latifolia*, который для оз. Неро указывается впервые. Почти на всём протяжении обсохшего побережья нами отмечалась *Alisma plantago-aquatica*, а такие обычные для водоёма, *Equisetum fluviatile* и *Glyceria maxima*. Гораздо в меньшем количестве и лишь однажды (бобровые запруды у бывшего монастыря) был найден *Scolochloa festucacea*. В небольшом количестве и лишь по сплавинам встречается *Typha latifolia*, что не согласуется с данными Н. В. Чижикова (1956) о широком распространении рогоза широколистного в северо-западной части водоёма.

На сырых заболоченных участках береговой зоны сообщества формируются преимущественно из *Bolboschoenus laticarpus*, *Carex pseudocyperus* L., *Cicuta virosa*, *Epilobium palustre* L., *Galium trifidum* L., *Lycopus europaeus* L., *Mentha ervensis* L., *Rumex hydrolapathum*, *R. maritimus* L., *Stachys palustris* L. Рядом с клубнекамышом широкоплодным, являющимся новым для Ярославской области видом, произрастает редкий южный вид *Bolboschoenus koshewnikowii*.

На более сухих участках северо-западного побережья, заваленных мёртвой органикой и полуразложившимися корневищами рогоза узколистного, сформировались сообщества сорно-гигрофильного разнотравья. Из представителей которого в большом количестве отмечались *Atriplex latifolia* Wahl., *Bidens cernua* L., *B. tripartita*, *Persicaria lapathifolia* (L.) S. F. Gray, *Echinocystis lobata*. Последний местами образовывал лежащий сверху сплошной ковер, оплетая доминирующие виды гигрофитов. Здесь же была найдена *Bidens frondosa* L. — заносный североамериканский вид, активно продвигающийся на север, и его помесь с *B. tripartita*.

Близостью к озеру в черте г. Ростова огородов можно объяснить наличие в прибрежных ценозах «беглецов из культуры» — *Anethum graveolens* L., *Helianthus annuus* L., *H. tuberosus* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Raphanus sativus* L., *Solanum tuberosum* L. А следствием рекреационной нагрузки на водоём (пляж, места отдыха и свалки мусора) является расселение таких видов растений, как *Artemisia absintium* L., *A. vulgaris* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Echinochloa crus-galii* (L.) Beauv., *Lactuca serriola* L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Melilotus albus* Medik., *Medicago lupulina* L., *Lepidium rudernale* L. и др. Среди сорного гигрофильного разнотравья (*Persicaria lapathifolia*, *Atriplex latifolia* и др.) уже, видимо, несколько лет произрастает редкий, заносный в области (Борисова, 2002) рудеральный вид *Xanthium albinum* (Widder) H. Scholz. Проникновение его в пойменные ценозы видимо было связано с завозом шерсти на прядильную фабрику «Рольма», которая находится на берегу водоёма. Из числа других заносных видов в нескольких местах были отмечены пока ещё редкие в области *Amaranthus retroflexus* L., *Hyoscyamus niger* L., *Thladiantha dubia* Bunge.

Ещё одной интересной флористической находкой как для водоёма, так и для области в целом является *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile. Прежде этот обитатель причерноморских, приазовских и прикаспийских водоёмов в Центральной России был известен с оз. Чёрного в г. Ульяновске, с трёх заболоченных участков у ж.-д. полотна в Тверской области и по находкам на побережье и островах Финского залива в Ленинградской области. Нами значительные заросли тростника высочайшего были обнаружены на самых высоких участках берега озера. Они не смешивались с сообществами *Ph. australis*, расположенными у уреза воды и в воде.

Обсыхающие песчаные обнажения побережья озера заселяются одиночными особями *Cyperus fuscus* L., *Juncus ambiguus* Guss., *J. bufonius* L., *J. nastanthus* V. Krecz. ex Gontsch., *Chenopodium glaucum*, *Ch. polyspermum* L., *Ch. rubrum*. На высоких участках среди многочисленных гигрофильных видов ив гораздо чаще, чем сами родители (*Salix alba* и *S. fragilis*) встречается их гибрид *S. × rubens*.

Список литературы

Борисова М. А. Флора транспортных путей Ярославской области: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2002. 284 с.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артёменко В. И. Флора водоёмов волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб: Гидрометеониздат, 1993. 220 с.

Папченков В. Г. Список флоры сосудистых растений водоёмов и водотоков бассейна Верхней и Средней Волги // Каталог водных организмов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 134—165.

Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.

Чижиков Н. В. Геоморфология и почвы бассейна озера Неро и реки Устье-Которосль // Тр. лаб. сапропелевых отложений. М., 1956. Вып. 6. С. 130—144.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗ. НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М. А. Борисова¹, В. Г. Папченков², Н. П. Папёнова¹, И. Е. Ремизов¹, С. Ю. Сатина¹

¹ Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова
150057 г. Ярославль, пр-д Матросова, 9, биологический ф-т. E-mail: ver@bio.uni Yar.ac.ru

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: papch@mail.ru

Растительный покров оз. Неро представлен водной (Aquiphytosa) и прибрежно-водной (Aquiherbosa vadosa) растительностью. В первый тип входит 1 класс формаций, 13 формаций и 25 ассоциаций, во второй — 2 класса формаций, 14 формаций и 37 ассоциаций. Всего 62 ассоциации из 27 формаций 3-х классов. Краткую характеристику формаций приведём ниже.

Тип. Водная растительность — Aquiphytosa

А. Группа классов и 1) Класс формаций. Настоящая водная (гидрофитная) растительность — Aquiphytosa genuine

I. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды — Aquiherbosa genuina demersa natans

1. Формация роголистника тёмно-зелёного — *Ceratophylleta demersi*. Типичная для акватории всего водоёма формация. Площади зарослей роголистника составляют 0,62 км². Сообщества располагаются на глубине 0,4—1,2 м между зарослями тростника и рогоза. Односоставные сообщества встречаются редко и небольшими пятнами, чаще в их состав включаются *Lemna minor*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton perfoliatus*, *Spirodela polyrrhiza*.

II. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов — Aquiherbosa genuina submersa radicans

Представлена формациями: *Potameta perfoliati*, *Myriophylleta verticillati*, *Batrachietta trichophyllum*, *Elodea canadensis*, *Stratioteta aloide*, занимающими 4,76 км² акватории озера.

2. Формация рдеста пронзённолистного — *Potameta perfoliati*. Сообщества формации, тяготеющие к участкам акватории с глубинами 0,8—1,2 м, отмечены по всей акватории водоёма с преобладанием в его южной и юго-западной частях и относятся к числу наиболее часто встречаемых и значительных по занимаемым (2,62 км²) площадям.

3. Формация урути мутовчатой — *Myriophylleta verticillati*. Сообщества урути мутовчатой формируются в заливах и в открытой акватории южной и юго-западной части водоёма, занимая 1,60 км² площади озера. Приурочены к местообитаниям с илистыми и торфяно-илистыми грунтами и глубинам от 0,8 до 1,5 м.

4. Формация шелковника волосистого — *Batrachietta trichophylli*. На озере широкого распространения не имеет. Сообщества встречаются в юго-западной части акватории озера вблизи устьевой части р. Сара на песчано-илистых грунтах с глубинами 0,9 м.

5. Формация элодеи канадской — *Elodea canadensis*. Отмечена в северо-западной и юго-западной части акватории озера. Сообщества формируют прибрежные полосы на глубине до 0,8—1,0 м на вязких илах и песках. Занимают 0,48 км² акватории.

6. Формация телореза алоэвидного — *Stratioteta aloides*. Сейчас не имеет большого распространения на озере (0,06 км²).

III. Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями — Aquiherbosa genuina foliis natantibus

На озере представлена формациями: *Nupharea luteae*, *Nymphaea candidae*, *Potameta natantis*, *Persicarieta amphibii*. Сообщества этой группы занимают на озере 0,80 км² акватории.

7. Формация кубышки жёлтой — *Nupharetta luteae*. Характеризуется наибольшим разнообразием ассоциаций (8). Сообщества распространены при глубине 0,6—1,6(2,2) м в устьях рек и в местах скопления речных наносов, особенно в юго-западной части водоёма (устье р. Сара). Площади зарастания акватории водоёма кубышкой жёлтой составляют 0,80 км².

8. Формация кувшинки чисто-белой — *Nymphaeta candidae*. Приурочена к устью р. Сара, где изредка и на небольшой (0,01 км²) площади встречается при глубине около 1,5 м на илистых вязких грунтах. Сообщества флористически бедные. Их структуру определяют два вида — *Nymphaea candida* (проективное покрытие — 30%) и *Ceratophyllum demersum* (40—80%).

9. Формация горца земноводного — *Persicarieta amphibii*. Наиболее распространена в восточной части водоёма. Сообщества приурочены к местам с плотными песчаными грунтами и небольшим наилком на глубине 0,8—1,0 м. Они примыкают к поясу низкотравных гелофитов и образуют протяжённые заросли, общей площадью около 0,05 км². Содоминантом горца (проективное покрытие 40%) часто является рдест пронзённолистный (40%).

10. Формация рдеста плавающего — *Potameta natantis*. Объединяет формирующиеся на мелководьях в северо-западной части водоёма флористически бедные сообщества лентовидной формы, вытянутые вдоль береговой линии. Их площадь составляет 0,02 км², проективное покрытие рдеста плавающего колеблется от 50 до 90%.

IV. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды — *Aquiherbosa genuina natans*

На озере представлена формациями ряски малой — *Lemneta minori*, многокоренника обыкновенного — *Spirodeleta polyrhizi* и водокраса лягушачего — *Hydrocharieta morsus-ranae*. Наиболее значительны по площади сообщества первых двух, особенно хорошо выраженные в юго-западной части водоёма, а также среди ценозов гидрофитов на мелководьях с глубиной 0,2—0,5 м. В целом ценозы данной группы формаций занимают небольшую площадь (0,08 км²).

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

Объединяет сообщества прикреплённых ко дну растений с возвышающимися над поверхностью воды листьями (гелофитов) и растений низких уровней береговой зоны затопления (гигрогелофитов). Сообщества прибрежно-водных растений занимают 8,46 км².

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

V. Группа формаций низкотравных гелофитов — *Aquiherbosa helophyta humilis*

На озере представлена 7 формациями и 18 ассоциациями. Сообщества формируются при глубине от 0,1 до 1,2 м, нередко они и на обсыхающем побережье. Приурочены к илистым или песчано-илистым грунтам. Занимают 0,06 км² акватории озера.

14. Формация частухи подорожниковой — *Alismateta plantago-aquaticae*. Сообщества формации изредка встречаются в северо-западной части водоёма в условиях песчано-илистых грунтов слабо обводнённого побережья. В них кроме частухи подорожниковой (проективное покрытие до 75%) в качестве сопутствующих видов отмечены рясковые, *Bolboschoenus koshewnikowii*, *B. laticarpus*, *Butomus umbellatus* и ряд гигрофитов (всего 10 видов).

15. Формация сусака зонтичного — *Butometa umbellati*. Сообщества формации, имеющиеся на всех участках озера (общая площадь 0,02 км²), располагаются на песчано-илистых грунтах прибрежной зоны с глубиной 0,1—0,3 м в полосе контакта с высокотравными гелофитами, а также вдалеке от берега на открытых участках акватории с глубинами 0,5—0,7 м. Флористически небогатые. Проективное покрытие сусака до 50—85%.

16. Формация стрелолиста обыкновенного — *Sagittarieta sagittifoliae*. Сообщества формации располагаются на заиленных отмелях с глубинами до 0,2 м между сообществами высокотравных гелофитов или примыкая к ним. Проективное покрытие стрелолиста до 70%. Ему сопутствуют *Ceratophyllum demersum* (10%), *Spirodela polyrhiza* (5—7%).

17. Формация ежеголовника прямого — *Sparganieta erecti*. Среди низкотравных гелофитов ежеголовник прямой — наиболее мощное растение с отчётливыми эдификаторными свойствами (Папченков, 2001), но на озере он занимает незначительные площади (0,01 км²). Распространён при глубине от 0,2 до 0,8—1,2 м в полосе контакта с высокотравными гелофитами. Чаше встречается у северо-западного побережья. Проективное покрытие ежеголовника в сообществах 50—70%. В них могут присутствовать различные гидрофиты, гелофиты и гигрофиты.

18. Формация хвоща приречного — *Equiseteta fluviatilis*. Сообщества хвоща приречного являются достаточно распространёнными на озере, но занимают относительно небольшую площадь — 0,03 км². Они приурочены к илистым и песчано-илистым грунтам прибрежной зоны с глубиной до 0,4 м, встречаются также на открытых участках и в небольших заливах. Проективное

покрытие *Equisetum fluviatile* 60—80%. На открытых мелководьях образуют сообщества с бедным и разреженным травостоем. В заливах ценозы содержат до 5—7 видов.

VI. Группа формаций высокотравных гелофитов — *Aquiherbosa helophyta procera*

Образована 5 формациями и 17 ассоциациями. Сообщества высокотравных гелофитов занимают наиболее обширные площади зарастания в прибрежной зоне озера, характеризуются ценоотическим разнообразием и высокой видовой насыщенностью сообществ.

19. Формация камыша озёрного — *Scirpeta lacustris*. Сообщества формации формируются вдоль берегов или на открытой акватории. Приурочены к участкам с плотными песчано-илистыми грунтами и глубинам от 0 до 0,9 (1,5) м. Чаше встречаются в северной, западной и восточной частях водоёма. Занимаемая площадь составляет 0,03 км². Флористически бедные. В монодоминантных сообществах проективное покрытие *Scirpus lacustris* доходит до 85%.

20. Формация рогоза узколистного — *Typheta angustifoliae*. Сообщества формации *Typheta angustifoliae* занимают обширные пространства (5,07 км²) вдоль всего побережья озера, на островах и, местами, в центральной части водоёма. Формирующий сообщества вид является основным ценообразователем береговой зоны водоёма. Площади сообществ рогоза узколистного в северо-западной части озера составляют 0,25 км², в восточной — 0,86 км², в юго-западной — 1,46 км² и в юго-восточной — 2,50 км². Ценозы встречаются на песчано-илистых грунтах с глубинами 0,6(0,8)—1,2(1,3) м, на сплавинах и сырых песках побережья.

21. Формация тростника южного — *Phragmiteta australis*. Вторым по ценоотической значимости на озере является тростник южный. Его сообщества характерны для мелководий с глубиной 0,2—0,4 м и вязкими илистыми грунтами. Занимают обширные пространства (3,21 км²) во всех, но преимущественно в юго-восточной 1,50 км²) и юго-западной 1,55 км² частях озера. На восточном побережье площади тростника 0,11 км², а в северо-западном — 0,05 км².

22. Формация цизании широколистной — *Zizanieta latifoliae*. Сообщества водяного риса имеют небольшие по площади (5—10 м²), располагаются на берегу и заходят в зону мелководий до глубины 0,1—0,2 м. Общая их площадь не превышает 0,01 км². Проективное покрытие цизании 75—95%. Просветы в травостое заполняют рясковые.

23. Формация манника большого — *Glycerieta maximae*. На озере манник значительных зарослей не образует. Характерен для отмелей с глубиной 0,2—0,5 м и вязкими илистыми или твёрдыми песчаными грунтами.

3) Класс формаций. Гигрогелофитная растительность — *Aquiherbosa hydrohelophyta*

Класс формаций гигрогелофитной растительности объединяет встречающиеся на озере сообщества с доминированием видов рода *Bolboschoenus*, *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*, которые располагаются узкими полосами вдоль берегов озера и занимают неглубокие понижения вблизи уреза воды. Общая площадь сообществ около 0,07 км².

24. Формация клубнекамыша морского — *Bolboscheneta maritimi*. Характерна для северо-западного побережья озера, где широко распространён *Bolboschoenus laticarpus* и нередок *B. uagara*, которые прежде рассматривались как клубнекамыш морской *B. maritimus*, поэтому их сообщества включены в составе данной формации. Все они характерны для влажных песков зоны прилива и песчано-илистого мелководья с глубиной до 0,2 м и занимают около 0,02 км².

25. Формация клубнекамыша Кожевникова — *Bolboschoeneta koshevnikovii*. Небольшие по площади сообщества формации встречаются в тех же условиях, что и предыдущая формация.

26. Формация ситняга болотного — *Eleocharieta palustri*. Сообщества с доминированием *Eleocharis palustris* (проективное покрытие до 70—80%) распространены на прибрежных мелководных участках с песчано-илистыми грунтами и глубинами до 0,2 м вблизи зарослей высокотравных гелофитов. В них обычно присутствие *Ceratophyllum demersum* (20% покрытия), *Spirodela polyrrhiza* (30% покрытия).

27. Формация осоки острой — *Cariceta acutae*. Сообщества местами образуют переходную полосу между топким берегом и слабо обводнённым побережьем. В составе гигрогелофитной растительности занимают наиболее обширные площади — 0,03 км².

Список литературы

Папченко В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.

ГИДРОФИЛЬНЫЕ МХИ В СОСТАВЕ ЛОКАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ КАРЕЛИИ

Е. А. Боровичёв

Петрозаводский государственный университет
185020 Карелия, г. Петрозаводск, ул. Советская, д. 4, к. 65. E-mail: borovichev@yandex.ru

В связи своеобразием природных комплексов Карелии, обусловленных господством многочисленных озёр, рек, болот и заболоченных земель, в составе аборигенной флоры большую роль играют гидрофильные элементы. Среди них особое место занимают представители отдела листостебельные мхи (Игнатов, 2003).

Целью наших исследований было установление видового состава мхов, произрастающих в прибрежной части некоторых озёр и рек в средне-таёжной подзоне Карелии.

В задачи исследования входило:

- выявление видового состава мхов, произрастающих в прибрежно-водной полосе озёр и рек;
- установление их таксономического состава;
- составление конспекта видов бриофлоры, собранных в период исследования;
- проведение типологического анализа коллекций, включающего географический, биоморфологический, экологический состав, редкие виды и анализ жизненных стратегий.

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что изучение гидрофильной бриофлоры на территории Карелии практически не проводилось. Фрагменты этих данных можно встретить в геоботанических работах посвящённых исследованию высшей водной растительности некоторых озёр Карелии (Лепилова, 1933, 1936; Машатина, 1936).

Исследование проводилось в полевые сезоны 2001—2004 годов в среднетаёжной подзоне Карелии, где нами было выбрано две модельные территории: Кончезерская озёрная система (включающая в себя Пертозеро, Габозеро, Кончезеро) и одна из крупных рек Карелии — Шуя. В системе флористического районирования Карелии исследуемый район входит в биогеографическую провинцию Карелия Онежская (*Karelia onegensis*) и Карелия Олонецкая (*Karelia olonetsensis*) (Mela, Cajander, 1906) и в Заонежский флористический район по классификации М. Л. Раменской (1960).

Исследуемая территория в своей основе сформирована докембрийскими геологическими структурами (Бискэ, 1964). Древнейшие породы перекрыты здесь четвертичными отложениями озёрно-ледникового происхождения, которые представлены ленточными глинами, суглинками и песками. Основными типами почв являются подзолистые, болотно-подзолистые и болотные. Господствующим типом растительности являются леса (облесенность территории — до 50%). Для района исследований характерна крайне высокая степень заболоченности территории (15—20%), Болота представлены олиготрофными и мезотрофными типами преимущественно озёрного генезиса. Луговая растительность, в большинстве своём, это луга антропогенного происхождения, довольно сильно заболоченные, сформированные обыкновенноосочниками с влажнотравной «окрайкой». На обследованной территории имеются и суходольные луга, которые представляют комплекс влажнотравных, обыкновенноосоковых, белоусовых и полевицевых группировок (Раменская, 1958). В лесных сообществах преобладают осиновые и осиново-сосновые разнотравно-черничные типы, что обусловлено замедленным распространением ели по направлению к центральным частям крупных массивов лиственных лесов (Яковлев, Воронова, 1960).

Нами анализировалась группа мхов, населяющих водные, водно-береговые и переувлажнённые местообитания: озёра, ручьи, временные водоёмы и их прибрежные участки со скальными обнажениями, мокнущим древесным субстратом, заболоченные территории, приозёрные луга, а также прибрежные каналы — то есть те виды, которые по широко принятой в ботанике классификации отнесены к экотипам гидро-гидрофитов и гидро-мезофитов (Шляков, 1961).

В ходе исследований было собрано и определено около 700 образцов, хранящиеся в гербарных фондах кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ. С учётом литературных данных, обнаружено 85 видов мхов, относящихся к 32 родам и 19 семействам из 3 классов отдела листостебельные мхи (Игнатов, Афонина, 1992; Игнатов, 2003, 2004). Это составляет 25,5% от общего числа видов мхов Заонежского флористического района и 18,5% от бриофлоры Карелии. Ведущими семействами обследованной бриофлоры являются *Sphagnaceae* (27%), *Amblystegiaceae* (18%), *Bryaceae* (12%), за ними следует *Mniaceae* (10%), *Dicranaceae* (7,6%) и *Brachytheciaceae* (7,6%). В родовом спектре наибольшим числом видов представлен *Sphagnum* (27%), за ним с большим отрывом следуют *Dicranum* и *Drepanocladus* (по 8%), далее идут *Brachythecium* (6%), *Hypnum* и *Calliergon* (по 5,5%); *Plagiomnium*, *Bryum*, *Pohlia* и *Rhizomnium* представлены 3 видами (по 4,0%), шесть родов — 2 видами, и 10 родов представлены всего лишь одним видом.

Важнейшей чертой бриофлоры является набор и количественное соотношение географических элементов, показывающих историю развития этой флоры и её место среди других флор. При

проведении географического анализа флоры водно-прибрежных моховидных была использована классификация элементов флоры, разработанная на широтно-зональной основе А. С. Лазаренко (1956) и дополненная Р. Н. Шляковым (1961), Л. В. Бардуновым и В. Я. Черданцевой, и с учётом позднейших разработок отечественных и зарубежных бриологов Белкина, 1991). В составе изучаемой бриофлоры преобладают виды мхов бореального широтного элемента (72%) при значительном участии неморального (14,6%). Гипоарктический элемент имеет 6,6%, аazonальный — 4%, для 2 видов географический элемент не определён. Среди долготных элементов Подавляющее большинство видов (86,6%) имеет циркумполярное распространение, 6,6% составляют космополиты, 2,6% — евроазиатские виды. Распространение 4,6% видов остаётся не ясным.

Жизненные стратегии анализировались по системе During'a (1992). Выявлено, что ведущее положение занимают многолетние странники — 34% и оседлые долгожители — 28%.

Группа бриофитов водно-прибрежных и избыточно-увлажнённых местообитаний на исследуемой территории имеет большую долю участия и в других экотопах. По степени гидрофильности они подразделяются на 7 условных экогрупп: гидрофиты, гидрогигрофиты, гигрогидрофиты, гигрофиты, гигромезофиты, мезогигрофиты, мезофиты. К собственно водным (облигатным) относятся первые пять групп экобиоморф, которые составляют 58,5% от всего состава водных и прибрежных моховидных. Обычно эти мхи заселяют береговую полосу озёр и ручьёв, а также каменистые субстраты на дне водоёмов и в русле реки, кроме того, они встречаются на стволах поваленных деревьев. Некоторые виды предпочитают заболоченные участки и стоячие водоёмы, другие — лесные и луговые переувлажнённые местообитания. Однако строгой экологической дифференцировки к определённому экобиотопу у большинства видов не наблюдается.

При проведении исследования нами был обнаружен листостебельный мох *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) С. Jens включённый в ККК с категорией — редкий вид, следует отметить, что ранее этот вид приводился в работе Лепиловой (1936) для Пеотозера — одного из озёр Кончезерской группы.

В заключение я хочу выразить глубочайшую благодарность А. С. Лантратовой за неоценимую помощь при написании работы, также я признателен д.б.н. Н. А. Константиновой за ценные рекомендации по данной теме.

Список литературы

- Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор. СПб., 1991. 205 с.
Игнатов М. С. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. *Sphagnaceae—Hedwigiaceae*. М., 2003.
Игнатов М. С. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2. *Fontinaliaceae—Amblystegiaceae*. М., 2004.
Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. 1992. Т. 1 (1—2). С. 1—85.
Красная Книга Карелии. Петрозаводск, 1995.
Лепилова Г. К., Чернов В. К. Высшая водная растительность озёр Кончезерской группы: 2—4. Растительность Северной части оз. Кончезера, Пертозерского протока и оз. Урозера // Тр. Бородинской биол. станции в Карелии. Л., 1936. С. 5—50.
Лепилова Г. К. Высшая водная растительность озёр Кончезерской группы: 1. Растительность Габ-озера // Тр. Бородинской биол. станции в Карелии. Т. 8. Вып. 1. Л., 1933. С. 3—25.
Машатина В. М. Очерк растительности «Марциальных Вод» // Тр. Бородинской биол. станции в Карелии. Л., 1936. С. 55—79.
Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 485 с.
Шлякова Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961.
During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // *Bryophytes and lichens in a changing environment*. 1992.
Mela A. J., Cajander A. K. *Suomen kasvio*. 1906.

СТРУКТУРА БИОМАССЫ РАСТЕНИЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИЗМЕНЕНИЯ СТРАТЕГИИ ЖИЗНИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Н. В. Васильева

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Концепция функциональных типов растений в последние годы привлекла большое внимание в связи с возможностью её использования для прогнозирования изменения растительности. При разнообразии используемых подходов большинство исследователей признаёт, что функциональные

типы растений — это группы видов со сходными требованиями к экотопу и однородной реакцией на изменение условий среды (Vox, 1996; Steffen, 1996; Thompson et al., 1996). Один из возможных путей определения функциональных типов растений был предложен Граймом (Grime, 1979) и основан на идентификации растений с разными типами экологических стратегий: конкурентов, рудералов и стресс-толерантов. Выделение аналогичных групп растений как «ценобиотических типов» было предложено и эмпирически обосновано Л. Г. Раменским (Раменский, 1935; Работнов, 1975) в связи с различной стратегией поведения видов в фитоценозах. Количественное определение этих типов было проведено Граймом (Grime, 1979) и основано на анализе относительной скорости роста и морфологическом индексе видов, т.е. на показателе, характеризующем размер растения. Точная информация о количественной структуре биомассы у представителей разных функциональных типов растений пока отсутствуют. Грайм (Grime, 1979) установил, что виды с различными экологическими стратегиями отличались по морфологическому индексу, характеризующему общий размер растения и занимаемую ими площадь. Виды с различными типами стратегий могут быть охарактеризованы разным вкладом органов в общую массу растения, особенно корней, стеблей и генеративных органов (Пьянков, Иванов, 2000). Доля стеблей в общей массе растения достоверно уменьшалась в ряду рудералы > конкуренты > стресс-толеранты. По значениям корневого индекса и индекса генеративных органов С-стратеги достоверно отличались от R-стратегов, а последние — от стресс-толерантов. Грайм (Grime, 1979) отмечал, что R-стратеги значительно отличались от С- и S-стратегов небольшими размерами подземных органов и большой семенной продуктивностью.

Растения рудералы, примером которых могут быть такие сорные растения, как *Lepidium rudemale*, *Thlaspi arvense*, *Viola arvensis* обитают в сравнительно благоприятных эдафических условиях и характеризуются высокими темпами развития, быстрым формированием генеративных органов и образованием большого количества семян. По данным В. И. Пьянкова и Л. Л. Иванова (2000), доля генеративных органов у рудералов примерно в 3 раза больше, чем у конкурентов и стресс-толерантов. Благоприятные почвенные условия позволяют рудералам иметь небольшую корневую систему, масса которой в 6 раз меньше, чем у С- и S-стратегов. Хотя по листовому индексу R-стратеги не имеют достоверных отличий от растений других групп, но с учётом большой массы зелёных стеблей можно говорить о наибольшей доле ассимилирующих тканей у этой группы растений. Помимо этого ассимиляционные ткани у рудералов занимают большую часть листа по сравнению с конкурентами и стресс-толерантами (Пьянков, Иванов, 2000). Таким образом, большая доля фотосинтезирующих органов в целом растении и высокая насыщенность листа тканями хлоренхимы объясняют их высокую скорость роста. В то же время для идентификации растений с рудеральным типом стратегии могут быть использованы индексы корней и генеративных органов.

Следовательно, количественная оценка вклада биомассы отдельных органов в суммарную массу растения позволяет чётко определять первичные экологические стратегии видов и тем самым их идентифицировать. Хиллс с соавторами (Hills et al., 1994) также использовали ряд показателей целого растения и морфологии листа для выделения экологических стратегий и функциональных типов растений влажных лугов речных долин в Европе и установили, что структура биомассы имеет определяющее значение в формировании первичного типа экологической стратегии растений. Как указывал Т. А. Работнов (1993, с. 12), «одни и те же виды в зависимости от условий произрастания, а так же от фазы онтогенетического развития их особей могут приобретать свойства то пациентов, то виолентов и т.д.» (пациенты — S-стратеги, виоленты — С-стратеги по современной классификации Раменского—Грайма).

Для определения типа экологической стратегии в онтогенезе нами была изучена структура и динамика нарастания биомассы растений разных возрастных состояний частухи подорожниковой. В состоянии проростков, ювенильных и молодых вегетативных растений структура биомассы надземной сферы однородна — всю её составляет биомасса зелёных листьев. Биомасса зелёных листьев проростков равна объёму биомассы корневой системы (50/50%) (рис. 1). Темп наращивания биомассы достаточно быстрый (рис. 1).

При переходе в состояние ювенильных растений структура биомассы меняется — уменьшается вклад в общую биомассу растения корневой системы, увеличивается биомасса вегетативной сферы (рис. 2). Темпы прироста биомассы уменьшаются. Такая структура и темпы наращивания биомассы более свойственны растениям с К-стратегиями (Пьянков и др., 2000). В дальнейшем, у скрыто генеративных растений происходит резкое изменение соотношения биомассы корневой системы и вегетативной сферы растений (рис. 3). Эти изменения говорят о переходе молодых растений к S-стратегии жизни.

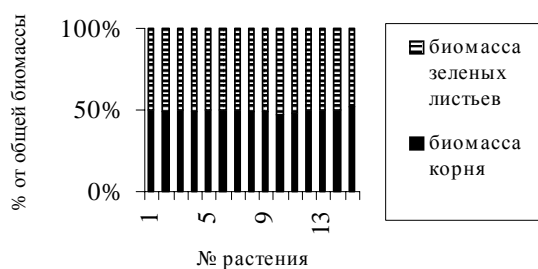


Рис. 1 Структура биомассы проростков

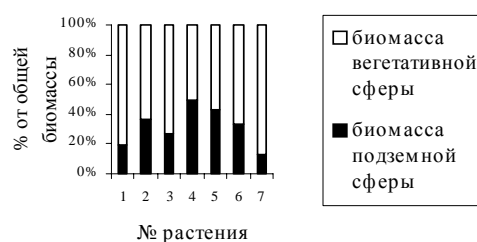


Рис. 2. Структура биомассы ювенильных растений

Значительно меняется структура биомассы и у молодых генеративных растений второго года жизни — свой вклад в конце вегетации в общую биомассу приносят развивающиеся цветоносы, уменьшается составляющая корневой системы (рис. 4). Всё это свидетельствует о переходе растений к типичной для *Alisma plantago-aquatica* R-стратегии жизни.

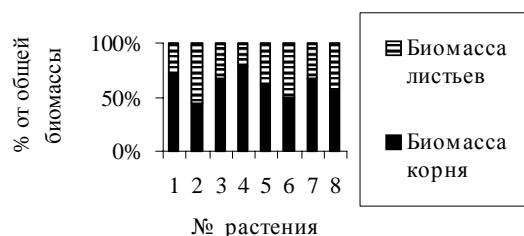


Рис. 3. Структура биомассы скрыто генеративных растений второго года жизни

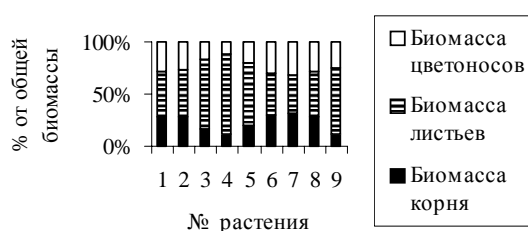


Рис. 4. Структура биомассы молодых генеративных растений второго года жизни

При переходе частухи подорожниковой к генеративному размножению чётко прослеживается стремление растений к максимальному развитию репродуктивной сферы, характерному для R-стратегии жизни растений. Это отражается на сезонном изменении структуры биомассы. В начале периода вегетации при выдвижении цветоносов биомасса зелёных листьев составляет в среднем около 80% от общей биомассы растения — происходит наращивание фотосинтезирующей поверхности. Затем, при полном развитии первого цветоноса, вклад вегетативной сферы в общую биомассу растений немного сокращается, составляя в среднем около 70% (рис. 5, 6).

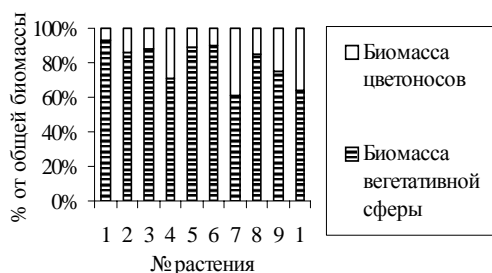


Рис. 5. Структура биомассы надземной сферы молодых генеративных растений третьего года жизни (выдвижение первого цветоноса)

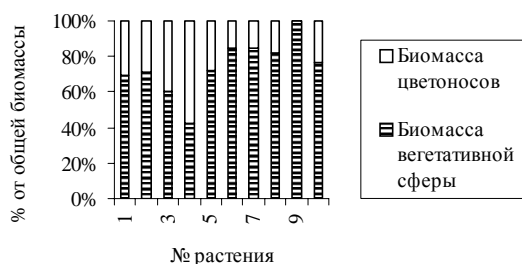


Рис. 6. Структура биомассы молодых генеративных растений третьего года жизни (полное развитие первых цветоносов)

При выдвижении второго цветоноса и переходе растений к взрослому генеративному состоянию вклад вегетативной сферы растений в общую биомассу растений сильно уменьшается, составляя в среднем лишь 15%, генеративная составляющая биомассы возрастает (рис. 7).

В дальнейшем, при переходе цветоносов к плодоношению и рассеиванию семян, вегетативная составляющая биомассы вновь возрастает (рис. 8).

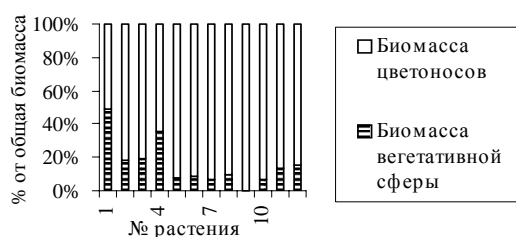


Рис. 7. Структура биомассы взрослых генеративных растений третьего года жизни (выдвижение вторых цветоносов)

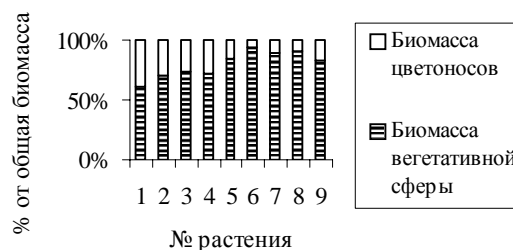


Рис. 8. Структура биомассы взрослых генеративных растений третьего года жизни (полное развитие вторых цветоносов)

Рассматривая динамику нарастания биомассы (рис. 9) и изменения её структуры в онтогенезе, можно сказать, что в течение всей жизни растения частухи, приспосабливаясь к окружающей среде и добываясь максимального эффекта генеративного размножения, меняют жизненную стратегию. Если проростки частухи выступают как К-стратегии, то ювенильные и молодые скрыто генеративные растения проявляют себя уже как S-стратегии. И лишь к состоянию молодых генеративных растений стратегия растений частухи приобретает свойственную взрослым растениям жизненную R-стратегию.

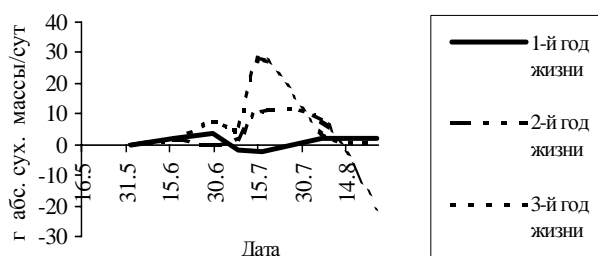


Рис. 9. Динамика относительной скорости прироста биомассы растений *A. plantago-aquatica* разного возраста

Список литературы

- Пьянков В. И., Иванов Л. А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3—10.
- Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. бот. 1935. № 4. С. 25—42.
- Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—16.
- Работнов Т. А. О виолентах, пациентах и эксплерентах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Вып. 5. С. 119—124.
- Vox E. O. Plant functional types and climate at the global scale // J. Veget. Sci. 1996. Vol. 7. P. 309—320.
- Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley and Sons. 1979. 222 p.
- Hills Y. M., Murphi K. J., Pulford I. D., Flovers T. H. A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups // Functional Ecology. 1994. Vol. 8. P. 242—252.
- Steffen W. L. A periodic table for ecologi? A chemist's view of plant functionals tipes // J. Veget. Sci. 1996. Vol. 7. P. 425—430.
- Thompson K., Hillier S. H., Grime J. P., Bossard C. C., Band S. R. A functional analysis of a limestone grassland community // J. Veget. Sci. 1996. Vol. 7. P. 371—380.

МАКРОФИТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СИСТЕМЫ ОЗЁР БОЛЬШОЕ МИАССОВО — МАЛОЕ МИАССОВО (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Е. И. Вейсберг

Ильменский государственный заповедник УрО РАН
456317 Челябинская обл., г. Миасс. E-mail: lagunov@ilmeny.ac.ru

Озёра Большое Миассово и Малое Миассово принадлежат к Ильменской группе озёр, расположенной в предгорьях восточного склона Южного Урала и имеют тектоническое происхождение.

ние. Первое относится к территории Ильменского заповедника и может считаться условно ненарушенным. Второе лежит за пределами заповедника и испытывает антропогенное воздействие, связанное с наличием населённых пунктов сельского типа и баз отдыха. Водоёмы соединены широкой протокой и представляют единую систему, но лежат в различных ландшафтных зонах. Б. Миассово полностью расположено в области предгорий в подзоне сосново-берёзовых лесов южно-таёжной лесной зоны, а восточная оконечность М. Миассово окружена всхолмленной равниной Зауральского пенеппла и относится к лесостепной зоне. Б. Миассово отличается от М. Миассово более сложным рельефом дна, изрезанностью береговой линии, разнообразием грунтов (табл. 1).

Таблица 1. Морфометрические показатели озёр Большое Миассово и Малое Миассово*

Озеро	Размеры			Береговая линия		Глубина, м	
	площадь, км ²	длина макс., м	ширина ср., м	длина, км	коэфф. развития	средн.	макс.
Б. Миассово	11,4	8,0	1,5	34,1	2,9	11,2	25,0
М. Миассово	11,6	7,2	1,6	23,8	2,05	4,7	8,5

Примечание. * По данным С. Г. Захарова (1996).

Гидрохимические показатели озёр при значительных колебаниях по годам, в течение сезона и в зависимости от места взятия проб в основном сходны (Захаров, 1996; Экология, 2000). Они относятся к гидрокарбонатному классу смешанного катионного состава с преобладанием кальция, присутствуют также сульфат и хлорид-ионы, магний, калий, натрий. Гидрохимический тип воды — между содовым и сульфатно-натриевым. Общая минерализация составляет 183—240 мг/л. Перманганатная окисляемость в летний период составляет 3,4—17,09 мг О/л, бихроматная окисляемость — 0,5—4,3 мгО₂/л. рН воды исследуемых озёр колеблется от 6,5 до 8,5. Прозрачность в летнее время составляет 3—5 м по диску Секки и в среднем несколько ниже в М. Миассово. Кислородный режим в целом благоприятен. Дефицит растворённого О₂ наблюдается лишь в придонных слоях, в М. Миассово это явление носит временный характер (середина лета). Термический режим различается вследствие морфометрических характеристик. Для М. Миассово характерно практически полное перемешивание воды в летний период и отсутствие выраженного термоклина. То же наблюдается и в мелководных заливах Б. Миассово, тогда как в центральной его части наблюдается выраженная летняя стратификация и образуется термоклин. По гидрологическому типу озёра относятся к стоково-приточному типу. Кроме природных многолетних и сезонных колебаний уровня воды наблюдаются резкие его изменения в связи с зарегулированием плотиной стока из М. Миассово. Оба озера можно классифицировать как мезотрофные с признаками эвтрофии в заболоченных заливах.

Цель настоящей работы — сравнительный анализ флористического и фитоценотического разнообразия макрофитной растительности озёр Б. Миассово и М. Миассово и оценка значения природных и антропогенных факторов в её формировании. В анализе использованы материалы собственных исследований 1989—2004 г. (Вейсберг, 1999). Полевые исследования опирались на стандартный метод экологических профилей. Было заложено по 8 профилей в каждом озере в ключевых участках, так, чтобы отразить всё разнообразие биотопов. Кроме того, в различные годы закладывались профили и отдельные пробные площади, позволяющие отразить многолетние и сезонные изменения растительных сообществ.

Анализ флоры касался её гидрофильного ядра в широком понимании, включая гигрогеллофиты (Папченко, 2001). За период наблюдений в исследуемых озёрах обнаружен 71 вид макрофитов, относящихся к 41 роду 27 семейств (табл. 2).

Таблица 2. Таксономический состав макрофитов озёр Малое Миассово и Большое Миассово

Magnoliophyta			Polypodiophyta			Equisetophyta			Bryophyta*			Charophyta		
вид	род	сем.	вид	род	сем.	вид	род	сем.	вид	род	сем.	вид	род	сем.
59	33	21	1	1	1	1	1	1	5	4	2	5	2	2

Примечание. * По данным Н. А. Савельевой (Экология..., 2000).

Харовые водоросли представлены 4 видами *Chara* и 1 видом *Nitella*. Мхи включают 2 вида *Fontinalis* и 3 вида сем. *Amblystegiaceae* (Экология..., 2000). Из папоротников присутствует *Thelypteris palustris* Schott, из хвощей — *Equisetum fluviatile* L. Из цветковых растений наиболее обильны *Potamogetonaceae* (12 видов) и *Cyperaceae* (11), менее многочисленны *Poaceae*, *Nymphaeaceae* (по

4 вида), *Alismataceae*, *Lemnaceae*, *Hydrocharitaceae* (по 3 вида), остальные семейства представлены 1—2 видами.

Выявлено, что состав гидрофильного ядра флоры двух озёр практически идентичен, за исключением *Potamogeton filiformis* Pers., *Caulinia flexilis* Willd., *Zannichellia palustris* L., *Elatine hydropiper* L., приводимых ранее для Б. Миассово (Горновский, 1961; Захаров, 1996). Нами они не были достоверно обнаружены. Тем не менее, анализ α -разнообразия выявил некоторые различия. Для сравнения двух озёр был использован информационно-статистический индекс Шеннона, учитывающий обилие всех видов: $H = -\sum p_i \ln p_i$, где p_i — доля особей i -го вида.

За количественную характеристику принималась 5-бальная шкала присутствия вида в озере: 1 — вид встречается единично; 2 — вид встречается редко, спорадически; 3 — вид встречается достаточно часто, но сообществ не образует; 4 — вид встречается часто, сообщества образует на небольших площадях; 5 — вид обычный, образует сообщества на больших площадях. Для Б. Миассово $H = 4,04$, для М. Миассово $H = 4,02$. Для оценки флористического сходства озёр был применён коэффициент Чекановского-Сьеренсена который рассчитывался по формуле для количественных данных: $Ics = \sum \min(n_{ij}, n_{ik}) / \sum n_{ij} + \sum n_{ik}$, где $\min(n_{ij}, n_{ik})$ — сумма наименьших обилий в двух сравниваемых списках, $\sum n_{ij} + \sum n_{ik}$ — сумма обилий всех видов в списках. Для двух сравниваемых озёр $Ics = 0,94$. Отмеченные различия проявляются за счёт восточной, равнинной части М. Миассово. Западная и восточная части М. Миассово различаются сильнее, чем Б. Миассово и М. Миассово в целом. Так, сходство западной и восточной частей М. Миассово по предварительным данным $Ics = 0,89$.

Вследствие морфометрических особенностей, озёра различаются по степени зарастания. В Б. Миассово площадь зарастания не более 30% от площади акватории, растительность сосредоточена в основном в мелководных заливах и вдоль береговой линии. М. Миассово заросло почти на 50%.

При анализе синтаксономической структуры сообществ до уровня формаций применялась доминантно-детерминантная классификация (Василевич, 1995, 2003; Папченко, 2003). Степень участия отдельных формаций оценивалась по 4-бальной шкале: 1 — сообщества формации отмечены единично; 2 — встречаются редко, как вкрапления в другие сообщества; 3 — встречаются довольно часто, больших площадей не занимают; 5 — обычные сообщества, занимают большие относительно других площади. Исходя из степени участия сообществ различных формаций растительный покров в Б. Миассово разнообразнее, чем в М. Миассово (табл. 3).

Таблица 3. Гидрофильные сообщества макрофитов озёр Большое Миассово и Малое Миассово

Растительные сообщества	Участие в покрове	
	Б. Миассово	М. Миассово
Тип: Водная растительность		
Класс формаций: Гидрофитная растительность		
Группа формаций макроводорослей и водных мхов		
Формации харовых водорослей (в целом)	3	3
Формация фонтаналиса противопожарного — <i>Fontinalia antipyreticae</i>		
Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов		
Формация рдеста блестящего — <i>Potamogeton lucens</i>	3	2
Формация рдеста пронзеннолистного — <i>Potamogeton perfoliatus</i>	2	1
Формация урути колосистой — <i>Utricularia spicata</i>	3	3
Формация телореза алоэвидного — <i>Stratioteta aloides</i>	4	4
Формация шелковника завитого — <i>Batrachium circinatum</i>	2	2
Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими листьями		
Формация горца земноводного — <i>Persicaria amphibia</i>	1	3
Формация кубышки жёлтой — <i>Nuphar lutea</i>	4	4
Формация кувшинки чисто-белой — <i>Nymphaea candida</i>	1	—
Группа формаций гидрофитов, плавающих на поверхности воды		
Формация водокраса лягушачьего — <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	1	1
Тип: Прибрежно-водная растительность		
Класс формаций: Воздушно-водная растительность		
Группа формаций низкотравных гелофитов		
Формация сусака зонтичного — <i>Butomus umbellatus</i>	1	—
Формация стрелолиста обыкновенного — <i>Sagittaria sagittifolia</i>	1	—
Формация ежеголовника всплывшего — <i>Sparganium emersi</i>	1	—
Формация хвоща приречного — <i>Equisetum fluviatile</i>	1	—
Группа формаций высокотравных гелофитов		
Формация камыша озёрного — <i>Scirpus lacustris</i>	3	1
Формация рогоза узколистного — <i>Typheta angustifolia</i> (водные варианты)	2	1
Формация рогоза широколистного — <i>Typheta latifolia</i> (водные варианты)	1	1
Формация тростника южного — <i>Phragmites australis</i> (водные варианты)	4	4

По предварительным результатам, полученным на модельных растительных сообществах *Stratiotes aloides* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton lucens* L., формации Б. Миассово представлены большим числом ассоциаций, а отдельные сообщества слагаются большим числом видов. Различия в растительном покрове касаются, главным образом, восточной оконечности Б. Миассово.

Таким образом, состав гидрофильного ядра флоры макрофитов озёр Б. Миассово и М. Миассово совпадает. Синтаксономический состав сообществ сходен на уровне формаций, на уровне ассоциаций Б. Миассово богаче. Видовое разнообразие (соотношение числа видов и их обилия) и синтаксономическое разнообразие (соотношение числа сообществ и степени их участия в растительном покрове) выше в Б. Миассово. Растительные сообщества Б. Миассово часто имеют более сложную видовую, экологическую, пространственную структуру.

Гидрохимический фактор в случае сравниваемых озёр в целом не оказывает существенного влияния на состояние их макрофитной растительности. Антропогенный фактор (главным образом, эвтрофирование) оказывает заметное влияние только на отдельных участках озера М. Миассово, прилегающих к населённым пунктам и базам отдыха. Выявленные различия в растительном покрове двух озёр обусловлены, в основном, ландшафтными факторами, формирующими разнообразие биотопов — изрезанность береговой линии, рельеф дна и прибрежной зоны, многообразие типов грунта и гидрологических условий. Данные факторы тесно связаны с зонально-географическим положением водоёмов. Исследования показывают, что озёрные макрофиты — объект, чутко реагирующий на природные и антропогенные факторы на уровне сообществ, анализ различных аспектов структуры фитоценозов — удобный инструмент мониторинга водных экосистем.

Исследования поддержаны Программой фундаментальных исследований Президиума РАН № 13 «Изменение окружающей среды и климата: природные катастрофы».

Список литературы

- Вейсберг Е. И. Структура и динамика сообществ макрофитов озёр Ильменского заповедника. Миасс, 1999. 122 с.
- Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 112—130.
- Василевич В. И. Эколого-фитоценотическая или флористическая классификация растительности? // Гидробиотаника: Методология, методы. Рыбинск, 2003. С. 118—125.
- Горновский К. В. Водная растительность озёр Б. Миассово и Б. Таткуль // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина / Труды Ильменского гос. заповедника. Вып. VIII. Свердловск, 1961. С. 57—84.
- Дорогостайская Е. В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина / Труды Ильменского гос. заповедника. Вып. VIII. Свердловск, 1961. С. 9—50.
- Захаров С. Г. Геоморфологические и гидрохимические особенности Кисегач-Миассовской озёрной системы. Летопись природы Ильменского заповедника за 1996 г. Рук. Архив ИГЗ. 258 с.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 214 с.
- Папченков В. Г. Доминантно-детерминантная классификация водной растительности // Гидробиотаника: Методология, методы. Рыбинск, 2003. С. 118—125.
- Экология озера Большое Миассово. Миасс, 2000. 318 с.

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ЛИСТА РДЕСТА ПРОНЗЁННОЛИСТНОГО КАК ИНДИКАЦИОННЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ КАЧЕСТВА ВОДНОЙ СРЕДЫ

Е. А. Власова, П. А. Белова, Т. А. Фёдорова, А. В. Щербаков

МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т
119992 г. Москва, Воробьевы горы. E-mail: potamogeton@herba.msu.ru

Помимо традиционных физического и химического методов анализа качества природной среды широкое распространение имеет изучение состояния живых организмов в зависимости от состояния окружающей среды, или биоиндикация. В последние годы в научной и практической литературе по биоиндикации широко освещаются и обсуждаются методики, основанные на вычислении коэффициента флуктуирующей асимметрии целых организмов (преимущественно животных) или их отдельных органов (растений). Авторы подобных методик характеризуют их про-

стотой применения (как обмеров, так и расчётов) и минимальными материальными и временными затратами, что выглядит привлекательно с точки зрения общественных экологических организаций и органов госконтроля за качеством природной среды.

Целью данной работы было проверить подобную методику, предлагающую использовать для индикации качества вод флуктуирующую асимметрию листьев рдеста пронзённолистного (*Potamogeton perfoliatus* L., *Potamogetonaceae*) (Изотов, 2003). Этот вид имеет крупные листья, что облегчает их обмеры и уменьшает ошибки самих измерений, широко распространён как по территории страны, так и по разным типам водоёмов, и поэтому может считаться удобным объектом для целей биоиндикации. Нами были вычислены коэффициенты флуктуирующей асимметрии 10-х от верхушки побегов листьев рдеста пронзённолистного для трёх выборок: из чистой воды на слабом течении (р. Москва выше г. Звенигорода Московской обл.), из чистой воды на сильном течении (р. Москва выше г. Звенигорода Московской обл.) и из грязной воды на слабом течении (р. Пахра ниже г. Подольска Московской обл.). Каждая выборка насчитывала 100 листьев, измерения производились по 10 параметрам и по формулам, рекомендованным в работе А. А. Изотова (2003). Кроме того, для количественных расчётов достоверности полученных результатов использовались методы дисперсионного анализа. Полученные нами данные существенно разошлись с данными А. А. Изотова и свидетельствовали, что в грязной воде листья рдеста оказались даже более симметричными, чем в чистой. Вероятно, при разработке этой методики автор не учёл ни влияния характера течения воды на формирование листа, ни асимметрии листа в пределах нормы реакции, а также действие ряда других факторов. Таким образом, рдест пронзённолистный в нашем опыте не подтвердил по этому показателю индикационных качеств и пока не может использоваться в качестве индикатора качества водной среды. Проведённые в Подмосковье более ранние наблюдения (Щербаков и др., 1995) не выявили индикационных свойств у этого вида и на популяционном уровне.

Список литературы

- Изотов А. А. Использование высших водных растений как индикаторов состояния окружающей среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калуга, 2003. 23 с.
- Щербаков А. В., Даушкевич С. С., Даушкевич Ю. В. Использование высшей водной растительности как индикатора загрязнений водотоков Московской области // Тез. докл. IV Всерос. конф. по водным растениям. Борок, 1995. С. 84—85.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *NYMPHAEA ALBA* L. S.L. (*NYMPHAEACEAE*) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

П. А. Волкова

МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т
119526 г. Москва, просп. Вернадского, 95—3—123. E-mail: avolkov@orc.ru

В России произрастает три вида кувшинки: *N. alba* L., *N. candida* J. Presl. и *N. tetragona* Georgi. *N. alba* распространена в Европейской части России, *N. candida* — в Европейской части России и в Сибири, *N. tetragona* — в Сибири, на Дальнем Востоке и на Кольском полуострове (Комаров, 1937). Р. Uotilla (2001), допуская возможность видовой самостоятельности *N. alba* и *N. candida*, придаёт им ранг подвидов «из практических соображений».

В наблюдаемом в природе морфологическом многообразии кувшинок, можно выделить три основные составляющие: гибридные и экологические формы, а также формы, обусловленные внутривидовым полиморфизмом (Комаров, 1937; Heslop-Harrison, 1955; Куприянова, 1976; Дубына, 1982; Uotilla, 2001; Папченков, 2003). Многие основные диагностические признаки (цвет и форма рыльца, форма основания чашечки и т.д.) в роде *Nymphaea* меняются или исчезают даже при очень аккуратной гербаризации. По этой причине чрезвычайно важно исследовать морфологию кувшинок на живом материале (Лисицына, 2003). Из всего вышесказанного ясно, что существуют трудности в разграничении видов кувшинки в европейской части. Целью настоящей работы было как можно более подробное исследование морфологической изменчивости *N. alba* s.l. в европейской части России на живом материале.

Популяцией кувшинки можно назвать все растения из одного водоёма или водотока; за метапопуляцией мы принимали часть принадлежащих к данной популяции растений, чётко обособленных пространственно. Одним растением мы считали обособленную группу листьев и цветков. Нами исследовано 42 метапопуляции кувшинки из 39 водоёмов и водотоков восьми регионов европейской части России. При этом отмечали основные характеристики водоёмов и водотоков, в которых произрастали исследованные метапопуляции, а также отбирали пробы воды для определения содержания органики (степени сапробности). У каждого растения в полевых условиях регистрировали 9 качественных и 6 количественных морфологических признаков, приводимых как диагностические в большинстве определителей и обработок. Всего исследовано 239 растений.

Исследование скульптуры экины пыльца под световым микроскопом не позволяет уверенно отнести большинство просмотренных образцов к одному из типов, традиционно выделяемых в роде *Nymphaea* систематиками и палинологами (Комаров, 1937; Куприянова, 1976; Дубына, 1982; Uotilla, 2001). По этой причине дальнейшее исследование скульптуры экины пыльца осуществлялось нами при помощи сканирующего электронного микроскопа. Всего исследовано 368 пыльцевых зерен под световым микроскопом и сделано 272 микрографии при помощи СЭМ.

Визуальный анализ полученных СЭМ-микрографий пыльцевых зерен показал, что скульптура экины на общей поверхности пыльцевых зерен кувшинки неоднородна. Скульптура дистальной части пыльцевого зерна (крышечки), по нашему мнению, не демонстрирует дискретной изменчивости, представляя собой бугорчатую структуру разного размера, более крупные по краям крышечки. Нами выделено пять основных типов скульптуры экины проксимальной части пыльцевых зерен, между которыми отмечен непрерывный переход.

Наши исследования показали, что морфология кувшинки существенно изменяется при традиционных способах обработки живого материала. Этот факт справедливо отмечался ранее рядом исследователей (Комаров, 1937; Uotilla, 2001; Лисицына, 2003), хотя количественные исследования изменений макроморфологии кувшинки при гербаризации на конкретных образцах были впервые проделаны в настоящей работе. При гербаризации помимо потери важных диагностических признаков (например, цвета и формы рыльца), происходит непредсказуемое изменение размера и формы листьев. Листовая пластинка при высушивании уменьшается примерно в 1,5 раза, причём степень её деформации в поперечном направлении достоверно не связана со степенью деформации в продольном направлении ($r=0,3$; $p=0,1$). Размерные характеристики пыльцевых зерен существенно искажаются при обработке на СЭМ. Значения малого экваториального диаметра существенно уменьшаются (t-test: $p<<0,01$), тогда как значения большого экваториального диаметра у пыльцевых зерен после СЭМ достоверно не изменяются (t-test: $p=0,56$). При этом на СЭМ-микрографиях пыльцевые зерна оказываются гораздо более вытянутыми, чем они есть на самом деле (квартильный размах отношения большого экваториального диаметра к малому 1,0—1,1 до СЭМ и 1,2—1,5 после СЭМ), эти различия высоко достоверны (t-test: $p<<0,01$).

Надо отметить, что без применения СЭМ невозможно в полной мере исследовать скульптуру экины пыльцевых зерен. Ацетолизная обработка, с одной стороны, не изменяет существенно размерные характеристики пыльцевых зерен, а с другой стороны, не облегчает заметно анализ скульптуры экины, поэтому применение трудоёмкой методики ацетолиза для измерения пыльцы кувшинки неоправданно. Достоверная зависимость размерных характеристик кувшинки от содержания органических веществ в воде (степени сапробности) нами не выявлена, что противоречит широко распространённому в литературе мнению (Комаров, 1937; Heslop-Harrison, 1955; Куприянова, 1976; Дубына, 1982; Папченков, 2003).

Мы обнаружили чёткое разделение исследованных метапопуляций кувшинки по размеру пыльцы: метапопуляции с «мелкой пылью» (большой экваториальный диаметр 32—40 мкм, малый — 30—38 мкм) и с «крупной пылью» (44—52 мкм и 40—50 мкм соответственно). Это разделение соответствует различию растений лишь по совокупности макроморфологических признаков (MANOVA: $p<0,001$), но не по отдельным признакам, что позволило нам сделать предположение о существовании двух хромосомных рас кувшинки на исследованной территории. Наше предположение согласуется с данными о скоррелированности размера пыльцевых зерен с уровнем ploидности (Поддубная-Арнольди, 1976) и о большом числе известных хромосомных чисел для европейских видов кувшинки (Heslop-Harrison, 1955; Дубына, 1982).

По нашим данным, многообразие морфотипов кувшинки на исследованной территории нельзя разделить на более или менее дискретные группы. Отдельные крайние морфотипы существующего морфологического континуума могут трактоваться как *N. alba* и *N. tetragona*, а образцы, занимающие по морфологии промежуточное положение между вообразаемым центром конти-

нуума (типичная *N. candida*) и его крайними морфотипами, — как гибридные формы ($N. alba \times N. candida = N. \times borealis$ и $N. tetragona \times N. candida = N. \times sundvickii$). Подобный подход доведен до своего логического завершения В. Г. Папченковым (2003). Необходимо отметить, что такая трактовка не соответствует общепринятому определению и не может считаться справедливой.

По результатам настоящей работы могут быть сделаны следующие выводы: (1) эффективное исследование макроморфологии кувшинки может быть проведено только на живом материале; (2) для эффективного исследования палиноморфологии кувшинки достаточно определять размеры пыльцевых зерен путём промеров под световым микроскопом без их предварительной ацетолитической обработки и исследовать скульптуру экзины пыльцевых зерен при помощи СЭМ на больших выборках; (3) форма листовой пластинки не является диагностическим признаком; (4) на исследованной территории не удалось выявить достоверной зависимости размерных характеристик кувшинки от степени сапробности водоёма; (5) на исследованной территории нельзя выделить дискретные морфотипы ранга вида или подвида рода кувшинка; (6) по размеру пыльцевых зерен на исследованной территории можно выделить две группы растений рода кувшинка, различающихся лишь по комплексу макроморфологических признаков.

Для уточнения сложившейся ситуации с морфологическим разнообразием в роде кувшинка в Европейской России необходимо расширить географию исследований до южной части Европейской России (где ожидается типичная *N. alba*) и Сибири (где ожидается типичная *N. tetragona*), а также оценить уровень плоидности исследуемых растений.

Большая часть материала была собрана в рамках летних практик Московской Гимназии на Юго-Западе. Мы благодарны С. В. Полевой за консультации в области палинологии, О. В. Анисимовой за определение степени сапробности водоёмов, а также А. Б. Шипуну и С. Р. Майорову за конструктивное обсуждение работы.

Список литературы

- Дубына Д. В. Кувшинковые Украины. Киев, 1982. 230 с.
Комаров В. Л. Кувшинка — *Nymphaea* // Флора СССР. Л., -М., 1937. Т. 7. С. 6—12.
Куприянова Л. А. Морфология пыльцы видов *Nymphaea* европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1558—1563.
Лисицына Л. И. Гербаризация водных растений, оформление коллекций // Материалы школы по гидроботанике «Гидроботаника: методология, методы». Рыбинск, 2003. С. 49—56.
Папченков В. Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Материалы школы по гидроботанике «Гидроботаника: методология, методы». Рыбинск, 2003. С. 82—91.
Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М., 1976. 508 с.
Heslop-Harrison J. *Nymphaea* // J. Ecol. 1955. Vol. 43. P. 719—734.
Uotila P. *Nymphaea* L. // Flora Nordica. Vol. 2. 2000. P. 216—221.

СТАТИСТИКА БИБЛИОГРАФИЧЕСКИХ ЗАПИСЕЙ О ГИДРОБОТАНИКЕ

Э. В. Гарин

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская область, Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: garin@ibiw.yaroslavl.ru

Среди справочной литературы библиографические указатели всегда занимали заметное место. Идея создания подобного пособия была высказана в 1977 г. на конференции по водным и прибрежно-водным растениям. К настоящему времени уже вышло 2 издания указателя гидроботанических работ, посвящённых макрофитам территории бывшего Советского Союза; обе книги были снабжены авторскими и проблемно-тематическими указателями, облегчавшими работу со справочником. Первое издание Указателя (Кузьмичёв и др., 1992) содержало 1511 названий отечественных книг, авторефератов, статей из сборников и серийных изданий. Второе издание (Кузьмичёв, 2002), увидевшее свет через 10 лет после выхода первого, содержало 2950 записей, т.е. увеличивалось в среднем по 144 записи в год. Однако и последнее издание не охватывает значительной части опубликованных на территории бывшего Советского Союза работ по гидроботанике. В готовящемся третьем издании Указателя к августу 2005 года уже насчитывалось 4983 записи.

Если за первые 10 лет, что прошли с момента выхода первого издания, количество библиографических записей увеличилось почти в 2 раза, то за следующие всего лишь три года количество ссылок увеличилось ещё в 1,7 раза. Дополнения в третьем издании в основном коснулись работ по физиологии и биохимии водных макрофитов, их охране (ранее включавшиеся выборочно), что позволяет расширить круг потенциальных пользователей данного пособия.

Не вызывает сомнений, что и очередное, третье издание справочника далеко не полное, однако в нём приводится уже значительное число изданных на настоящий момент работ. Таким образом, приводимая ниже статистическая справка позволяет составить хотя бы примерное представление о характере публикаций по гидробиотической тематике. И в дальнейшем, говоря об изданных работах, мы будем иметь в виду только указанные в готовящемся к печати издании справочника.

Прежде всего отметим достаточно большое число авторов, чьи работы упоминаются в Указателе — 2481. Из них 1595 (64%) имеют только по 1 работе, а ещё 355 человек — по 2 (14%); в то же время по 10 и более работ имеют лишь 126 человек (5%). Наибольшее количество публикаций, отмеченных в справочнике, имеют В. Г. Папченков (181 работа), И. М. Распопов (104), В. И. Матвеев (97), Д. В. Дубына (74), А. В. Щербаков (60).

Самая ранняя работа, упоминаемая в Указателе, — это работа Ивана Лепёхина «*Typha Lachmannii*» (1801). Всего до 1900 года вышло 50 работ по водным и прибрежно-водным макрофитам; а с 1897 года такие публикации становятся уже ежегодными. Больше всего работ вышло в 2000 году (252 записи в Указателе), в 1977 — 192, в 2003 — 188, в 1988 — 177 записей. Обращает на себя внимание, что наибольшее количество работ было издано в годы проведения Борковских конференций по гидробиотике: Первой (1977), Второй (1988), Пятой (2000) и Школы по гидробиотике (2003). Ниже приводится график количества публикаций по годам (рис. 1). Это наглядно показывает, какими важными являются встречи в Борке для специалистов, изучающих высшие водные и прибрежно-водные растения. Первыми книгами, посвящёнными водным и прибрежно-водным растениям были книга И. Д. Чистякова о сравнительно-анатомическом исследовании некоторых представителей семейства *Lemnaceae* (1870), книга Н. Ф. Золотницкого об аквариумных, садовых и оранжерейных растениях (1887) и иллюстрированный определитель водных растений Средней России Б. А. Федченко и А. Ф. Флёрова (1897).

Первыми кандидатскими диссертациями по водным и прибрежно-водным растениям были диссертация В. К. Коха о растительности малых рек Юго-Востока (1948), А. А. Потапова об экологии видов *Potamogeton* и их анофелогенном значении в озёрах лесной полосы (1948), О. Ф. Буяновой о зарастании Рыбинского водохранилища и его анофелогенности в первые годы его существования (1949). Первыми докторскими диссертациями были диссертация А. А. Потапова о зарастании мелководий водохранилищ Европейской части СССР гидрофитами (1962), А. А. Ашировой о растительности долины и дельты Амурь (1965) и Т. Т. Таубаева о флоре и растительности водоёмов Средней Азии (1966).

К сожалению, определить тип публикации (статья, тезисы и т.п.) по библиографической цитате не всегда представляется возможным, однако анализируя данные по публикациям, чей характер удалось определить, мы получаем следующие данные. Большая часть записей — это статьи из журналов (1370, или 37,6%), заметно меньше тезисов конференций — 879 (24,1%). Остальные типы публикаций распределились следующим образом в порядке уменьшения: статей в сборниках — 351 (9,6%), материалов конференций, семинаров, симпозиумов и т.п. — 308 (8,5%), глав из книг — 300 (6,0%), книг — 176 (4,8%), авторефератов диссертаций — 155 (3,1%), депонированных рукописей — 77 (1,6%), сборников материалов, тезисов, трудов конференций — 9 (0,3%) записей.

Работы, приводимые в Указателе, посвящены флоре и растительности различных типов водных объектов. Больше всего работ, посвящённых флоре и растительности озёр (670, или 13,4% записей), водохранилищ (460, 9,2%), рек и ручьёв (297, 6,0%), устьев, дельт, эстуариев (133, 2,7%), прудов и копаней (104, 2,1%) (рис. 2). Приводимый ниже график фактически подтверждает, что в связи со строительством водохранилищ и возросшим интересом к процессам сложения растительного покрова на этих искусственных водоёмах значительно возросло количество публикаций по их флоре и растительности. Однако стоит заметить, что в тот же период более или менее пропорционально возрастает и количество публикаций, посвящённых другим типам водных объектов, а количество работ, посвящённых растительному покрову озёр лишь в 50—60-е годы было меньше, чем работ по растительности водохранилищ.

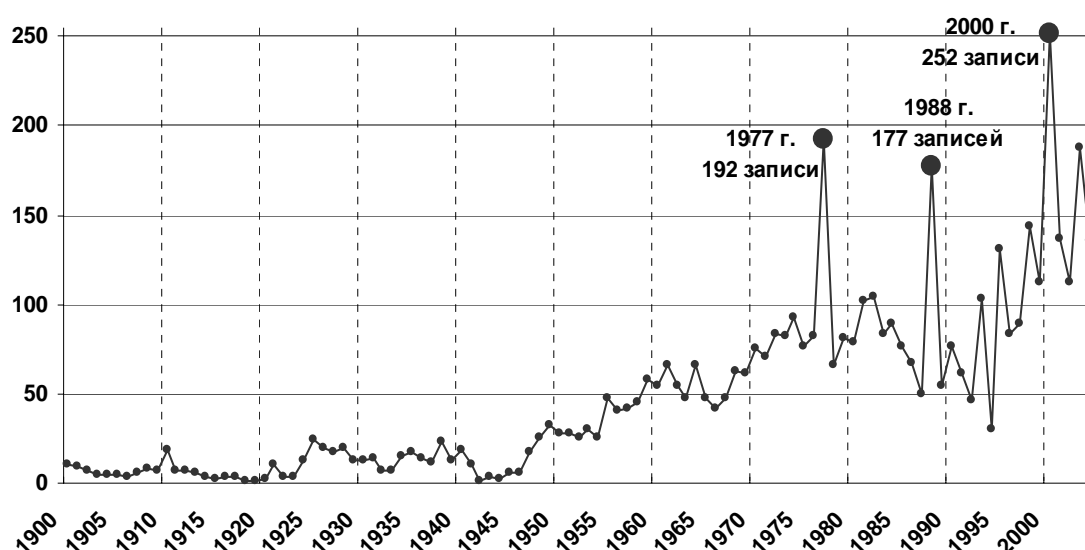


Рис. 1. Количество публикаций по годам
По оси ординат количество публикаций, по оси абсцисс — год.

Интересно также отметить всё возрастающий в последнее время интерес к растительности рек и ручьёв и, в то же время, отсутствие заметного интереса гидробиологов к растительному покрову таких казалось бы повсеместно встречающихся и удобных для изучения водоёмов, как пруды и копани. Из включённых в Указатель работ 2177 касаются водных макрофитов какого-либо конкретного региона. Больше всего работ посвящено флоре и растительности крупных территорий: Украины (174 публикации), России (171), Верхнего Поволжья (120). Много также работ, по водной флоре и растительности меньших административных подразделений. При этом наибольшее число работ посвящены макрофитам тех областей, где уже много лет работают коллективы гидробиологов: Ярославской (98 публикаций), Самарской (64), Московской (50) и Киевской (32) областей.

Для 1929 работ, отмеченных в Указателе, в качестве ключевых слов приведены названия таксонов водных и прибрежно-водных растений, относящихся к 113 родам из 56 семейств. Наибольшее количество работ касается видов *Trapa* (149 работ, или 3,0%), *Phragmites* (140; 2,8%), *Potamogeton* (122; 2,4%), а также *Typha* (96 работ), *Elodea* (72), *Zizania* (71), *Lemna* (67 работ).

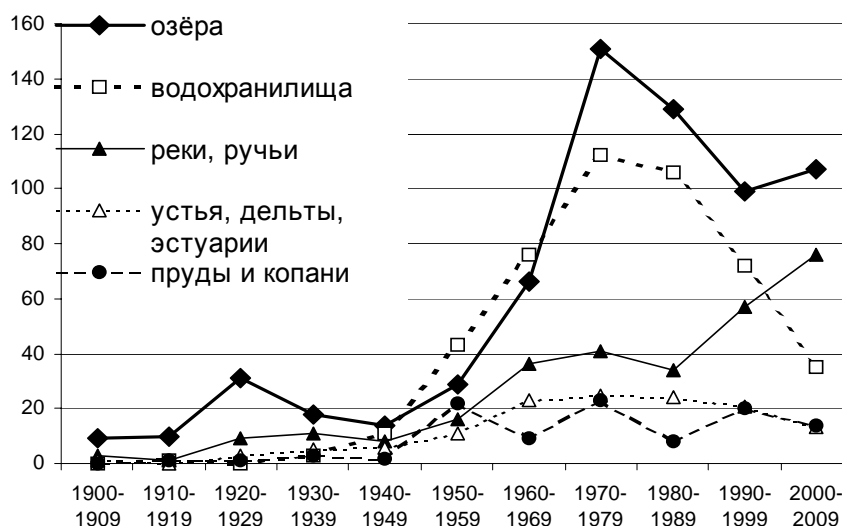


Рис. 2. Количество публикаций по типам водных объектов
По оси ординат количество публикаций, по оси абсцисс — годы.

В заключении статьи хотелось бы обратиться к коллегам, изучающим водные и прибрежно-водные макрофиты, с просьбой присылать списки своих работ для включения в дальнейшие издания Указателя: сведения о ваших работах дадут возможность включить их в информационное поле гидрботанических исследований. Автор будет признателен за все дополнения, замечания и пожелания, которые можно направить по адресу, указанному в начале статьи. Надеемся на вашу заинтересованность и сотрудничество.

Список литературы

- Аширова А. А. Растительность долины и дельты Аму-Дарьи и её хозяйственное использование: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент, 1965. 50 с.
- Буянова О. Ф. Ход зарастания Рыбинского водохранилища и его анофелогенность в первые годы его существования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1949.
- Вторая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тезисы докладов (Борок, 1988). Борок, 1988. 137 с.
- Высшие водные и прибрежно-водные растения: Тезисы докладов I Всесоюзной конференции (Борок, 7—9 сентября 1977 г.). Киев: Наукова думка, 1977. 79 с.
- Гидрботаника: Методология, методы. Материалы Школы по гидрботанике (Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. 188 с.
- Золотницкий Н. Ф. Водяные растения для аквариумов комнатных, садовых и оранжерейных: Руководство к уходу, воспитанию и размножению этих растений. М., 1887. 279 с.
- Кох В. К. Растительность малых рек Юго-Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1948.
- Кузьмичёв А. И., Краснова А. Н., Карасёва В. М. Высшие водные и прибрежно-водные растения СССР: Библиографический указатель отечественной литературы (1853—1989 гг.) / Науч. ред. к.б.н. А. И. Кузьмичёв. М., 1992. 208 с.
- Кузьмичёв А. И. Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Ретроспективный указатель научной литературы (1853—2001 гг.). Изд. 2-е, доп. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2002. 268 с.
- Первая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. (Борок, 1977). Борок, 1977. 159 с.
- Потанов А. А. Экология видов *Potamogeton* и их анофелогенное значение в озёрах лесной полосы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1948.
- Потанов А. А. Зарастание мелководий водохранилищ Европейской части Союза ССР гидрофитами, их хозяйственное использование и санитарно-эпидемиологическое значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1962. 28 с.
- V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000» (Борок, 10—13 окт. 2000 г.): Тезисы докладов. Борок, 2000. 253 с.
- Таубаев Т. Т. Флора и растительность водоёмов Средней Азии и их использование в народном хозяйстве: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент, 1966. 41 с.
- Федченко Б. А., Флёров А. Ф. Водяные растения Средней России: Иллюстрированный определитель водяных растений, дикорастущих в Средней России. М.: Изд-во автор., 1897. 64 с.
- Чистяков И. Д. Опыт сравнительно-анатомического исследования стебля некоторых *Lemnaceae*. М.: Волга, 1870. 11 с.
- Lepechin I. Typha Laxmannii // Nova Acta Acad. Sc. Petrop. 1801. XII. P. 335—336.

НОВЫЕ ДЛЯ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ АССОЦИАЦИИ И ФОРМАЦИИ ВОДНЫХ МАКРОФИТОВ НА ОЗЁРАХ ЧУВАШСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

О. В. Глушенков, Н. А. Лукичева

Чувашский государственный педагогический университет им. И. Я. Яковлева
428015 г. Чебоксары, ул. Пирогова, 25, корп. 3, каф. ботаники. E-mail: rektorat@chgpu.cap.ru

Гидрофильный компонент любой региональной флоры представляет сборное образование нескольких типологических структур, различающихся систематическими и эколого-ценотическими связями. Выявление флороценогеографических особенностей гидрофильной флоры территорий, состава и связей растительности и флоры в структуре растительного покрова вод и побережий на основе её синтаксономической дифференциации имеет важное значение для понимания эволюционных и других вопросов касающихся специфического компонента в структуре флоры.

Наша работа, направленная на изучение синтаксономической дифференциации флоры озёр старичного типа Нижнего Присурья и озёр надпойменных террас Чувашского Заволжья, позволила выделить несколько новых для Среднего Поволжья ассоциаций и формаций настоящей водной растительности. Выделение новых ассоциаций и формаций делается нами только на основе, так называемого, «синтаксономического такта» без проведения синтетического этапа классификационной процедуры, на основе сопоставления с ранее установленными синтаксонами Папченко (2001). Исследования проводились в полевые сезоны 2002, 2003 и 2004 гг. в Засурском полесском районе смешанных лесов и в Чувашском Заволжье входящем в состав Ветлужско-Кокшагского полесского физико-географического природного района (Ступишин, 1964). Обследовано 15 стариц и два озера междонного происхождения. Характеристика и ценоотическое описание приводились в наших предыдущих работах (Глушенков, Петрова, в печати).

На данном этапе в Засурском районе нами выделены две новых формации: формация рдеста плюснутого — *Potameta compressi* и формация рдеста волосовидного — *Potameta trichoides*.

Исследования в Нижнем Присурье показали, что большинство видов рдестов предпочитает расти обособленно, в виде моновидовых куртин, реже — поясов. Судя по тому, сколько выделено монотипических синтаксонов (22 формации), это явление обычное для водных растений Среднего Поволжья. Поэтому в условиях обеднённого видового состава водных макрофитов выделение моновидовых ассоциаций вполне естественно. На этой основе при выявлении в ряде озёр отдельно произрастающих куртин *Potamogeton compressus* L., мы и выделяем соответствующую ассоциацию *Potametum compressus*. Проективное покрытие вида в таких куртинах всегда незначительное — до 40%; другие виды гидрофитов присутствуют исключительно по соседству. В случае значительного ряского покрытия (озёра 7, 14) необходимо выделение ассоциации *Lemno-Potametum compressi*. Жизнестойкость *Potamogeton compressus*, способность пробивать вегетативную массу рдеста волосовидного *Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht. и элодеи канадской *Elodea canadensis* Michx. и сосуществовать с этими видами, приводит к формированию соответствующих ассоциаций в старицах — *Potametum compressi-trichoides*, *Potameto compressi-Elodeetum canadensis*.

Рдест волосовидный *Potamogeton trichoides*, входящий в состав формации узколистных рдестов оказался одним из наиболее распространённых рдестов в Присурье (найден в 12 из 15 описываемых озёр) и играет значительную роль в зарастании стариц. Поэтому мы выделяем его в отдельную формацию *Potametum trichoides*. Обилие *Potamogeton trichoides* в старицах Нижнего Присурья обуславливает появление новых ассоциаций на его основе. При этом он занимает нишу *Potamogeton pectinatus* L. — ассоциации *Potametum trichoides-lucensis*, *Potametum trichoides-compressi*, *Potameto trichoides-Nupharetum luteae*.

Выделение новых формаций на основе моновидовых ассоциаций автоматически приводит к выделению ассоциаций на основе свободноплавающих гидрофитов с содоминированием *Lemna minor*: *Lemno-Potametum trichoides*, *Lemno-Potametum compressi*. Их подвижность, зависящая от воли ветров и течений приводит к формированию одномоментных ассоциаций. Это следует из того, что все существующие в водоёме моновидовые ассоциации в один момент переходят в ассоциацию другого типа. На наш взгляд, выделение ассоциаций с *Lemno*- оправдано только при покрытии сплошным ковром *Spirodela polyrhiza* (L.) Schlecht. с *Lemna minor* L. и сопутствующими видами большей части акватории, когда их фитомасса в образуемой ассоциации становится значимой как, например, как в случае с выделением новой для Среднего Поволжья ассоциации *Lemno-Potametum praelongi*, которая отмечена на оз. Ковырлово при 80% покрытии акватории рясовыми. В описанном сообществе имело место 100% проективное покрытие *Spirodela polyrhiza* и *Lemna minor* и единичное присутствие *P. compressus*. Также легко на пяти старицах с проективным покрытием рясовых до 50% выделяется ассоциация *Lemno-Potametum natantis*.

В некоторых старицах на границах поясов зарастания наблюдаются смешанные сообщества 2-х конкурирующих видов, занимающих одну экологическую нишу: *Potameto praelongi-Nupharetum luteae* и *Potameto perfoliati-Nupharetum luteae*, *Stratioto-Trapetum natantis*, *Stratioto-Nupharetum luteae*, *Trapeto-Nupharetum luteae*. Такое же, вынужденное совместное произрастание, возникает на конечных фазах сплошного зарастания: *Ceratophyllo-Elodeetum canadensis*, *Elodeeta-Potametum compressi*, *Ceratophyllo-Potametum compressi*. Мы считаем, что для таких, вынужденных сообществ, назрела необходимость обозначения их специальным термином, например — псевдоассоциация.

Очень своеобразно, протекает процесс зарастания озёр Большое и Малое Лебединое в Чувашском Заволжье. Они отличаются от всех исследованных озёр Среднего Поволжья, во-первых, полным отсутствием ряски и водокраса лягушачьего; во-вторых, тем, что сообщества здесь формируют совершенно не характерные для озёр Среднего Поволжья типы.

Группу формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями — *Aquiherbosa genuine radicans foliis natantibus* — на озере Большое Лебединое представляет формация кувшинки северной — *Nymphaeeta borealis* (Папченков, 2003) с моновидовой ассоциацией *Nymphaeetum borealis* с проективным покрытием от 6 до 15%, очень редко до 45% (отсюда низкая продуктивность — 0,112 кг/м², в максимальном случае 0,60 кг/м²); и поливидовой — *Potameto nantatis-Nymphaeetum borealis*, где оба вида имеют низкое проективное покрытие: кувшинка — от 1 до 15%, рдест — от 1 до 20%. Показатель фитомассы этой ассоциации равен 0,03—0,45 кг/м².

Группа формаций низкотравных гелофитов — *Aquiherbosa helophyta humilis* — представлена на озере Большое Лебединое формацией камыша укореняющегося — *Scirpeta radicans*, ассоциацией *Nymphaeto-Scirpetum radicans*, формируя на озере сплошной камышовый пояс. Среднее проективное покрытие — 23,25%, биомасса — 0,977 кг/м². Камыш укореняющийся *Scirpus radicans* L. имеет проективное покрытие до 30%, и показатель биомассы — 0,822 кг/м², а кувшинка северная — до 12%, и 0,125 кг/м². В переходном осоково-камышовом поясе, по границам ассоциации происходит вторжение осоки вздутой *Carex rostrata* Stokes, реже — осоки пузырчатой *Carex vesicaria* L. (до 10%, очень редко до 30%), средний показатель биомассы и той, и другой — 0,301 кг/м². Участие камыша укореняющегося падает до 20%, с показателем биомассы — 0,619 кг/м². На оз. Малом Лебедином камыш укореняющийся представлен всего тремя небольшими куртинами в виде ассоциации *Nymphaeto-Scirpetum radicans* с тем же проективным покрытием, что и на оз. Большом Лебедином.

Среди гидрогелофитной растительности — *Aquiherbosa hygrophelophyta* — на озере Большое Лебединое доминирует формация осоки вздутой — *Cariceta rostratae* занимающая на озере площадь около 10 га, с преобладанием моновидовой ассоциации — *Caricetum rostratae*, при среднем проективном покрытии — 19,75%, максимально — до 35%. Единично могут присутствовать сabelник болотный *Comarum palustre* L., пузырчатка малая *Utricularia minor* L., осока волосистоплодная *Carex lasiocarpa* Ehrh. Продуктивность осоки вздутой в среднем составляет 0,735 кг/м². Второй по значимости в этой формации является ассоциация *Caricetum rostratae heteroherbosa* имеющая на озере общее проективное покрытие до 70%. У доминанта этот показатель равен 12—25%. Кроме него в разных комбинациях присутствуют *Carex lasiocarpa* — от 2 до 15%, *Utricularia minor* — от 5 до 30%, *Scirpus radicans* и *Nymphaea × borealis* E. Camus — до 3—10%, *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth — до 5%, *Carex vesicaria* — до 3%, единично — *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachion* L., *Juncus effusus* L., *Juncus conglomeratus* L.

На озере Малое Лебединое при сплавином типе зарастания по всей границе сплавины сформировалась формация осоки вздутой — *Cariceta rostratae*, с преобладанием ассоциации *Caricetum rostratae heteroherbosa* имеющей на озере общее проективное покрытие до 90%. У доминанта этот показатель равен 25—40%. Кроме него в разных комбинациях присутствуют *Carex lasiocarpa* — от 2 до 15%, *Utricularia minor* с *Utricularia intermedia* Hayne — от 5 до 30%, *Calamagrostis canescens* — до 15%, *Carex vesicaria* — до 10%, единично — *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachion*, *Nymphaea × borealis*.

Мы считаем возможным при значительном участии *Utricularia minor* (до 30%) в прибрежной мелководной зоне выделение ассоциации *Utriculario-Caricetum rostratae*, где кроме видов содоминантов единичен *Comarum palustre*, местами — *Carex lasiocarpa* с *Utricularia intermedia* — до 2%.

На оз. Большом Лебедином свободно можно выделить формацию осоки волосистоплодной *Cariceta lasiocarpae*, занимающей в прибрежной полосе формирующегося сфагнового болота около 4 га, с ассоциацией *Utriculario-Caricetum lasiocarpae*. Проективное покрытие осоки в ней составляет в среднем 25%, биомасса — 0,555 кг/м²; пузырчатки малой — около 30%, биомасса — 0,222 кг/м². Кроме них в ассоциации встречаются *Comarum palustre* и *Calamagrostis canescens* — до 2%, *Utricularia intermedia*, *Eriophorum polystachyon*, *Juncus effusus*, *Juncus conglomeratus* — до 1%.

Подобную картину следует ожидать и на других соседних озёрах Чувашского Заволжья, что следует, например, из списка видов произрастающих на озере Изъяр (Гафурова, 2001).

Список литературы

- Гафурова М. М. К изучению флоры и растительности памятника природы «Озеро Изъяр» // Экологический вестник Чувашской Республики. Чебоксары, 2001. Вып. 26. С. 72—75.
- Глушенков О. В., Петрова Е. А. Флора и ценоотическая характеристика некоторых пойменных озёр Нижнего Присурья // Научн. тр. гос. природ. зап-ка «Присурский». Том 11. (в печати).
- Глушенков О. В., Петрова Е. А. Запасы макрофитов стариц северо-западной оконечности охранной зоны заповедника «Присурский» // Науч. тр. гос. природ. зап-ка «Присурский». Том 11. (в печати)

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артёмов В. И. Флора водоёмов Волжского бассейна. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 220 с.

Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 2001. 200 с.

Папченков В. Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидробиотика: методология, методы. Рыбинск, 2003. С. 82—91.

Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / Под ред. А. В. Ступишина. Казань, 1964. 197 с.

СИНТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ГИДРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ И ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ПРОФИЛИ ОЗЕРА БОЛЬШОЕ ЛЕБЕДИНОЕ

О. В. Глушенков, Н. А. Лукичева

Чувашский государственный педагогический университет им. И. Я. Яковлева
428015 г. Чебоксары, ул. Пирогова, д. 25, корп. 3, каф. ботаники. E-mail: rectorat@ghpu.cap.ru

Формирование котловин озёр Большое и Малое Лебединое обязано своим происхождением дефляции. Котловины выдувания образовались на аллювии третьей надпойменной террасы Волги и представлены отложениями песка с прослоями гравия и супеси в подошве. Таким образом, только два этих озера в Республике имеют междунное происхождение (Ильин и др., 2001). В настоящее время озёра Большое и Малое Лебединое находятся в дистрофной стадии своего развития. На данном этапе идёт интенсивный процесс зарастания озёр и превращение их в болото. В рамках мониторинга ООПТ ЧР в июле 2004 г., нами исследована гидрофильная растительность обоих озёр. Проведена её синтаксономическая дифференциация согласно доминантно-детерминантной классификации В. Г. Папченкова (2001, 2003а).

В процессе зарастания озера Большое Лебединое участвуют малохарактерные для Среднего Поволжья виды водных растений, формирующие очень своеобразные сообщества, в большинстве своём не имеющие аналогов в исследованных озёрах региона. В группу формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями — *Aquihersa genuina radicans foliis natantibus* на озере Большое Лебединое нами были выделены следующие формации, занимающие всю центральную глубоководную часть озера.

1. Формация кувшинки северной (Папченков, 2003в) — *Nymphaeeta borealis*, представленной следующими ассоциациями: моновидовой — *Nymphaetum borealis* и поливидовой — *Potamogeton natantis-Nymphaetum borealis*,

2. Формация кувшинки чисто-белой — *Nymphaeeta candidae*, которая представлена на оз. Большом Лебедином моновидовой ассоциацией — *Nymphaetum candidae*.

3. Формация кубышки жёлтой — *Nupharetum luteae*, представлена моновидовой ассоциацией *Nupharetum luteae*, занимающей на озере незначительную площадь 800 м², и ассоциацией *Nymphaeto-Nupharetum luteae* с вариантом доминирования кувшинки северной (10—30% при 5% кубышки), занимающей основные площади глубоководной центральной акватории.

Группа формаций высокотравных гелофитов — *Aquihersa helophyta procera* — слабо выражена на Большом Лебедином. Формации этой группы — *Typheta latifoliae* и *Scirpeta lacustris* представлены ассоциациями *Nymphaeto-Typhetum latifoliae* и *Scirpetum lacustris*, занимающими незначительные площади — 0,035 га (первая) и 0,006 га (вторая), так что ни о каких поясах высокотравных гелофитов говорить не приходится. Группа формаций низкотравных гелофитов — *Aquihersa helophyta humilis* — представлена на оз. Большое Лебединое нехарактерной для Среднего Поволжья формацией камыша укореняющегося — *Scirpeta radicans*, ассоциацией *Nymphaeto-Scirpetum radicans*, формирующей на озере сплошной камышовый пояс.

Гигрогеловитная растительность — *Aquihersa hygrophilophyta* — на озере Большое Лебединое представлена:

1. Формацией осоки вздутой — *Cariceta rostratae*, занимающей на озере площадь около 10 га, с преобладанием моновидовой ассоциации *Caricetum rostratae*. Второй по значимости в этой формации является ассоциация *Caricetum rostratae heterohersa*.

2. Формацией осоки волосистоплодной — *Cariceta lasiocarpa*, занимающей в прибрежной полосе формирующегося сфагнового болота около 4 га, с ассоциацией *Utriculario-Caricetum lasiocarpa* на основе пузырчатки малой *Utricularia minor* L.

3. Формацией осоки пузырчатой — *Cariceta vesicariae*, представленной ассоциацией *Caricetum vesicariae heterohersa*, занимающей на озере 1,7 га.

Обращает на себя внимание полное отсутствие группы формаций гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды — *Aquiherbosa genuina natans*, особенно формаций водокраса лягушачьего *Hydrocharis morsus-ranae* L., ряски малой *Lemna minor* L. и многокоренника *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., столь обычных для всех озёр Среднего Поволжья (Папченков, 2001). Возможно, это каким-то образом связано с наличием в озёрах многометровой толщи сапропелевых отложений, влияющих на химический состав воды (Ильин и др., 2001). Распределение видов по акватории озера хорошо видно по профилям изображённым на рис. 1—4, от левого берега по азимутам на:

30 градусов: *Carex lasiocarpa*—*Scirpus radicans* → *Scirpus radicans*—*Scirpus lacustris* → *Carex rostrata* → *Typha latifolia*—*Nymphaea*×*borealis* → *Carex rostrata* → *Nymphaea*×*borealis* → *Scirpus lacustris* → *Carex vesicaria*—*Potamogeton natans* → *Typha latifolia*—*Potamogeton natans* → *Potamogeton natans* → *Scirpus radicans* → *Carex vesicaria*—*Carex rostrata* → *Comarum palustre*.

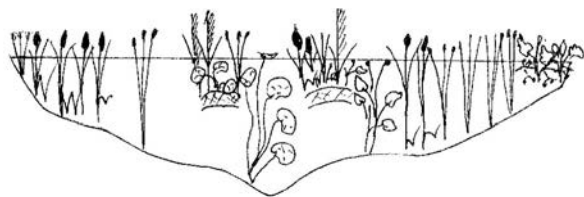


Рис. 1. Профиль на 30°

1 — камыш укореняющийся; 2 — осока волосистоплодная; 3 — осока вздутая; 4 — рогоз широколистный; 5 — кувшинка чисто-белая; 6 — рдест плавающий; 7 — сабельник болотный; 8 — осока пузырчатая; 9 — камыш озёрный; 10 — пузырчатка малая.

60 градусов: *Carex vesicaria*—*Scirpus radicans* → *Scirpus radicans* → *Nymphaea*×*borealis*—*Nuphar lutea* → *Nymphaea*×*borealis*—*Typha latifolia* → *Carex rostrata*—*Scirpus lacustris* → *Scirpus lacustris* → *Carex rostrata* → *Scirpus radicans*—*Nymphaea*×*borealis* → *Scirpus lacustris*—*Scirpus radicans* → *Carex rostrata*—*Scirpus radicans*.

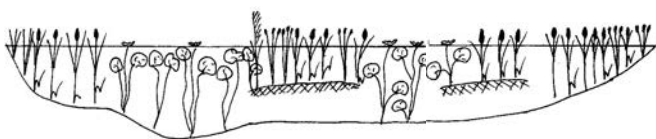


Рис. 2. Профиль на 60°

1 — кубышка жёлтая.

130 градусов: *Calamagrostis canescens*—*Scirpus lacustris* → *Carex rostrata*—*Carex vesicaria* → *Scirpus radicans* — *Carex rostrata* → *Carex rostrata* → *Scirpus lacustris* → *Nymphaea*×*borealis*—*Scirpus radicans* → *Carex vesicaria* → *Nymphaea*×*borealis* → *Carex vesicaria*—*Calamagrostis canescens* → *Carex rostrata* → *Scirpus radicans* → *Calamagrostis canescens*—*Carex rostrata* → *Carex lasiocarpa*—*Scirpus radicans* → *Scirpus radicans*—*Scirpus lacustris*.

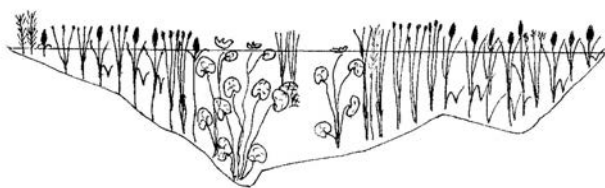


Рис. 3. Профиль на 130°

1 — вейник сероватый.

150 градусов: *Carex rostrata* → *Scirpus radicans*—*Carex vesicaria* → *Carex rostrata*—*Scirpus radicans* → *Nymphaea*×*borealis*—*Potamogeton natans* → *Potamogeton natans*—*Nymphaea*×*borealis* → *Nymphaea*×*borealis* → *Scirpus radicans* → *Nymphaea*×*borealis* → *Scirpus radicans*—*Carex rostrata* → *Carex vesicaria* → *Carex rostrata*—*Carex lasiocarpa*.

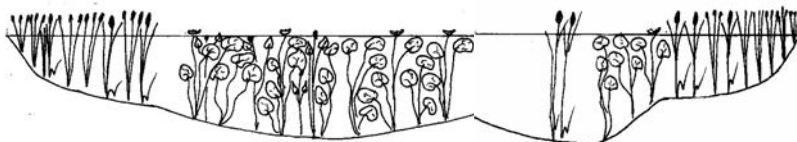


Рис. 4. Профиль на 150°

Список литературы

Ильин В. Ю., Караганова Н. Г., Кириллова А. А. Эволюция озёр Большое и Малое Лебединое // Проблемы геологии, географии и экологии Чувашской республики. Чебоксары, 2001. С. 133—146.

Куданова З. М. Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары: Чувашское книжное изд-во, 1965. 346 с.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артёмов В. И. Флора водоёмов Волжского бассейна. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 220 с.

Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 2001. 200 с.

Папченков В. Г. Доминантно-детерминантная классификация водной растительности // Гидробиотика: методология, методы. Рыбинск, 2003а. С. 126—131.

Папченков В. Г. Картирование растительности водоёмов и водотоков // Гидробиотика: методология, методы. Рыбинск, 2003б. С. 132—136.

Папченков В. Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидробиотика: методология, методы. Рыбинск, 2003в. С. 82—91.

КЛАССИФИКАЦИЯ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В. В. Громов

Азовский филиал Мурманского морского биологического института КНЦ РАН

Отдел морских и экосистемных исследований Южного научного центра РАН

344006 г. Ростов-на-Дону, просп. Чехова, 41

Известно, что водная растительность имеет свою специфику, по сравнению с наземной. В тоже время у них имеются и общие черты. К настоящему времени классификация растительности вообще, в том числе и водной, имеет достаточно солидное освещение (Лавренко, 1964; Александрова, 1969; Петров, 1969; Корелякова 1982; Калугина-Гутник, 1975; Шеляг-Сосонко, Дубына, 1984; и др.). Подробный анализ классификации растительности по десятилетиям приводится в монографии Х. П. Блюменталь (1978). В основу её у большинства авторов, положен эколого-ценотический принцип, при котором в качестве основных синтаксонов приняты: тип водной растительности, класс формаций, группа формаций, формация и ассоциация. Категория «ассоциация» принимается как основная таксономическая единица низшего ранга и выделяется по общности доминирующих видов и общему флористическому составу, а также особенностям экологии. Формации выделяются по главному доминанту сообществ и т.д.

Известно, что классификационные схемы необходимы, т.к. позволяют в краткой форме представить себе особенности растительного покрова на определённом участке, его структуру и распределение, тенденции развития. Прежде всего целесообразно подразделить растительность на наземную и водную. А классификацию водной растительности рассматривать, учитывая специфику её состава, строения, условий обитания и развития. Из большого разнообразия классификационных схем водной растительности на наш взгляд наиболее удобной и совпадающим с нашим видением оказалась классификация, предложенная А. А. Калугиной-Гутник (1975). В её схему нами внесены некоторые изменения и она дополнена 8 новыми типами водной растительности, отражающими специфику гидробиотического материала, полученного при изучении донной и прибрежно-водной растительности Чёрного, Азовского и Каспийского морей.

Водную и прибрежно-водную растительность предлагается группировать в 10 типов, учитывая не только морфо-репродуктивные свойства, но и экологию их обитания, включая характер грунтов и солёность, особенности их прикрепления к субстрату:

1. Тип растительности — *Thalassophycion*, объединяющий сообщества морских водорослей, обитающих на твёрдом естественном субстрате.

2. Тип растительности — *Thalassorhoion*, объединяющий сообщества морских трав на мягком естественном субстрате.

3. Тип растительности — *Limnophycion*, объединяющий сообщества пресноводных водорослей на твёрдом естественном субстрате.

4. Тип растительности — *Limnorhoion*, объединяющий сообщества пресноводных трав на мягком естественном субстрате.

5. Тип растительности — *Thalassoperiphytonophycion* — перифитонная растительность, т.е. морская перифитонная растительность, (морские водоросли), развивающаяся на предметах, внесённых в воду человеком.

6. Тип растительности — *Limnoperiphytonophycion* — сообщества пресноводных водорослей, обитающих на предметах, внесённых в воду человеком.

7. Тип растительности — *Talassoaquaculturophytion* — сообщества морских водорослей, культивируемых человеком.

8. Тип растительности — *Limnoaquaculturophytion* — сообщества пресноводных водорослей, культивируемых человеком.

9. Тип растительности — *Thalassoplanctophyton* — сообщества морских планктонных водорослей.

10. Тип растительности — *Limnoplanctophyton* — сообщества пресноводных планктонных водорослей.

Все перечисленные типы водных сообществ отмечены при проведении гидробиотанических исследований в акваториях морей понто-каспийского региона. Перифитонная растительность принимается в понимании А. Бенинга, первым предложившим этот термин для обозначения обрастающих водорослями предметов, внесённых в воду человеком (1924). Перифитонные поверхности в настоящее время приобрели значимость, не только региональную, но глобальную. О. Г. Резниченко (1978), отмечает, что площадь антропогенных поверхностей (имеется в виду только морская водная среда) превышает 5000 кв.км, причём она постоянно увеличивается за счёт подводного строительства и появления новых кораблей, днища которых обрастают водорослями.

В дополнительную категорию предлагается включить рудеральную морскую перифитонную растительность, в огромном количестве, появляющуюся на морском мусоре т.е. на огромной площади поверхностей пластиковых бутылок и полиэтиленовых плёнок, выброшенных в море; а также сообщества «погон», водорослей, обрастающих льдины с нижней стороны касающихся морской воды. Эти сообщества, образованные планктонными водорослями, также имеют свою специфику и значительное распространение в холодных водах океанов: в арктической и антарктической зонах. Предлагаемая классификация не исключает каких-то дополнений или изменений, отражающих особенности тех или иных водных растительных сообществ.

Далее, в каждом типе растительности выделяются классы формаций по особенностям субстрата, на котором они развиваются. Например, тип растительности *Thalassophyton* объединяет классы формаций *Thalassophyton sclerochthonophyceae*, т.е. сообщества морских водорослей, обитающих на твёрдом субстрате и класс формаций *Thalassophyton malacochthonophyton*, т.е. сообщества морских водорослей на мягком субстрате (сообщества харовых водорослей). Затем класс формаций подразделяется на группы формаций по принципу типа водорослей, например, формация зелёных водорослей (*Chlorophyta*), формация красных водорослей (*Rhodophyta*) и т.д. Далее группа формаций подразделяется на формации, выделяемые по родовому признаку. Например, формация зелёных водорослей объединяет сообщества зелёных водорослей рода кладофора (*Cladophoreta*), ульвы (*Ulveta*) и т.д. Формации, в свою очередь, объединяют низшие таксономические ранги водной растительности-ассоциации водорослей; которые выделяются по доминирующим видам в ярусах растительности, например, ассоциация *Cystoseiretum cladostephosum*, обозначает, что в первом ярусе доминирующим видом является бурая водоросль *Cystoseira crinita*, а во втором бурая водоросль *Cladostephus verticillatus*. Примерно таким же образом формируется классификация и прибрежно-водной растительности: например, ассоциация *Phragmitetum scirposum* (т.е. ассоциация тростниково-камышовая). Поскольку водные растительные сообщества чаще являются олигодоминантными, либо монодоминантными, то отечественная школа классификации водных фитоценозов является более предпочтительной, нежели классификация по принципам школы Braun-Blanquet, так как она сразу даёт представление о характере исследуемого растительного покрова, его строении и распределении. Классификацию можно представить группируя таксоны классификации от низшего таксономического ранга — ассоциации, к высшим категориям классификации — к типу растительности.

АНАЛИЗ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

И. Ю. Губарева¹, Я. В. Парфёнова², О. Н. Ковалёва¹

¹ Российский государственный университет им. И. Канта, ф-т биоэкологии, каф. ботаники и экологии растений
236040 г. Калининград, ул. Университетская, 2. E-mail gubareva@albertina.ru

² Калининградский государственный технический университет

Калининградская область (Клн. обл.) занимает площадь 15,13 тыс. км². С северо-запада её омывают воды Балтийского моря и близкие к нему акватории Куршского и Вислинского заливов. Их площадь на территории области составляет соответственно 1,3 и 0,471 тыс. км². Общее количество рек превышает четыре с половиной тысячи. В целом их протяжённость — более 12 тыс. км.

Все реки принадлежат бассейнам Немана и Преголи. К крупным рекам относится только Неман (на территории Клн. обл. его протяжённость составляет 107 км). Остальные реки относятся к группам средних и малых (Маркова, 1999). Дельта Немана, южное и юго-восточное побережье Куршского залива располагаются на достаточно низких частях рельефа. В связи с этим, в данных районах области издавна была создана система многочисленных каналов, регулирующих уровень вод, а также используемых с целью судоходства. К крупным каналам относятся Западный, Полесский, Головкинский, Приморский, Немонинский и другие. На юге области располагается Мазурский канал (более 50 км), который был создан ещё в 1776 г.

Для Клн. обл., относящейся к северо-западному озёрному району, характерно наличие озёр, образовавшихся в районах аккумулятивной деятельности последнего оледенения. Самое крупное из них — оз. Виштынецкое. Оно расположено на юго-востоке области. Площадь его водной поверхности составляет 16,6 км². В 1994 г. оно вошло в состав Виштынецкого комплексного заказника (Губарева, 2002). Система водоснабжения г. Калининграда связана не только с рекой Преголей, но и с созданными несколько столетий назад многочисленными «питьевыми» озёрами и прудами. Они окружают город, а также располагаются непосредственно на его территории. По своей величине это небольшие водоёмы, однако, охранная зона вокруг них регламентирует доступ людей и выполняет роль создания своеобразных заповедных пространств. Поэтому в прибрежной части и в самих озёрах встречается много редких видов водных растений. Кроме моря, заливов, рек и озёр в области, как и везде, имеются многочисленные мелкие водоёмы, такие как карьеры, котлованы стройплощадок, пруды на приусадебных участках, придорожные канавы, лужи. Как правило, в них встречаются достаточно специфичные гидро- и гигрофиты. Таким образом, все перечисленные водоёмы и водотоки дают представление о том, что в Клн. обл. их разнообразие достаточно велико. В связи с этим можно говорить и о разнообразии флоры как самих водоёмов, так и их прибрежных территорий.

Поскольку Клн. обл. расположена на части бывшей Восточной Пруссии, история её флористических исследований неразрывно связана как с работами немецких ботаников (Abromeit et al., 1889—1940, Steffen, 1931), так и русских исследователей послевоенного периода (Губарева и др., 1999; Победимова, 1955). Однако, необходимо отметить, что большинство работ посвящено наземным видам растений и их растительным сообществам. Флора и растительность водных и прибрежно-водных ценозов пока изучена недостаточно. Начиная с 90-х годов прошлого столетия нами проводятся планомерные работы по обследованию различных водоёмов области. За этот период были опубликованы некоторые материалы, характеризующие как видовой состав гидро- и гигрофитов, так и растительность отдельных водоёмов (Белов и др., 2002; Губарева, 1994а, 1994б, 1996, 2001а, 2001б, 2002, 2003; Губарева и др., 2000; Соколов, Голуб, 1996). Кроме того, составлены списки гидро- и гигрофитов разных типов водоёмов Клн. обл. с учётом литературных данных XIX—XX века и материалов собственных исследований.

В настоящее время в Клн. обл. отмечается произрастание 1436 видов высших сосудистых растений (Губарева и др., 1999). Согласно нашим исследованиям водные и прибрежно-водные растения представлены 396 видами из 180 родов и 61 семейства. Из них споровые составляют 10 видов из 4 родов и 4 семейств; однодольные — 151, 51, 16; двудольные — 235, 125 и 41, соответственно.

Так как мнения разных авторов на классификацию водных растений пока не однозначны, мы посчитали целесообразным использовать в своей работе наиболее приемлемую из них, основывающуюся на экологобиоморфологических принципах (Папченко, 1985). С учётом этой классификации к I типу — «гидрофиты, или настоящие водные растения» относятся 62 вида (гидатофиты — 43 и плейстофиты — 19). Ко II типу — «гелофиты, или воздушно-водные растения» относятся 39 растений (высокотравные — 16, низкотравные — 23, приземные — 8), а III тип — «околоводные растения, или гигрофиты» представлены 235 видами.

Следует отметить, что третий, самый многочисленный тип, составляют как обычные околоводные растения: *Veronica longifolia* L., *Agrostis gigantea* Roth., *Geranium palustre* L., *Lythrum salicaria* L., *Thalictrum aquilegifolium* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., так и «случайные» виды устойчиво встречающиеся во многих или особых сообществах. Во-первых, это многочисленные сорные растения. Они достаточно конкурентоспособны и широко адаптированы к разнообразным экологическим условиям (*Persicaria maculata* (Rafin.) A. et D. Löve, *Impatiens parviflora* DC., *Saponaria officinalis* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *Ranunculus repens* L., *Urtica dioica* L. и др). Во-вторых — это некоторые лесные виды, часто встречающиеся по берегам и на отменях небольших лесных рек, вдоль краев дренажных канав и луж (*Chrysosplenium alternifolium* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Equisetum telmateia* Ehrh., *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Lunaria rediviva* L.). Необычную «приморскую» группу составляют псаммофитные растения. Основное место обитания

таких растений — донные сообщества, однако их (иногда в очень больших количествах) можно встретить в зоне периодически затопляемой морскими водами. Примерами могут служить заводи и бухты заливов и морское побережье в районе разработки янтаря (Губарева, 1994а, 1994б). Среди них можно отметить *Cakile baltica* Jord. ex Pobed., *Lathyrus maritimus* Bigel., *Anthyllis maritima* Schweigg., *Honckenia peploides* (L.) Ehrh., *Ammophila arenaria* (L.) Link, *Calamagrostis meinshausenii* (Tzvel.) Viljasoo, × *Calammophila baltica* (Flugge ex Schrad.) Brand и др.

Ещё одна группа водных и околотоводных растений — «болотные». Сюда мы отнесли представителей водоёмов верховых болот, например виды родов *Utricularia*, *Drosera*. Поскольку здесь мы воздержались от включения «случайных видов», а взяли исключительно гидро- и гелофиты, их число не велико. Последняя группа «болотно-луговые» представлена видами, предпочитающими низинные луга и окраины низинных болот. Это *Thelypteris palustris* Schott, *Galium uliginosum* L., *Comarum palustre* L., *Lysimachia nummularia* L., *Veronica scutellata* L., *Ranunculus lingua* L. и др. Всего было выявлено 73 «случайных» вида, которые одинаково хорошо растут как по берегам разных водоёмов, так и в других фитоценозах.

Непосредственно в водоёмах и околотоводных территориях было обнаружено произрастание девяти адвентивных видов из которых *Elodea canadensis* Michx., *Impatiens parviflora* DC., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray и *Helianthus tuberosus* L. можно считать инвазионными (Губарева и др., 1995). Кроме того, замечено, что одним из способов их миграции является распространение диаспор водными путями. В настоящее время в водоёмах области не обнаруженными считаются 34 растения. Их произрастание известно только по довоенным литературным источникам (Abromeit et al., 1889—1940; Steffen, 1931). К редким и охраняемым водным и прибрежно-водным растениям Кал. обл. относятся — 83 вида (Соколов, 2003). Таким образом, впервые за послевоенный период получены данные о видовом составе водных и прибрежно-водных растений водоёмов Кал. обл., а также намечены пути их дальнейшего исследования.

Список литературы

- Белова О. В., Парфёнова Я. В., Донич И. А. Адвентивные водные и прибрежноводные растения Калининградской области // Некоторые проблемы прикладной гидробиологии в творчестве молодых. Сб. студ. науч. работ. Калининград: КГТУ, 2002. С. 52—57.
- Губарева И. Ю. Характер зарастания и видовое разнообразие флоры пляжевой зоны Вислинского залива в пределах территории заказника Вислинская коса // V Молодёжная конф. ботаников в Санкт-Петербурге, 24—26 мая 1994 г. Тр. Бот. ин-та РАН. СПб., 1994а. С. 13—15.
- Губарева И. Ю. Флора Вислинской косы: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1994б. 180 с.
- Губарева И. Ю. Некоторые итоги флористических исследований литоральной зоны Куршской косы // XXVII науч. конф. Калининградского гос. ун-та: Тез. докл., часть 1. Калининград, 1996. С. 47.
- Губарева И. Ю. Конспект семейства *Juncaceae* Juss. — Ситниковые Калининградской области // Гидробиология на рубеже веков тысячелетий: Сб. научн. трудов. Калининград, КГТУ, 2001 г. 2001а. С. 197—206.
- Губарева И. Ю. Конспект семейств *Syperaceae* Juss. — Осоковые и *Juncaceae* Juss. — Ситниковые Куршской косы (Калининградская область) // Актуальные проблемы сельского хозяйства: Сб. научн. трудов. Калининград, КГТУ, 2001 г. 2001б. С. 215—226.
- Губарева И. Ю. Конспект семейства — *Poaceae* Barnh. — Мятликовые (Злаки) Куршской косы // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия. Национальный парк Куршская коса. М.: НИИ «Природа», 2003. С. 69—82.
- Губарева И. Ю. Водные макрофиты // Водоёмы Калининградской области. Оценка экологического состояния. Калининград: Проект TACIS ENVRUS 9803. Экологический мониторинг и управление водными ресурсами Калининградской области, 2002. С. 9—10, 36—41.
- Губарева И. Ю., Белова О. В., Калашикова О. В. Инвазионные виды флоры Калининградской области // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: Тез. докл. междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23—28 мая 2005г.). М.—СПб.: Тов. науч. изданий КМК, 2005. С. 23—24.
- Губарева И. Ю., Дедков В. П., Напреенко М. Г., Петрова Н. Г., Соколов А. А. Конспект сосудистых растений Калининградской области: Справочное пособие / Калинингр. ун-т; под ред. В. П. Дедкова. Калининград, 1999. 107 с.
- Губарева И. Ю., Филатова И. А., Тоотс М. А. Гидрофиты Калининградской области // Матер. Междунар. науч.-техн. конф., посвящ. 70-летию основания Калининградского технич. госун-та (17—19 октября 2000 г.). Ч. 1. Секция «Прикладная гидробиология». Калинингр. тех. ун-т. Калининград, 2000. С. 72—73.
- Маркова Л. Л. Реки / Калининградская область: Очерки природы. Калининград: Янтар. сказ, 1999. С. 69—83.
- Папченков В. Г. О классификации макрофитов и водной растительности // Экология. 1985. № 1. С. 8—13.
- Победимова Е. Г. Состав флоры Калининградской области и её распространение и хозяйственное значение // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1955. Сер. 3. Вып. 10. С. 225—329.

Соколов А. А. Конспект редких сосудистых растений Калининградской области // Уч. зап. Русского географического общ-ва (Калининградское отделение). Калининград: КГУ, РГО, 2003. 116 с.

Соколов Д. Д., Голуб В. Б. Флористические находки в Калининградской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 124—126.

Abromeit J., Neuhoﬀ W., Steffen H., Jentzsch A., Vogel G. Flora von Ost- und Westpreussen. Bd. 1—3. Berlin. 1889—1940. 1246 s.

Steffen H. Vegetation von Ostpreussen. Jena. 1931. 327 s.

ВОДНЫЕ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ В КРАСНОЙ КНИГЕ АЛТАЙСКОГО КРАЯ

Д. А. Дурникин

Алтайский государственный университет, Южно-Сибирский ботанический сад
Алтайский край, г. Барнаул, просп. Ленина, д. 61. E-mail: durnikin@bio.asu.ru

Охрана природной среды обитания (и биологического разнообразия) ныне возможна в самых различных формах. Наиболее эффективна она в том случае, когда природная среда охраняется в постоянно расширяющейся сети охраняемых природных территорий. Но охрана биологического разнообразия немыслима также без индивидуальных форм охраны отдельных видов растений, грибов и животных. Эта форма охраны в нашей стране развивается уже длительное время, прежде всего как система охраны видов, включённых в государственную, республиканские и региональные Красные книги (различные по правовому статусу и оформлению).

В 1988 г. вышел в свет первый том Красной книги Алтайского края — «Растения», включающий 144 вида растений. Из них к водным и прибрежно-водным относились 6 видов: *Salvinia natans* (L.) All. (статус 3б — редкий вид), *Trapa natans* L. s.l. (статус 2в — уязвимый вид), *Nymphaea candida* J. Presl. (статус 3б — редкий вид), *N. tetragona* Georgi (статус 2в — уязвимый вид), *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl. (статус 1 — исчезающие), *Calla palustris* L. (статус 3б — редкий вид) (Красная книга..., 1988).

В настоящее время Красная книга Алтайского края готовится к переизданию. Список водных и прибрежно-водных, помимо вышеуказанных, пополнился ещё несколькими видами: *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Menyanthes trifoliata* L., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *Caulinia flexilis* Willd., *Marsilea strigosa* Willd. Ниже приводим лимитирующие факторы, статус и меры охраны для каждого из видов.

Nuphar pumila (Timm) DC. Лимитирующие факторы. Осушение водоёмов и их загрязнение, сбор корневищ для лекарственных целей, истребление во время цветения. Статус. 3б. Редкий вид. Меры охраны. Необходима организация охраны в местах произрастания для исключения в их пределах загрязнения водоёмов. Установить контроль за состоянием популяций.

Menyanthes trifoliata L. Лимитирующие факторы. Уничтожение естественных местообитаний в результате хозяйственной деятельности человека, осушения водоёмов и их загрязнения, а т.ж. выпаса скота в прибрежной зоне. Статус. 3б. Редкий вид с широким ареалом. Меры охраны. Необходима организация охраны в местах произрастания для исключения в их пределах загрязнения водоёмов, выпаса скота.

Caulinia minor (All.) Coss. et Germ. Лимитирующие факторы. Вид исчезает из-за нарушений мест обитания в результате хозяйственной деятельности человека. Статус. 2в. Уязвимый вид.

Меры охраны. Необходима организация охраны в местах произрастания для исключения в их пределах загрязнения водоёмов, изменения гидрологического режима, выпаса скота, включение местообитаний вида в создающуюся по краю систему особоохраняемых территорий (ООПТ).

Caulinia flexilis Willd. Лимитирующие факторы. Нарушение гидрологического режима водоёмов в результате хозяйственной деятельности человека. Статус. 3б. Редкий вид с обширным ареалом. Меры охраны. Необходима организация охраны в местах произрастания для исключения в их пределах изменения гидрологического режима, включение местообитаний вида в создающуюся по краю систему особоохраняемых территорий (ООПТ).

Marsilea strigosa Willd. Лимитирующие факторы. Не изучены. По-видимому, вид исчезнувший с территории края в результате хозяйственной деятельности человека. Статус. 1. Вид, находящийся под угрозой исчезновения. Меры охраны. Необходимы поиск новых местонахождений, контроль за состоянием существующих популяций, организация охраны в местах произрастания для

исключения в их пределах изменения гидрологического режима, включение местообитаний вида в создающуюся по краю систему особо охраняемых территорий (ООПТ).

Список литературы

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул: Изд-во АГУ, 1998. 306 с.

МАКРОФИТЫ ВОДОЁМА-ОХЛАДИТЕЛЯ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС И НАКОПЛЕНИЕ ИМИ РАДИОНУКЛИДОВ

Т. Н. Дьяченко¹, В. В. Беляев¹, В. Г. Клёнус¹, О. И. Насвит²

¹ Институт гидробиологии НАН Украины

Украина, г. Киев, просп. Героев Сталинграда, д. 12. E-mail: hydrobiol@igb.abc.com.ua

² Институт проблем национальной безопасности ЧНБО Украины

Украина, г. Киев, Чоколовский б-р, д. 13. E-mail: nasvit@nbu.gov.ua

Водоём-охладитель Чернобыльской АЭС (ВО ЧАЭС) — искусственный водоём, расположенный на правобережной пойме р. Припять. Его длина 11 км, ширина — около 2 км, площадь — 22,7 км², средние глубины 6,0—6,5 м, максимальные — 18—20 м. Берег на большем протяжении образован песчаной дамбой, высота которой около 6 м. Донные грунты представлены песками различной степени заиления, трансформированными первичными грунтами и илами. Струенаправляющая дамба (СНД) делит ВО на две части — «теплую» и «холодную». После вывода станции из эксплуатации температура воды в них практически не отличается. Наполнение водоёма началось в 1976 г., в 1981 г. он был удлинён (далее эта часть водоёма называется «новой») и заполнен полностью (Кузьменко и др., 2001). С момента создания станции Институт гидробиологии НАН Украины осуществляет многолетний мониторинг состояния экосистемы ВО. К сожалению, высшая водная растительность оставалась малоизученным звеном в цепи исследований, единственная известная нам публикация (Горбик, 1992) характеризует её развитие в водоёме в 1987 г.

Водная растительность изучалась в рамках темы, спонсируемой INTAS (RESPOND-2001-0556-2004). Исследования проводили в августе 2003 г. принятыми в гидробиологии методами (Катанкая, 1981). Заросшие площади определяли визуально, пользуясь картой ВО с нанесёнными изобатами. Укосы отбирали в зарослях с разным проективным покрытием и на различной глубине, при работе на глубинах, превышающих 1 м, использовали лёгкое водолазное снаряжение. Воздушно-сухую массу образцов определяли после предварительного высушивания их в помещении в течение месяца. При расчётах величин продукции высших водных растений учитывали Р/В коэффициенты, приведённые И. М. Распоповым (1973) и В. Г. Папченковым (2003), для нитчатых водорослей использовали данные И. М. Величко. Названия высших растений приводятся по Д. Н. Доброчаевой и др. (1987). Содержание ¹³⁷Ce определяли с помощью гамма-спектрометрического анализа, а ⁹⁰Sr — радиохимическими методами (Лаврухина и др., 1963). Запасы этих элементов рассчитывали, исходя из данных по их содержанию в растительной продукции.

В процессе работы было отмечено 13 видов сосудистых растений из 9 семейств. Более богата видами погруженная растительность: *Ceratophyllum demersum* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Najas marina* L., *Potamogeton pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. lucens* L.. Из экологической группы воздушно-водных видов отмечены *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Butomus umbellatus* L.; из растений с плавающими листьями — *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton gramineus* L., *P. nodosus* Pior. Наряду с высшими растениями в водоёме распространены зелёные нитчатые водоросли, таксономический ранг которых не устанавливался. Из воздушно-водной растительности доминируют сообщества тростника обыкновенного (асс. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939), заросли которого прерывистым поясом, шириной от 5—6 («новая» часть) до 15—20 м («холодная» часть), окружают водоём. Средняя высота побегов составляет 2,5—3,8 м, в отдельных куртинах достигает 4,5 м. Растения встречаются, как правило, на глубине 0,4—0,6 м (иногда до 1,2 м) или выше уреза воды. Густота травостоя составляет 50—320 экземпляров на м². Тростниковые заросли окружают и песчаный остров на СНД, по их переднему краю здесь встречается рогоз узколистный (асс. *Typhetum angustifoliae* Pignatti 1953). В «холодной» части ВО отмечены отдельные куртины схеноплекта озёрного (асс. *Scirpetum lacustris*

Schmale 1939) и сусака зонтичного (асс. *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973). Среди погруженной растительности преобладают сообщества *Ceratophylletum demersi* Hild et Renhelt 1965, *Myriophylletum spicati* Soó 1927, *Myriophyllo-Potametum* Soó 1934 и *Potametum pectinati* Carstensen 1955 в «новой» части. Свободноплавающая растительность и растительность с плавающими листьями на водоёме практически отсутствуют, в «холодной» части изредка встречаются группировки рдестов разнолистного и речного и единственное «пятно» кубышки жёлтой.

Наибольшим разнообразием отличается растительность «холодной» части: огромные площади до глубин 3,5—4,0 м заняты разреженными сообществами ассоциаций *Ceratophylletum demersi*, *Myriophyllo-Potametum*, *Potametum lucentis* Hueck 1931. Группировки наяды морской, рдестов гребенчатого и пронзённолистного встречаются на участках с глубинными отметками 1,0—1,4 м. Растения густо оплетены нитчатыми водорослями, часто последние лежат на дне, занимая до 70% площади мелководий. В «тёплой» части ВО погруженная растительность занимает мелководья до 3,2 м, в основном, это сообщества роголистника с урутью, общее проективное покрытие в зарослях не превышает 60%. В сообществах также развиваются нитчатые водоросли. Обширные мелководья «новой» части ВО зарастают незначительно. Преобладают здесь также ценозы роголистника темно-зелёного и урути колосистой, большого развития достигают и сообщества рдеста гребенчатого (*Potametum pectinati*). Площади, занятые сосудистыми растениями составляют в ВО 292 га, запасы фитомассы в воздушно-сухом весе 937 т, а продукция около 1403 т (табл. 1).

Таблица 1. Продукционные характеристики макрофитной растительности ВО ЧАЭС

	Заросшая площадь, га			Запасы фитомассы, т возд.-сух. вещества			Продукция, т возд.-сух. вещества		
	Воздушно- водная	Погружённая	Нитчатые водоросли	Воздушно- водная	Погружённая	Нитчатые водоросли	Воздушно- водная	Погружённая	Нитчатые водоросли
Тёплая	4,6	16,2	—	150,0	18,0	—	180,0	72,0	—
Холодная	11,9	89,1	8,8	519,2	37,6	3,1	623,0	150,4	31,0
Новая	6,4	163,8	18,4	168,2	43,9	3,9	201,8	175,6	39,0
Итого	22,9	269,1	27,2	837,4	99,5	7,0	1004,8	398,0	70,0

По сравнению с 1989 г. (Горбик, 1992) отмечено 9 новых видов высших растений: схеноплект озёрный, кубышка жёлтая, рдесты разнолистный, речной, пронзённолистный и блестящий, наяда морская, роголистник темно-зелёный и уруть колосистая. Заросшие площади за это время возросли почти в 300 (1 и 292 га без учёта площадей, занятых нитчатыми водорослями), а продукция — в 280 (по данным В. П. Горбика можно заключить, что 14 лет назад запасы в воздушно-сухом весе составляли 4—5 т, главным образом за счёт тростниковых ценозов).

Ценотический состав высшей водной растительности в 2003 г был представлен 9 ассоциациями, относящимися к 2 классам (*Phragmiti-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novák 1941, *Potametea* Klika in Klika et Novak 1941), 3 порядкам (*Phragmitetalia* W. Koch 1926, *Oenanthetalia* Hejný in Kopecký et Hejný 1965, *Potametalia* W. Koch 1926) и 4 союзами (*Phragmition communis* W. Koch 1926, *Oenanthion aquaticae* Hejný 1948 ex Neuhausl. 1959, *Potamion lucentis* Vollmar 1947, *Potamion pusilli* Vollmar 1947 em. Hejný 1978).

Макрофиты ВО ЧАЭС являются одним из доминирующих по биомассе компонентов биоценозов. Они принимают активное участие в процессах миграции и трансформации форм радионуклидов. Растения способствуют осаждению сорбированных на взвешах радионуклидов, а поглощая из воды растворённые и из донных отложений обменные формы, переводят их в фиксированное состояние и при отмирании выводят на некоторое время из круговорота, захороняя в донных отложениях. Содержание радионуклидов в доминирующих видах растений колеблется в широких пределах не только по водоёму в целом, но и по отдельным его частям, что можно объяснить большим количеством «горячих» частиц. Например, содержание цезия-137 в роголистнике в «холодной» части ВО составляло 1350—20550 Бк/кг, в «тёплой» — 3221—42150 и в «новой» — 2000—6268 Бк/кг. Запасы радионуклидов в фитомассе доминирующих видов растений сильно не отличаются (табл. 2), минимальное их количество отмечено в рдесте гребенчатом, что связано с его продукционными характеристиками.

Таблица 2. Запасы радионуклидов в фитомассе макрофитов ВО ЧАЭС, Бк

Растения	Цезий-137	Стронций-90
Тростник обыкновенный	$1,46 \times 10^9$ — $5,23 \times 10^9$	$1,26 \times 10^9$ — $1,66 \times 10^9$
Роголистник тёмно-зелёный	$4,53 \times 10^8$ — $4,36 \times 10^9$	$9,80 \times 10^7$ — $5,09 \times 10^8$
Уруть колосистая	$2,92 \times 10^8$ — $2,27 \times 10^9$	$6,17 \times 10^7$ — $3,5 \times 10^8$
Рдест гребенчатый	$1,62 \times 10^8$ — $2,9 \times 10^8$	$1,94 \times 10^7$ — $3,3 \times 10^7$
Нитчатые водоросли	$4,2 \times 10^8$ — $1,44 \times 10^9$	$5,6 \times 10^7$ — $1,72 \times 10^8$
ИТОГО	$1,36 \times 10^{10}$	$1,23 \times 10^9$

Из-за большого диапазона колебаний содержания радионуклидов в растениях достоверных видовых различий в поглощении установить не удалось.

Список литературы

- Горбик В. П. Растительность водоёма-охладителя ЧАЭС // Гидроэкологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС. К.: Наук. думка, 1992. С. 63—64.
- Доброчаева Д. Н., Котов М. И., Прокудин Ю. Н. и др. Определитель высших растений Украины. К.: Наук. думка, 1987. 545 с.
- Катанская В. М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л.: Наука, 1979. 278 с.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кузьменко М. И., Романенко В. Д., Деревець В. В. та ін. Вплив радіонуклідного забруднення на гідробіоти зони відчуження. К.: Чорнобильінтерінформ, 2001. 318 с.
- Лаврухина А. К., Малышева Т. В., Павлоцка Ф. И. Радиохимический анализ. М.: АН СССР, 1963. 220 с.
- Папченко В. Г. Продукция макрофитов вод и методы её изучения // Гидробиотика: методология, методы // Материалы Школы по гидробиотике, Борок, 8—12 апр. 2003 г. Рыбинск: Б.и., 2003. С. 137—145.
- Распопов И. М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л.: Наука, 1973. С. 123—143.

СТРУКТУРНАЯ БИОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *STRATIOTES ALOIDES* L. (*HYDROCHARITACEAE*) В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ

А. Н. Ефремов

Омский государственный педагогический университет
644099 г. Омск, наб. Тухачевского, д. 14, ОмГПУ, химико-биологический факультет.
E-mail: stratiotes@yandex.ru

Соматическая трансформация форм роста *Liliopsida* в её гидрофитном варианте обусловила формирование специфической биоморфы *Stratiotes aloides* (Хохряков, 1975). Процесс морфогенеза сопровождался формированием структурных адаптаций, позволяющих более полно использовать ресурсы окружающей среды, а следовательно, и повышением конкурентной способности данного вида. Одними из наиболее ярких структурно-функциональных адаптаций, характерных для большинства гидатофитов, являются сильное развитие аэренхимной ткани и значительная редукция механической (Лукина, 1988).

Аэренхима листа *S. aloides* полифункциональна. Она сочетает в себе функции 3 тканей: аэренхимы, хлоренхимы и диффузной колленхимы. В тканях листа аэренхима обнаруживает внутреннюю дифференциацию: наиболее мелкие и округлые межклетники приурочены к абаксиальной стороне листа, в то время как крупные межклетники сосредоточены с адаксиальной стороны. В корне в акропетальном порядке наблюдается тенденция к уменьшению парциального объёма воздухоносных полостей. Аэренхима приурочена к первичной коре стебля и корня, занимая также большую часть мезофилла листа. Такое расположение ткани обеспечивает необходимую аэрацию, а сопряжённые элементы диффузной колленхимы препятствуют деформации.

Механические ткани развиты слабо и представлены элементами диффузной колленхимы и механическими компонентами проводящих пучков. Они приурочены главным образом к периферии вегетативных органов, лишь небольшая часть арматурной ткани занимает медуллярное положение, в большей мере в корне. Такое специфическое строение обеспечивает прочность и способствует сопротивлению тянущей силе. Как компенсаторная реакция на редукцию арматурных тканей у *S. aloides* возникает выявленная лигнификация оболочек клеток первичных покровных тка-

ней. Лигнификация оболочек эпидермальных и экзодермальных клеток (Ф-лигнин) усиливает механические свойства корней и листьев телореза. Благодаря жёсткости эпидермы верхняя часть листовых пластинок размещается не в воде, а в воздушной среде с лучшими условиями освещённости и аэрации. Механическое значение лигнифицированной экзодермы тонких водных корней заключается в обеспечении прочной связи массивных розеточных побегов с грунтом. Морфогенез воздушных структур листьев развивающегося туриона регулируется в значительной мере факторами внешней среды. Если лист не выходит в воздушную среду, то развивается преимущественно листовое влагалище. У водно-воздушных листьев растёт также пластинка, ассимиляционные ткани которой дифференцируются по типу воздушного листа (Пепеляева, Антонова, 1985).

Таким образом, под влиянием водной среды вегетативные органы телореза в ходе эволюции претерпели значительные морфолого-анатомические и функциональные изменения. Структурно-функциональные особенности вегетативных органов *S. aloides* сочетают в себе редукцию механических тканей с чертами глубокой специализации: лигнификация оболочек основных клеток эпидермы и экзодермы, наличие элементов диффузной колленхимы, увеличение парциального объёма аэренхимы.

Список литературы

- Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка. 1988. С. 13—17.
Пепеляева Н. О., Антонова И. С. Особенности строения и развития побегов телореза // Вопросы биологии и охраны растений: Межвуз. сб. науч. тр. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1985. С. 69—76.
Хохряков А. П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. С. 102—103.

ИЗМЕНЕНИЕ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ АРАЛЬСКОГО МОРЯ В УСЛОВИЯХ ПРОГРЕССИРУЮЩЕГО ОСОЛОНЕНИЯ

Л. В. Жакова

Зоологический институт РАН, лаборатория солоноватоводной гидробиологии
199034 г. С.-Петербург, Университетская наб., 1. E-mail: luba_zhakova@mail.ru, aral2@zin.ru

Аральское море, или Арал, — это большой солоноватоводный континентальный водоём, расположенный в Средней Азии на территории Казахстана и Узбекистана. Традиционно его называют морем, но на самом деле это огромное озеро, четвёртое по величине на земном шаре. Бассейн Арала начал формироваться 3 млн. лет назад в позднем неогене и за свою историю он претерпел три основные регрессии: первая в верхнем акчагыле, вторая — в нижнечетвертичное время, третья в верхнем голоцене. Эти регрессии были вызваны изменением климатических условий, которые влияли на сток рек, впадавших в Арал. Водоём время от времени становился то пресноводным, то гипергалинным. В исторический период колебания уровня Арала стали зависеть не от климата, а от деятельности человека, главным образом связанной с орошением. После присоединения региона к Российской Империи количество орошаемых территорий увеличилось, и уровень моря начал медленно снижаться. Именно в это время и началось изучение Арала и прилегающих к нему территорий. Первые гербарные образцы были собраны А. Н. Бутаковым в 1849 г. (гербарий БИН РАН), а затем И. Г. Борщовым во время первых Арало-Каспийских экспедиций СПб. Академии Наук и Общества естествоиспытателей в 1858 и 1874 гг. (Аленицын, 1874, 1875; Борщов, 1865, 1877). Все известные исторические, физико-географические, а также зоологические и ботанические данные об Арале были обобщены в начале прошлого века акад. Л. Бергом (1908). Последующие сведения о распространении и продуктивности макрофитобентоса были получены попутно при гидробиологических и ихтиологических работах. В связи с этим, список встреченных на Аральском море макрофитов может быть, с одной стороны, неполным, а с другой — содержать виды, которые были неверно идентифицированы. При составлении списка были использованы гербарные материалы, хранящиеся в Гербарии и в Лаборатории альгологии Ботанического института РАН (БИН РАН, СПб), собственные сборы автора и данные из публикаций геоботаников, зоологов, гидробиологов, ихтиологов, работавших в разное время на Арале. Растения, найденные в обособленных дельтовых водоёмах, при составлении списка не учитывались.

В период с 1849 г. по 2004 г. на Арале встречено 30 видов макрофитов. Цветковые растения представлены 24 видами, из них 7 видов — гелофиты: *Butomus umbellatus* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sagittaria trifolia* L., *Scirpus kasachstanicus* Dobroch., *S. tabernaemontani* C. C. Gmel., *S. triqueter* L., *Typha angustifolia* L.; 17 видов — гидрофиты: *Nymphoides peltata* (G. S. Gmel.)

O. Kuntze, *Myriophyllum spicatum* L., *Najas marina* L., *Potamogeton crispus* L., *P. filiformis* Pers., *P. lucens* L., *P. macrocarpus* Dobroch., *P. nodosus* Poir., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. pusillus* L., *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande, *R. maritima* L., *Zanichellia palustris* L., *Z. pedunculata* Reichb., *Zostera marina* L., *Z. noltii* Hornem. К гидрофитам также относятся 6 видов харовых водорослей: *Chara aculeolata* Kütz., *Ch. polyacantha* A. Br., *Ch. tomentosa* L., *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) Gr., *Nitella hyaline* (DC.) Ag., *Nitellopsis obtusae* (Desv.in Lois.) Gr.

С момента исследований и до середины прошлого столетия Арал представлял собой относительно мелководный, хорошо прогреваемый, олиготрофный, слабо солоноватоводный водоём с очень высокой прозрачностью воды, с многочисленными мелководными пресноводными и осолоненными заливами. Солёность в центральных районах составляла 10—12‰, на открытых мелководьях колебалась от 5 до 10‰, в заливах, примыкающих к дельтам рек Сырдарьи и Амударьи она не превышала 5‰, но в некоторых заливах юго-восточного побережья была выше 30‰ (Берг, 1908; Деньгина, 1959; Хусаинова, 1960). В начале исследований была отмечена крайняя однообразность растительности и бедность флоры водных и прибрежно-водных растений (Аленицын, 1875). Повсеместно доминировали только два вида и два растительных сообщества: тростник на прибрежных мелководьях и зостера на глубинах до 11 м на илисто-песчаных грунтах. Кроме них, в центральной части на илистых грунтах были встречены заросли, образованные на глубинах от 11 до 22 м харовыми водорослями, а на мелководьях — *Myriophyllum* sp. и *Potamogeton perfoliatus* (Аленицын, 1874, 1875; Борщов, 1865, 1877; гербарий БИН РАН). Во время экспедиций 1900—1903 гг. было встречено 6 видов высших растений (*Myriophyllum* sp., *Potamogeton pectinatus*, *Najas marina*, *Phragmites australis*, *Zannichellia* sp., *Zostera* sp.), 1 вид харовых, а также 10 видов красных и 19 видов зелёных макроскопических водорослей (Берг, 1908). Систематическая принадлежность глубоководных *Charophyta* осталась невыясненной, так как найденный В. Д. Аленицыным (1875) вид не имел видовой идентификации. В работе же Л. Берга (1908), найденная им харовая водоросль получила название *Tolypella aralica* Golenkin. К сожалению, проф. М. И. Голенкин, который дал это имя, так нигде и не опубликовал описание вида. Таким образом, *T. aralica* — всего лишь *nomen nudum* (Голлербах, 1950). Во всех дальнейших работах по Аралу под названиями «*T. aralica*» и «толипелла» подразумеваются самые разные виды харовых водорослей.

В период с начала прошлого века и до зарегулирования стока рек в 60-х годах многолетние колебания уровня Арала составляли 8 метров. Постоянные, но незначительные колебания солёности в заливах и у побережий были благоприятны для существования как пресноводных, так и солоноватоводных комплексов. Именно в это время происходит увеличение количества и видового разнообразия растительных сообществ. К 60-м годам флора Арала включала 24 вида высших растений, 6 видов харовых водорослей и около 40 видов других макроводорослей (Бенинг, 1935; Бервальд, 1964; Деньгина, 1954, 1959; Доброхотова, 1971; Хусаинова, 1960; Яблонская, 1964; гербарий БИН РАН). Водная растительность образовывала два пояса: гелофитов и гидрофитов.

Гелофиты формировали куртинные и бордюрные заросли, расположенные сплошной или прерывистой полосой от 1 до 100 м шириной. На южном и восточном побережьях они были более значительны, чем на севере и западе. Везде доминировали заросли *Phragmites australis*. Максимальная высота тростника достигала 4,5 м, плотность в заросли — 300 экз./м², средняя биомасса составляла 0,8 кг/м² сырого веса, а в дельтах доходила до 23 кг/м² сырого и 9,8 кг/м² сухого веса. За год тростники производили 2,8 млн.т органического вещества. В северной части Арала и в околодельтовых заливах за тростниковой зоной часто начиналась полоса *Scirpus kasachstanicus*, формировавшего на глубинах от 1,5 до 3,5 м заросли высотой до 4 м (длина листьев до 2,5 м), с плотностью до 25 экз./м² и биомассой — до 1,85 кг/м² сухого веса (Бенинг, 1935; Бервальд, 1964; Доброхотова, 1971; Яблонская, 1964). Другие гелофиты, найденные в водах Арала, значительных зарослей не формировали, но в дельтовых водоёмах разнообразие и продуктивность гелофитов были намного выше.

Сообщества гидрофитов были более обильно развиты в северной части Арала и представлены разнообразными ассоциациями, которые формировали обширные подводные луга. В морской части и в открытых заливах на глубинах 3—11 м на песчаных грунтах доминировала *Zostera noltii*, образуя сплошные или прерывистые заросли. Её продуктивность была столь высока, что слой выброшенных на берег листьев достигал 0,8—1 м толщины и 2—3 м ширины на значительном протяжении береговой полосы. Обширные глубоководные заросли *Charophyta*, встреченные в начале века, в середине 50-х годов не были обнаружены, но на их месте были отмечены плотные скопления водоросли *Vaucheria dichotoma* (L.) Martius. В околодельтовых заливах с пресной водой основу макрофитобентоса составляли высшие цветковые растения, образующие небольшие по площади, но разнообразные, 1—3 видовые ассоциации. В осолоненных закрытых заливах и бухтах доминировали харовые водоросли. Биомасса видов-доминантов составляла: *Potamogeton pectina-*

tus — 1,24—3,16 кг/м², *Myriophyllum* sp. — 0,86 кг/м², *Zostera noltii* — 0,1 кг/м², *Charophyta* — в среднем 1,5 кг/м² сухого веса (Бервальд, 1964; Доброхотова, 1971; Яблонская, 1964).

В 50—60-х годах прошлого столетия валовая продукция погруженного макрофитобентоса Арала была в три раза выше, чем в Каспийском море. В целом на глубине от 2 до 60 м она составляла около 9 млн. т сырого и 1,3 млн. т сухого веса. Средняя биомасса на единицу площади составляла около 0,3 кг/м² сырого и 0,002 кг/м² сухого веса. Более 70% валовой продукции производили *Charophyta*, 13% — *Vaucheria*, 9% — *Zostera noltii*, прочие гидрофиты производили менее 1%. Продуктивность зарослей гелофитов была в два раза ниже, чем гидрофитов и макроводорослей (Бервальд, 1964; Яблонская, 1964).

С начала 60-х годов XX в. до настоящего времени уровень Арала упал почти на 23 м, площадь зеркала сократилась в 2 раза, средняя глубина уменьшилась в 2,5 раза, солёность возросла более чем в 8 раз, сильно снизилась прозрачность воды и насыщение её кислородом. Такие катастрофические изменения вызвали гибель большинства биоценозов. Первыми не выдержали пресноводные и пресноводно-солонатоводные комплексы погруженных высших водных растений. В течение нескольких лет исчезли заросли пресноводных рдестов, затем стали исчезать заросли урути и рдеста гребенчатого. За 10 лет, к концу 70-х годов, произошло сильное обеднение видового состава, и под влиянием осолонения руководящими стали немногочисленные эвригалинные виды. К этому времени вдвое сократились и заросли тростника, которые сначала располагались на обширной зоне осушки, не заходя в воду, а в 80-е годы исчезли полностью. Проведённые ранее в осолоненных заливах Арала исследования показали, что тростники нормально развиваются при солёности до 18,5‰, а при 24‰ — гибнут. Заросли *Scirpus kasachstanicus* исчезают при 16‰. Новые быстро осолоняющиеся мелководные биотопы быстро зарастали галофильными видами *Zanichellia*, *Ruppia* и харовой водорослью *Lamprothamnium papulosum*. С повышением солёности выше 25—26‰ заросли этих видов также исчезали (Деньгина, 1954, 1959; Хусаинова, 1960). К концу 80-х годов остались только виды *Ruppia*, так как они способны выносить солёность более 50‰.

В настоящее время Арал разделился на два водоёма: Большое (БМ) и Малое море (ММ). В БМ солёность крайне высока, в среднем 70‰, а местами до 100‰, доминирует микрофитобентос (диатомовые и сине-зелёные водоросли). Наиболее заметную роль в макрофитобентосе играют зелёные нитчатые водоросли рода *Cladophora* и *Vaucheria*, из высших растений найдена только *Ruppia* sp., которая не образует зарослей (Завьялов и др., 2003; данные автора). В ММ, воды которого распресняются Сырдарьей и отделены от БМ плотиной, солёность держится около уровня 26‰. Как и в БМ, велика роль микрофитобентоса. Макрофитобентос представлен 2 видами цветковых растений (*Ruppia cirrhosa* и *Zostera noltii*), 1 видом харовых водорослей (*Lamprothamnium papulosum*) и 4 видами зелёных макроводорослей (*Chaetomorpha linum*, *Cladophora glomerata*, *Cl. fracta*, *Enteromorpha intestinalis*). В защищённых заливах на илистых грунтах на глубинах 0,7—1,2 м доминирует *R. cirrhosa*, её тах биомасса в заросли 18 кг/м² сырого веса и 3,7 кг/м² сухого веса. На песчаных грунтах на глубинах 1,2—4,5 м доминирует *Z. noltii*, её биомасса в заросли 0,06 кг/м² сырого веса. Всё, к чему можно прикрепиться, обрастают зелёные водоросли, их тах биомасса — 3,2 кг/м² сырого и 0,5 кг/м² воздушно-сухого веса (Жакова, 1995; Орлова, Русакова, 1995). Харовая водоросль *Lamprothamnium papulosum* встречается очень редко и в небольших количествах.

До середины прошлого века Арал представлял собой олиготрофный водоём макрофитного типа. Доля макрофитов в первичной продукции, по-видимому, превышала 50%. К сожалению, исследований продуктивности фитопланктонных и микрофитобентосных сообществ было проведено мало, но предположительно доля фитопланктона составляла около 10%, а на долю микрофитобентоса приходилось примерно в 4 раза больше (Бервальд, 1964; Яблонская, 1964).

На мелководьях начальный период осолонения характеризовался дроблением нескольких сложившихся однородных по составу и занимающих огромные площади биоценозов на большее число новых, небольших по площади и более разнообразных по видовому составу. Ведущую роль в погруженном макрофитобентосе заняли харовые и зелёные макроводоросли. В период с 60-х по 80-е годы произошла гибель большинства растительных сообществ, повлёкшая за собой эвтрофикацию водоёма и сильное снижение прозрачности воды. В настоящее время Арал — это β-мезосапробный водоём с преобладанием продукции микрофитобентоса и фитопланктона над макрофитобентосом (Орлова, Русакова, 1995). В БМ современные условия непригодны для существования зарослей макрофитов. ММ в настоящий момент постепенно заселяется широко распространёнными галофильными, космополитными и чрезвычайно полиморфными видами гидрофитов, проникающих в Арал из других континентальных солонатоводных водоёмов Средней Азии.

Список литературы

Аленицын В. Д. Предварительный отчёт об исследованиях на Аральском море летом // Тр. СПб. общ. естествоиспыт. 1874. Т. 5. Вып. 2. С. 122—131.

- Аленицын В. Д. Отчёт о результатах исследований на Аральском море // Тр. СПб. Общ. естествоиспыт. 1875. Т. 6. Вып. 2. С. LXXII—LXXVII.
- Бенинг А. Л. Материалы к составлению промысловой карты Аральского моря (гидрология, планктон и бентос «Малого моря») // Тр. Аральского отд. ВНИРО. 1935. Т. 4. С. 137—220.
- Бервальд Э. А. Пути организации рационального рыбного хозяйства во внутренних водоёмах (Аральское море и Маньчжирские водохранилища). Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1964. 148 с.
- Берг Л. С. Аральское море. Опыт физико-географической монографии // Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. о-ва. 1908. Т. 5. 580 с.
- Борцов И. Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. СПб // Зап. Импер. Акад. наук. Приложение к Т. 7. 1865. № 1. 190 с.
- Борцов И. Водоросли Аральского моря. Приложение 2 к записке В. Аленицина «Аральское море» // Тр. Арал.-Касп. эксп. СПб., 1877. 38 с.
- Голлербах М. М. Систематический список харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно // Тр. бот. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 2. Вып. 5. С. 20—94.
- Деньгина Р. С. Данные по гидрологии и зообентосу Муйнакского залива Аральского моря // Тр. лаб. озераведения АН СССР. 1954. Т. 3. С. 47—85.
- Деньгина Р. С. Бентос архипелага Карабайли Аральского моря // Тр. лаб. озераведения АН СССР. 1959. Т. 8. С. 23—83.
- Доброхотова К. В. Некоторые данные о продуктивности гидромикрофитов Аральского моря // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 12. С. 1759—1771.
- Жакова Л. В. Заметки по составу, распространению и биомассе высшей водной растительности и нитчатых водорослей залива Большой Сары-Чаганак Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1995. Т. 262. С. 231—236.
- Завьялов П., Костяной А., Сапожников Ф. Экспедиция на Арал: первые результаты // Наука и жизнь. 2003. № 4. С. 10—15.
- Орлова М. И., Русакова О. М. Структурно-функциональные характеристики фитопланктонного сообщества в районе мыса Тастюбек в сентябре 1993 года (северный Арал) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1995. Т. 262. С. 208—230.
- Хусаинова Н. З. Култуки восточного берега Аральского моря и их жизнь // Вестн. АН КазССР. 1960. № 6 (183). С. 34—42.
- Яблонская Е. А. К вопросу о значении фитопланктона и фитобентоса в пищевых цепях организмов Аральского моря // Запасы морских растений и их использование. М., 1964. С. 71—91.

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА (ГОРНЫЙ АЛТАЙ)

Е. Ю. Зарубина, А. С. Ковешникова

Институт водных и экологических проблем СО РАН
656038 г. Барнаул, ул. Молодёжная, д. 1. E-mail: zeur@iwep.asu.ru

Телецкое озеро расположено в северо-восточной части Горного Алтая на высоте 434 м над уровнем моря. Водосборный бассейн (площадь — 20400 км², средняя высота — 1940 м) представляет собой горную область, вытянутую с юго-востока на северо-запад на 235 км. Озеро имеет руслообразную форму, площадь водного зеркала — 227,3 км², длина — 78 км, средняя ширина — 2,9 км, средняя глубина — 181 м (Селегей, Селегей, 1978). Островов и полуостровов практически нет, берега в основном обрывистые, скальные; галечные и песчаные — только в устьях крупных притоков и у подножия некоторых террас. Бухт и заливов мало, наиболее крупные — Камгинский (площадь — 6,5 км²), Кыгинский (3,1 км²) и залив Колдор (2,15 км²). В озеро впадает около 70 рек и более 150 временных водотоков, вытекает одна р. Бия (The physical..., 2001). Телецкое озеро занимает 39 место среди 50 глубочайших озёр мира. Восточный берег озера и часть акватории входят в состав Государственного природного заповедника «Алтайский».

Институтом водных и экологических проблем СО РАН с 1989 г. в рамках комплексных исследований проводится изучение биоценозов Телецкого озера. В результате обнаружено 60 видов и гибридов сосудистых растений, относящихся к 32 родам, 20 семействам и 2 отделам. В число этих видов включены только водные растения. Такое видовое разнообразие флоры связано с особенностями строения котловины и берегов озера, характером преобладающих грунтов, низкой температурой воды (максимальная в летний период в литорали — 8—16°C) и невысокими концентрациями биогенных веществ. Заросли гидрофитов можно встретить лишь в заливах и приустьевых участках некоторых рек, где действие этих факторов сглажено.

Неблагоприятные условия существования отразились и на структуре флоры. Ведущие по числу видов семейства *Potamogetonaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae* и *Poaceae* содержат 32 вида,

что составляет 57,1% всей флоры. Остальные 16 семейств содержат, преимущественно, 1—2 вида, что указывает на преобладание аллохтонных тенденций в генезисе флоры. Однако нестабильные условия среды привели к появлению во флоре гибридов (6,7% от всех видов), свидетельствующих о продолжающихся процессах видообразования, характерных, по мнению А. В. Куминовой (1960), для Алтае-Саянской горной страны.

Как по таксономическому составу, так и по структуре, гидрофильная флора Телецкого озера схожа с флорой оз. Байкал. Из 41 вида высших водных растений, встречающихся по данным В. А. Азовского с соавт. (1983, 2003) в озере Байкал — 20 являются общими для обоих озёр. В Телецком озере, как и в Байкале, очень редко встречаются группировки растений с плавающими листьями, а в сообществах погружённой растительности доминируют *Potamogeton perfoliatus* L., *P. gramineus* L. и шелковники рода *Batrachium*, довольно широко распространённые в прибрежной зоне и заливах.

На формирование таксономического состава исследуемой флоры оказали влияния не только региональные особенности, но и общие закономерности формирования гидрофильных флор Голарктики. Преобладание в видовом спектре однодольных растений и маловидовых семейств, высокая доля рдестовых, осоковых и злаковых отмечаются многими авторами для региональных гидрофильных флор (Распопов, 1985; Лисицына, 1990; Кузьмичёв, 1992; Краснова, 1999; Папченков, 2001). Однако в отличие от большинства эвтрофных водоёмов Европейской части России, в Телецком озере не получили широкого распространения *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., представители семейств *Typhaceae*, *Nymphaeaceae*, *Lemnaceae*.

Ведущую роль в зарастании литорали Телецкого озера играют четыре вида растений — *Potamogeton perfoliatus*, *P. gramineus*, *Equisetum fluviatile* L. и *Carex acuta* L. Общая площадь зарослей как полупогруженных, так и погруженных видов, составляет около 30% литорали озера. В районе устьев рек Колдор, Ойер, Самыш и Тевенек по площади зарастания преобладает воздушно-водная растительность, представленная преимущественно сообществами *E. fluviatile*, *C. acuta*, *Eleocharis palustris*. Проективное покрытие в таких сообществах достигает 100% (среднее 80%), численность в чистых ценозах от 250 до 340 экз./м², биомасса — от 600 до 2300 г/м² в сыром весе. Максимальная численность и биомасса в сыром весе (600 экз./м² и 2300 г/м², соответственно) отмечена в заливе р. Ойер в зарослях *E. fluviatile*, площадь которого по визуальным оценкам достигает 2500 м². Ценозы с доминированием *C. acuta* наиболее распространены в Камгинском заливе и устье р. Тевенек, где их численность и биомасса в сыром весе составляют 330 экз./м² и 2200 г/м², соответственно. Общая площадь зарослей в Камгинском заливе занимает около 90% площади литорали. В наиболее защищённых от волнений местах на илистых грунтах в Камгинском заливе и в устье р. Чулышман у м. Кырсай среди полупогруженной растительности встречаются сообщества *Eleocharis palustris*, численность в которых достигает 550 экз./м², а биомасса в сыром весе — 1200 г/м².

Погруженная растительность, представленная преимущественно ассоциациями рдестов (*Potamogeton perfoliatus*, *P. gramineus*) и шелковников (*Batrachium divaricatum* (Schrank.) Wimm. и *B. eradicatum* (Laest.) Fries), как по биомассе, так и по площади зарастания литорали озера в целом уступает полупогруженной. И только в Кыгинском и Камгинском заливах, в устье р. Чулышман у м. Кырсай и в районе истока р. Бии она доминирует по площади зарастания и численности. Проективное покрытие в сообществах погруженных растений составляет 60—80%, численность от 100 до 265 экз./м², а биомасса в сыром весе — от 500 до 1600 г/м². Если в Кыгинском заливе, устьях рек Колдор, Ойер, Тевенек, Самыш и в районе истока р. Бии погруженная растительность располагается отдельными пятнами или в виде полос, вытянутых вдоль берега, то мелководья Камгинского залива и водоём в устье р. Чулышман у м. Кырсай практически полностью заняты погруженными растениями.

Встречаемость растительных группировок по озеру носит неравномерный характер. Наибольшее разнообразие (9 ассоциаций) отмечено в мелководном, защищённом от волнений и наиболее благоприятном по термическому режиму Камгинском заливе. Здесь же наблюдаются и самые большие заросли, образованные *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *Potamogeton gramineus*, *Batrachium divaricatum*. Меньше зарастает литораль открытых берегов, где встречается 5 ассоциаций. Максимальная биомасса и продукция отмечены в пойме реки Самыш и Камгинском заливе, в сообществах *Equisetum fluviatile* и *Carex acuta*, минимальная — в заливе р. Тевенек, в сообществе *Alopecurus aequalis* Sobol. Степень зарастания (5%) водной растительностью Телецкого озера, рассчитанная как отношение площади зарослей на водоёме к площади водоёма, по классификации В. Г. Папченкова (2001) характеризует озеро как очень слабо заросший водоём, а интенсивность зарастания (в 2004 г. для зарослей полупогруженных растений в среднем составляет 1580 г/м², для погруженных растений — 600 г/м² в сыром весе) — как слабо зарастающий.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 04-04-49257.

Список литературы

- Азовский М. Г., Паутова В. Н., Ижболдина Л. А. К флоре гидрофитов озера Байкала // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1392—1396.
- Азовский М. Г. Особенности распространения и распределения высших водных растений в оз. Байкал и его прибрежно-соровой зоне // Бот. исследования в азиатской России: Матер. XI съезда Русского бот. общества (18—22 августа 2003 г., Новосибирск — Барнаул). Том 2. Барнаул: Изд-во «АзБука», 2003. С. 299—300.
- Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северо-Двинской гидрофильной системы. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 1999. 200 с.
- Кузьмичёв А. И. Гигрофильная флора Юго-Запада Русской равнины и её генезис. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 215 с.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.
- Лисицына Л. И. Видовой состав растительности мелководий Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоёмов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 110—119.
- Папченко В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озёр Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.
- Селегей В. В., Селегей Т. С. Телецкое озеро. Л.: Гидрометеоздат, 1978. 142 с.
- The physical and geological environment of Lake Teletskoye. Belgium: Royal Museum of Central Africa, 2001. 310 p.

ПРОДРОМУС ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УКРАИНЫ (КЛАССЫ LEMNETEA, POTAMETEA, LITTORELLEA, ISOËTO-NANOJUNCETEA, RUPPIETEA MARITIMAE)

Л. Н. Зуб

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАНУ
Украина, 04030 г. Киев, ул. Богдана Хмельницкого, д. 15. E-mail: lesya_zub@izan.kiev.ua

К настоящему времени имеются отдельные попытки составления списка сообществ макрофитов, выделенных на основе эколого-флористических критериев, как для Украины в целом, так и для отдельных её регионов (Гейны и др., 1986; Дубина, 1986; Дьяченко, 1996; и др.). Обобщив собственные многолетние исследования, проведённые во всех регионах Украины, а также имеющиеся литературные источники, предлагаем настоящий продромус высшей водной растительности Украины. Отметим, что он до некоторой степени является предварительным, так как в него не внесены спорные неустоявшиеся синтаксоны.

Продромус высшей водной растительности Украины

Cl. Lemnetea R. Tx. 1955

Ord. Lemnetalia R. Tx. 1955

All. Lemnion R. Tx. 1955

Ass. Lemnetum trisulcae Soó 1927 — У, обычно

Ass. Lemno-Spirodeletum polyrrhizae W. Koch 1954 — У, обычно

Ass. Lemnetum minoris (Oberd. 1957) Th. Müller et Görs 1960 — У, обычно

Ass. Lemnetum gibbae Miyaw. et J. Tx. 1960 — У, редко

Ass. *Salvinio-Spirodeletum polyrrhizae Slavnič 1956 — Лс, С, обычно, П, редко

Ass. Callitricho-Lemnetum minoris Weber 1969 — У, редко

Ass. *Wolffietum arrhizae Miyaw. et J. Tx. 1960 — П, Лс, С, редко

Ass. *Wolffio-Lemnetum gibbae Bennema 1943 — П, Лс, С, очень редко

Ass. *Lemno-Azolletum filiculoidis Br.-Bl. apud Br.-Bl. et al. 1952 — С, редко

Ass. Lemno-Azolletum carolinianae Nedelcu 1967 — С, редко

Ord. Hydrocharitetalia Rübel 1933

All. Hydrocharition Rübel 1933

Ass. Stratiotetum aloidis (Now. 1930) Miljan 1933 — У, кроме Кр, обычно

Ass. Hydrocharito-Stratiotetum aloidis (Van Langend. 1935) Westh. 1946 — У, кроме Кр, об.

Ass. Hydrocharitetum morsus-ranae Van Langend. 1935 — У, обычно

Ass. Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae Oberd. 1954 — У, обычно

- Ass. *Ceratophylletum demersi* (Soó 1928) Eggler 1933 — У, обычно
 Ass. *Ceratophylletum submersi* Soó 1928 — У, спорадически
 Ord. *Lemno-Utricularietalia* Pass. 1978
 All. *Utricularion vulgaris* Pass. 1964
 Ass. **Aldrovandetum vesiculosae* Borchidi et J. Komlodi 1959 — П, Лс, очень редко
 Ass. **Spirodelo-Aldrovandetum* Borchidi et J. Komlodi 1959 — У, кроме Крыма, очень редко
 Ass. *Lemno-Utricularitetum vulgaris* Soó (1928) 1938 — У, кроме Крыма, обычно
 Ass. *Utricularietea intermedio-minoris* Pietsch 1965 — П, Лс, очень редко
 All. *Sphagno-Utricularion* Th. Müller et Görs 1960
 Ass. **Sparganieum minimi* Schaaf 1925 — У, кроме Крыма, очень редко
 Cl. *Potametea Klika* in Klika et Novák 1941
 Ord. *Potametalia* W. Koch 1926
 All. *Nymphaeion* Oberd. 1957
 Ass. *Nymphaeetum albae* Vollm. 1947 — У, кроме Кр, обычно
 Ass. *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958 — П, обычно, Лс, Кп, редко
 Ass. *Nupharetum lutei* Beljavetchene 1990 — У, кроме Кр, обычно, Кп, редко
 Ass. **Nupharo lutei-Nymphaeetum albae* (Now. 1930) Tomasz. 1977 — У, кроме Кр, об.
 Ass. *Myriophyllo-Nupharetum* W. Koch 1926 — У, кроме Кр, обычно
 Ass. *Potametum natantis* Soó 1927 — П, Лс, Кп, обычно
 Ass. **Potameto natantis-Nymphaeetum candidae* Hejný in Dykyjová et Kvet 1978 — П, Лс обычно, Кр редко
 Ass. *Potametum natanto-lucenis* Uhlig in Kästner, Flössner et Uhlig 1938 — П, Лс, Кп об.
 Ass. *Polygonetum amphibii* Soó 1927 — У, обычно
 Ass. **Trapetum natantis* Th. Müller et Görs 1960 — Лс, С, редко
 Ass. **Nymphoidetum peltatae* (All. 1922) Th. Müller et Görs 1960 — С, Лс, очень редко
 Ass. **Hydrochariteto-Nymphoidetum peltatae* Slavnič 1956 — С, Лс, очень редко
 Ass. **Trapo-Nymphoidetum peltatae* Oberd. 1957 — С, очень редко
 Ass. *Nupharo lutei-Nymphaeetum candidae* Grigorjev et Solm. 1987 — П, Лс, об., Кп редко
 All. *Hottonion* Segal 1964
 Ass. *Hottonietum palustris* Tx. 1934 — П, Лс, обычно, С, Кп, очень редко
 All. *Potamion lucentis* (W. Koch 1926) Pass. 1965
 Ass. *Potametum perfoliati* (W. Koch 1926) Pass. 1964 — У, обычно
 Ass. *Potametum lucentis* Hueck 1931 — У, обычно
 Ass. *Potametum pectinati* Carstensen 1955 — У, обычно
 Ass. *Potametum crispum* Soó 1924 — У, обычно
 Ass. *Potametum graminei* (W. Koch 1926) Pass. 1964 — У, кроме Кр, спорадически
 Ass. **Potametum obtusifolii* (Sauer 1937) Carstensen 1955 — У, кроме Кр, редко
 Ass. *Potametum acutifolii* Segal 1961 — У, кроме Кр, редко
 Ass. **Potametum alpini* Br.-Bl. 1949 — П, Кп, очень редко
 Ass. *Elodeetum canadensis* Eggler 1933 — У, обычно
 Ass. *Myriophylletum spicati* Soó 1927 — У, обычно
 Ass. *Myriophylletum verticillati* Soó 1927 — У, спорадически
 Ass. **Myriophylletum alterniflori* Steusloff 1939 — П, Лс, очень редко
 Ass. *Myriophyllo-Potameum* Soó 1934 — У, обычно
 Ass. *Potameto-Myriophylletum verticillati* Tomasz. et Pass. 1992 — У, редко
 Ass. *Ceratophyllo-Potametum crispum* Horvatić et Micevski 1960 — У, спорадически
 Ass. *Potameto-Vallisnerietum* Losev et Golub 1987 — Лс, С, обычно, П, редко
 All. *Potamion pusilli* Vollm. 1947 em. Hejný 1978
 Ass. *Potametum trichoidis* Freitag, Markus, Schwippl 1958 — П, обычно, У, кроме Кр, редко
 Ass. *Najadetum marinae* (Oberd. 1957) Fukarek 1961 — Лс, С, обычно
 Ass. *Najadetum inermidae* (W. Koch 1926) Lang 1973 — Лс, С, редко
 Ass. *Najadetum minoris* Ubrizsy 1948 — Лс, С, очень редко
 Ass. *Parvopotameto-Zannichellietum pedunculatae* Sauer 1937 — Лс, С, очень редко
 Ass. *Potameto-Zannichellietum palustris* (W. Koch 1926) Soó 1944 — Лс, С, очень редко
 Ord. *Callitricho-Batrachietalia* Pass. 1978
 All. *Batrachion aquatilis* Pass. 1964
 Ass. *Batrachietum circinati* Segal 1965 — У, обычно
 Ass. **Batrachietum rionii* Hejný et Husák in Dykyjová et Kvet 1978 — Лс, С, Кр, очень редко

- All. Callitricho-Batrachion Den Hartog et Segal 1964
 Ass. *Callitricho-Hottonietum (Tx. 1937) 1965 — П, Лс, обычно, С, Кп, очень редко
 All. Batrachion fluitantis Neuhäusl 1957
 Ass. Batrachio-Callitrichetum hamulatae Oberd. 1957 — П, Лс, очень редко
 Cl. Littorellea Br.-Bl. et Tx. 1943
 Ord. Littorelletalia W. Koch 1922
 All. Littorellion uniflorae W. Koch 1926
 Ass. *Eleocharito-Marsileetum quadrifoliae Hejný 1960 — С, очень редко
 Cl. Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 1943
 Ord. Nanojuncetalia Klika 1935
 All. Isoëtum lacustris Nordhagen 1937
 Ass. *Isoëtum lacustris Nordhagen 1937 — П, очень редко
 Cl. Ruppiaetea maritimae J. Tx. 1960
 Ord. Ruppiaetalia maritimae J. Tx. 1960
 All. Ruppion maritimae Br.-Bl. 1931
 Ass. Ruppiaetum maritimae Beguino 1941 — С, спорадически
 Ass. Zannichellietum palustris Lang 1967 — С, спорадически, Лс, редко
 Cl. Zosteretea Pign. 1953
 Ord. Zosteretalia Reg. 1942 em. Br.-Bl. et Tx. 1943
 All. Zosterion marinae W. Christiansen 1934
 Ass. Zosteretum marinae Harmsen 1936 em. Melczakova et Korzh. 1990 — С, спорадически
 Ass. Zosteretum noltii Harmsen 1936 — С, спорадически
- * — сообщества, занесённые в Красный список сообществ водных макрофитов Украины.
 Распространение в Украине: У — по всей территории Украины, П — Полесье, Лс — Лесостепь, С — Степь, Кп — Карпаты, Кр — Крым.

Список литературы

- Гейны С., Горбик В. П., Гусак Ш., Клоков В. М. Классы Lemnetae и Potametea сообщества верхней части Киевского водохранилища // Классификация растительности с использованием флористических критериев. М., 1986. С. 39—47.
 Дубина Д. В. Класифікація вільноплаваючої рослинності водойм України // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 5. С. 1—15
 Дьяченко Т. Н. Синтаксономия макрофитной растительности Дунайской устьевой области в пределах Украины // Укр. фітоценологічний зб. К., 1996. С. 6—20

ЛАНДШАФТНО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ МЕЛКОВОДИЙ ДНЕПРОВСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Л. Н. Зуб¹, В. И. Мальцев², Г. О. Карпова³

¹ Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАНУ

² Национальный аграрный университет Украины

³ Институт гидробиологии НАНУ

Украина, 04210 г. Киев, просп. Героев Сталинграда, д. 12. E-mail: maltsev@fm.com.ua

В результате строительства каскада водохранилищ на более чем 1000-километровом отрезке долины Днепра были трансформированы природные ландшафтные комплексы. На месте разрушенной поймы возникло свыше 130 тыс. га мелководий, на которых началось формирование новых, специфических ландшафтов. Ландшафтные комплексы водохранилищ на ранних стадиях существования представляли собой достаточно гетерогенные системы, которые в процессе формирования становились всё более и более структурированными. На данном этапе развития они характеризуются целым комплексом черт, свойственных различным водным системам — рекам, озёрам, болотам, пойменным водоёмам, устьям рек, причерноморским лиманам, а также имеют и специфические черты. Таким образом, можно говорить о формировании особого типа ландшафта — водохранилищного.

В настоящее время для всех днепровских водохранилищ характерен сложившийся гидрологический режим, формирование ландшафтных комплексов и растительного покрова мелководий мож-

но считать стабилизировавшимися. Следует отметить, что на водохранилищах Днепра имеет место отторжение участков акваторий в результате вторичного поймообразования. Природа как бы «стремится» к реализации даже в новой ландшафтной ситуации уже имеющихся в её арсенале решений, и в сходных условиях формируются сходные природным ландшафтные комплексы. Таким образом, водохранилища, техногенные по происхождению, со временем всё более приобретают черты природных экосистем, формируя новый, квазиприродный (*semi-natural*) ландшафт долины.

По результатам полевого изучения растительного покрова днепровских водохранилищ за 20-летний период (1984—2004 гг.) и ландшафтной структуры мелководий с использованием космических снимков спутника *Landsat* (август 1988 г., сентябрь 2001 г., размер пикселя 30 м) была разработана их ландшафтно-ценотическая классификация.

1. Ландшафтные комплексы вторичной поймы. Для них характерны: аккумуляция твёрдого стока, формирование специфического подводного рельефа, значительная биотопическая расчлененность, сложная пространственная структура зарослей высших водных растений. Формирующиеся здесь ландшафтные комплексы аналогичны таковым речной и дельтовой пойм.

1.1. Дельтовые ландшафты сформировались в верховьях водохранилищ на затопленных участках поймы, а также на подтопленных устьевых участках крупных притоков Днепра. Большие площади мелководий, а также снижающиеся скорости течения в условиях подпора способствуют отложению здесь аллювия и прохождению процессов, соответствующих процессам дельтообразования в устьях крупных равнинных рек.

1.1.1. Плавнево-островные массивы приурочены к наиболее повышенным участкам. Рельеф зачастую сохраняет черты рельефа исторической днепровской поймы. Прогрессирующее зарастание этих мелководий обуславливает затруднённый водообмен и заболачивание. Характерен комплекс лимнофильных и эвтрофно-болотных видов, основу растительного покрова составляют массивы воздушно-водной растительности.

1.1.1.1. Острова — участки, для которых характерно временное обводнение и преобладание гигрофитной растительности, в том числе древесно-кустарниковой.

1.1.1.2. Плавни — характерно относительно постоянное обводнение и преобладание тростниковых и рогозовых сообществ болотного типа на органическом грунте. Диагностическими являются сообщества ассоциаций (*D. ass.*): *Phragmitetum communis*, *Calystegio-Phragmitetum*, *Thelypteridi-Phragmitetum*, *Typhetum angustifoliae*.

1.1.1.3. Озероподобные водоёмы плавней — расположены среди плавневых массивов и характеризуются различной степенью изоляции от плёса водохранилища, в связи с чем здесь формируется широкий спектр водоёмов озёрного и болотного типов (аналоги пойменным водоёмам). Водообмен незначителен, характерны мощные илистые отложения. Основу растительного покрова составляют лимнофильные и эвтрофно-болотные сообщества. *D. ass.*: *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*, *Salvinio-Spirodeletum polyrhizae*, *Hydrocharito-Stratiotetum aloides*, *Ceratophylletum demersi*, *Nymphaetum albae*, *N. candidae*.

1.1.1.4. Русловые водоёмы плавней — относительно глубоководные (1,5—3,5 м), руслоподобные участки среди плавневых массивов с выраженным течением. Развивается реофильная и реофильно-лимнофильная растительность поясного сложения. *D. ass.*: *Nupharo lutei-Nymphaetum albae*, *Myriophyllo-Nupharetum*, *Myriophyllo-Potameum*.

1.1.2. Авандельта — самое молодое и нестабильное образование дельты. В результате выноса аллювия и ветро-волновой активности на этих участках наблюдается постоянное переформирование подводного рельефа и трансформация растительных комплексов.

1.1.2.1. Конусы выноса аллювия — подводные песчаные косы перед плавнево-островными массивами, которые формируются параллельно водным потокам (аналоги русла) и могут сильно выдвигаться на плёс водохранилища. Основу растительного покрова составляют реофильные сообщества. *D. ass.*: *Nupharetum lutei*, *Nymphoidetum peltatae*, *Potametum graminei*, *Potametum perfoliati*.

1.1.2.2. Мелководья авандельты — расположены между конусами выноса аллювия и заливами авандельты. Это самые динамические участки, для которых характерно зарастание пионерными аллювиофильными сообществами специфической пространственной структуры (округлые пятна, «ведьмины кольца»). Растительный покров отличается неоднородностью и комплексностью, характерно значительное видовое разнообразие. *D. ass.*: *Trapo-Nymphoidetum peltatae*, *Scirpium lacustris*, *Sparganietum erecti*, *Butometum umbellati*, *Sagittario-Sparganietum emersi*.

1.1.2.3. Заливы авандельты различной степени изоляции расположены по переднему краю плавнево-островных массивов. Защищённость мелководий создаёт благоприятные условия для преобладания лимнофильной растительности (доминирует растительность с плавающими листьями).

С развитием аккумуляционных форм рельефа эти заливы трансформируются в пойменные водоёмы плавней. *D. ass.*: *Nymphoidetum peltatae*, *Trapaetum natantis*, *Nupharo lutei-Nymphaeetum albae*.

1.2. Ландшафты вторичной речной поймы приурочены к центральным районам водохранилищ, формируются путём трансформации затопленной второй террасы. По расчлененности рельефа и особенностям зарастания аналогичны плавнево-островным массивам дельты, но для них характерно отсутствие русловых водоёмов плавней. Однако, если ландшафтные комплексы дельты характеризуются выдвиганием мелководий на основной плёс водохранилища, то ландшафтам вторичной речной поймы свойственны процессы переформирования и изоляции имеющихся мелководий. Со временем их ландшафтная структура становится аналогичной таковой заболоченной поймы с системой пойменных водоёмов.

2. Аквальные ландшафтные комплексы: к этой группе относятся ландшафты, сформированные на прибрежных и плёсовых мелководьях водохранилищ.

2.1. Прирусловые (речного типа) ландшафты — мелководья, которые формируются непосредственно вдоль водных потоков (речные участки, мелководья вдоль судового хода и т.п.). Им характерно постоянное течение, отложение аллювия и формирование типичных реофильных растительных сообществ. *D. ass.*: *Potametum perfoliati*, *Potameto-Vallisneretum*, *Sagittario-Sparganietum emersi*, *Sparganietum erecti*, *Nupharetum lutei*, *Butometum umbellati*.

2.2. Прибрежные (озёрного типа) ландшафты — мелководья, формирующиеся в отсутствии выраженного течения.

2.2.1. Мелководья абразионные — для них характерна большая ветро-волновая активность, абразия берегов, подвижность донных отложений, что ограничивает развитие растительности. Превалируют сильно разреженные (ПП 1—5%) группировки *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*.

2.2.2. Мелководья абразионно-аккумулятивные расположены вдоль недавно стабилизированных берегов. Характеризуются ветро-волновой активностью, аккумулятивными процессами, отсутствием или незначительным содержанием органического вещества в грунте. Формируются заросли погруженных макрофитов поясного сложения. *D. ass.*: *Potametum pectinati*.

2.2.3. Мелководья аккумулятивные характеризуются стабилизацией, ограниченным водообменом, илистыми донными отложениями. Помимо поясов погруженных гидрофитов, формируются пояса воздушно-водных и растений с плавающими листьями. *D. ass.*: *Phragmitetum communis*, *Typhetum angustifoliae*, *Nupharo lutei-Nymphaeetum albae*, *Polygonetum amphibii*, *Potametum perfoliati*, *Myriophylletum spicati*.

2.3. Плёсовые (лиманного типа) ландшафты — объединяют обширные аккумулятивные мелководья, формирующиеся в центральной части водохранилищ и примыкающие к дельтовым ландшафтам. Для них характерна высокая ветро-волновая активность в пределах обширных акваторий. Здесь развиваются лимнофильно-реофильные сообщества погруженных растений мозаичного сложения, характерно отсутствие воздушно-водной и растительности с плавающими листьями. Вследствие постоянного гидродинамического пресса трансформации ценолитических комплексов не происходит. Характер зарастания сходен с таковым крупных причерноморских лиманов. *D. ass.*: *Potametum perfoliati*, *Potametum lucentis*, *Myriophyllo-Potameum*.

2.4. Ландшафты мелководий с повышенным техногенным влиянием — участки водохранилищ, подверженные техногенному воздействию (дноуглубительные работы, забор или намыв грунта, искусственные донные субстраты, интенсивное движение плавсредств и др.). В результате формируется нестабильный растительный покров, часто представленный только фрагментами сообществ.

3. Ландшафты зоны переменного затопления формируются за счёт периодического осушения мелководий в вегетационный период. Характерно формирование растительных сообществ эфемерного типа, в которых превалируют виды, способные выдерживать значительное затопление (осушение). *D. ass.*: *Rorippo amphibiae-Oenantheum aquaticae*, *Eleocharitetum palustris*, *Hippuridetum vulgaris*, *Polygonetum amphibii*.

Выводы

1. Днепровские водохранилища в настоящее время, т.е. спустя 40—50 лет после их создания, представляют собой весьма сложные сочетания ландшафтных комплексов, среди которых представлены как аквальные экосистемы, аналогичные речным, озёрным, лиманным, так и пойменные. Последние по своей структуре подобны ландшафтным комплексам пойм и дельт крупных равнинных рек. Таким образом, широко распространённое представление о водохранилищах как озёрных экосистемах необосновано.

2. Зарегулирование привело к смене типа поймообразования: вместо уничтоженной заливаемой луговой поймы вдоль Днепра формируется пойма дельтового и плавнево-болотного типов. Основу их составляют комплексы воздушно-водной растительности; восстанавливается также основной элемент речной поймы — пойменные водоёмы. Таким образом, есть смысл говорить о формировании на каскаде водохранилищ вторичной поймы.

3. Предлагаемая классификация отражает основные направления трансформации экосистем мелководий, а также позволяет свести всё многообразие ландшафтных комплексов водохранилищ к конечному числу вариантов. Каждый мелководный участок водохранилища может быть достаточно легко отнесён к тому или иному типу на основании визуальных наблюдений.

О НЕОБХОДИМОСТИ УЧЁТА ОХРАНЫ ВОДНЫХ МАКРОФИТОВ ПРИ РАССМОТРЕНИИ ПЕРСПЕКТИВ РАЗВИТИЯ КАЛИНИНСКОЙ АЭС

С. А. Иванова, А. С. Сорокин

Тверской государственный университет, кафедра экологии
г. Тверь, просп. Чайковского, д. 70а, к. 101. E-mail: dmitrievs@mail.ru

Удомельский район Тверской области располагается на северо-западе России в пределах древней Восточно-Европейской (Русской) равнины, что обусловило особенности геологического строения и, как следствие, главные черты его рельефа. Район находится на северо-восточных отрогах Валдайской возвышенности называемых Лесной (или Удомельско-Лесной) грядой. На границе этих возвышенностей проходит водораздел между Балтийским и Каспийским морями, между водосборными площадями рр. Волги и Невы (Виноградов, Архангельский, 1999а). Удомельский р-он, как и вся Тверская обл., относительно богат поверхностными водами рек и озёр. Этому благоприятствует влажный климат и рельеф местности. Территория района особо богата озёрами. Внешний контур этого озёрного края ориентировочно может быть отмечен крупными населёнными пунктами: Осташков, Валдай, Окуловка, Хвойная, Пестово, Удомля, В. Волочек, Селижарово, Торопец, Пено (Виноградов, Архангельский, 1999б).

Удомельский р-он содержит множество узлов экологического напряжения. Однако особую роль в формировании экологической обстановки города Удомли и Удомельского р-она играет Калининская АЭС (КАЭС) — объект повышенной опасности. В настоящее время в эксплуатации находятся три энергоблока мощностью по 1000 МВт. С точки зрения современного природоохранного законодательства правовой статус КАЭС не вполне определён. Промплощадка КАЭС вместе с расположенными на ней хранилищами жидких радиоактивных отходов оказалась целиком расположенной в водоохранной зоне оз. Удомля. Техническое водоснабжение АЭС обратное. Для охлаждения используется естественная система озёр Песьво и Удомля, соединённых озёрной протокой. Сброс нагретых вод осуществляется в озеро Песьво, забор воды — из оз. Удомля. В озёра впадают четыре небольших реки — Тихомандрица, Сьуча, Овсянка и Хомутовка, вытекает одна — Съёжа. Регулирование уровня воды осуществляется с помощью гидроузла на реке Съёжа, вытекающей из озера Удомля (Бай, 2004).

Таким образом, для целей охлаждения конденсаторов турбин КАЭС в условиях нормальной эксплуатации трёх энергоблоков осуществляет сброс тепловой мощности в озёра Песьво и Удомля. Это приводит к дополнительному нагреву воды в контрольном створе озера Песьво более чем на 11 градусов. Изменение температурного режима водоёмов, а также механическое травмирование рыбной молоди на водозаборных сооружениях КАЭС уже привело к деградации рыбных ресурсов в озёрах (Доклад..., 1999). Однако включение в систему охлаждения градиен должно привести к снижению тепловой нагрузки на озёра.

Оз. Песьво и оз. Удомля в процессе эксплуатации АЭС стали мезотрофными. На оз. Удомля сильно заросла литораль северного берега около устья р. Тихомандрицы, а на оз. Песьво — район устья р. Сьучи. Наибольшие заросли макрофитов были описаны в северной части оз. Удомля около с. Гарусова (площадью 100×25 м), устья Тихомандрицы и дачи «Чайка» (350×30 м). В устьях р. Тихомандрицы и Сьучи — сплошные заросли вдоль берега. Здесь на мелководье преобладают осоки, хвощ приречный, сусак зонтичный, стрелолист обыкновенный, элодея канадская, тростник обыкновенный, белокрыльник болотный. В поясе плавающих и погружённых макрофитов шириной 15—30 м преобладают кубышка жёлтая и рдест блестящий. Такие же большие площади вод-

ной растительности имеются на оз. Песьво, особенно в устье р. Сьючи. Вообще же массовые виды высшей водной растительности составляют обширный перечень: хвощ приречный, роголистник тёмно-зелёный, кувшинка белоснежная, кубышка жёлтая, рдест гребенчатый, рдест плавающий, рдест блестящий, сусак зонтичный, телорез алоевидный, элодея канадская, стрелолист обыкновенный, ряска трёхдольная, горец земноводный, тростник обыкновенный, уруть колосистая, вахта трёхлистная (Виноградов, Архангельский, 1999б).

Площади зарастания на оз. Удомля и оз. Песьво составляют в разные годы до 10% от площади водоёмов. Средняя биомасса макрофитов — 330 г/м², на литорали она достигает 2960 г/м². За вегетационный период в 1985—1987 гг. в озёрах продуцировалось 4,5—5,59 г/м³ фитопланктона. Зоопланктонная масса колеблется по годам в озёрах от 2,4 г/м³ (в средний по водности год) до 5,0 г/м³ (в маловодный год). В целом заметно влияние АЭС на снижение продуктивности зообентоса в озёрах-охладителях. Так, биомасса зообентоса в оз. Удомля достигала в 1971—1982 гг. в среднем 1,8 г/м², в оз. Песьво — 3,04 г/м², а в 1986—1989 гг. соответственно 1,04—1,081 и 0,325—0,66 г/м² (Виноградов, Архангельский, 1999б).

Город Удомля и КАЭС являются также основными источниками химического загрязнения озёр Песьво и Удомля. Основными загрязняющими веществами, поступающими с очистных сооружений с превышением предельно-допустимой концентрации являются азот аммонийный, нитриты, БПК — 5 (Доклад..., 1999). По отдельным показателям химического и теплового загрязнения вода в озёрах—охладителях находится в пределах критических значений. Поэтому необходима организация на данных водоёмах автоматического контроля за её качеством.

В связи со строительством и пуском в 2004 г. третьего энергоблока возникала проблема водообеспеченности КАЭС. Подходящим вариантом для охлаждения блока явились бы озёра Удомля, Песьво и Кезадра. Однако схема с привлечением вод оз. Кезадра строго отвергалась, так как это озеро относится к особо охраняемым природным территориям (акваториям). В то же время вовлечение оз. Кезадра в систему водоснабжения КАЭС привело бы к гибели большой популяции полушника щетинистого *Isoëtes setacea* Lam. (*I. echinospora* Durieu), занесённого в Красную книгу РФ и Красную книгу Тверской области (Красная книга..., 2002). Впервые данный вид обнаружен на оз. Кезадра в 1992 г. (Сорокин, Старикова, 1994). Полушник щетинистый произрастает практически вдоль всего берега на глубине от 0,15 до 1,0 м, достигая максимального обилия на глубине 0,6—0,7 м. Интересно, что здесь вид не заходит глубже пояса тростника обыкновенного и не образует подводных лугов. В некоторых местах он выходит на берег. Кроме того, на мелководьях северо-западной части озера растения почти полностью погружены в ил. Всё это свидетельствует о неустойчивом состоянии популяции.

Дело, видимо, в том, что в 1950-е гг. на р. Кеца, вытекающей из озера, была поставлена плотина, поднимавшая уровень воды в озере на 0,6—1,0 м. В результате затопления и размыва берегов усилились эвтрофикация и заиливание озера. Подводные полушниковые луга были, вероятно, погребены под слоем ила. Полушник мог начать осваивать вновь образовавшиеся мелководья. Однако в 1960-е гг. плотина разрушилась, уровень воды понизился и оказавшаяся на берегу часть популяции погибла. Дальнейшее изменение гидрологического режима может привести к полному исчезновению описываемой популяции, в случае вовлечения оз. Кезадра в систему водоснабжения КАЭС.

Учитывая большую потенциальную опасность КАЭС и её расширение до трёх блоков, необходимо ежегодно проводить мониторинговые исследования загрязнения окружающей среды в зоне влияния станции. Это связано с тем, что если нагрузки на экосистему будут превышать допустимый предел, то она разрушится и превратится в фактор дестабилизации экологической обстановки и нарушения функционирования сложившейся системы природопользования. Экономически более эффективный путь — обеспечение условий для саморегуляции природных систем. На практике это реализуется путём создания системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

Научное обоснование ландшафтно-экологической реабилитации, планирование и обоснование систем ООПТ, является основным научным направлением исследований кафедры экологии Тверского государственного университета, осуществляемым в Тверской области более 15 лет. В частности, в Удомельском районе в 1991 г. были проведены работы по проверке современного состояния и научному обоснованию особо охраняемых территорий (Информационный отчёт..., 1991). В настоящее время кафедрой экологии по заказу Главного управления природных ресурсов и охраны окружающей среды Министерства природных ресурсов по Тверской области (ГУПР МПР) ведётся Государственный кадастр ООПТ Тверской области, где постоянно обновляются сведения об ООПТ Удомельского района. К настоящему времени в Удомельском районе образовано 38 ООПТ, включая 23 государственных природных заказника (ГПЗ) и 15 памятников природы. Наиболее крупной ООПТ района является ГПЗ в районе Калининской АЭС (20-ти километровая зона), образованный решением Адми-

нистрации Тверской области № 751-р от 28 августа 1995 г. (Государственный кадастр). На территории данного заказника находятся помимо озера Кезадра ещё 4 озера, имеющие статус «государственные памятники природы» (озёра Рогозно, Кубыча, Сестрино, Волчино).

Эти озёра имеют определённую природоохранную ценность. На берегу произрастают наиболее уязвимые виды, занесённые в Красную книгу Тверской области, а также широко распространены группы прибрежно-водной и истинно-водной растительности (рдест плавающий *Potamogeton natans* L., кувшинка белоснежная *Nymphaea candida* J. Presl., кубышка жёлтая *Nuphar lutea* (L.) Smith, популяции горца земноводного *Polygonum amphibium* L. и камыша озёрного *Scirpus lacustris* L. и другие растения). Важно отметить произрастание здесь кувшинки белой *Nymphaea alba* L. — вида, занесённого в Красную книгу Тверской области (Красная книга..., 2002).

Заслуживает внимания, но требует проверки, информация о местообитании в Удомельском р-не ещё двух охраняемых водных макрофитах, занесённых в Красную книгу Тверской обл. Это каулиния тончайшая *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel. (вид обнаружен на границе с Вышневолоцким р-ном на оз. Островно) и рогульник плавающий *Trapa natans* L. s.l. (встречается также в стоячих мелких водоёмах) (Виноградов и др., 1999).

В перспективах развития электростанции необходимо учитывать динамику видового состава водных макрофитов и гарантировать сохранение их популяций, особенно редких и находящихся под угрозой исчезновения.

Список литературы

- Бай Т. П. Калининская атомная электростанция. Тверь: Русская Торговая Марка, 2004.
- Виноградов Б. К., Архангельский Н. А. Географическое положение района // География Удомельского района: Монография. Тверь, 1999а. С. 13—15.
- Виноградов Б. К., Архангельский Н. А. Гидрография // География Удомельского района: Монография. Тверь, 1999б. С. 102—121.
- Виноградов Б. К., Пронина В. Г., Коробков А. Г. Экологическое состояние территории // География Удомельского района: Монография. Тверь, 1999. С. 304—316.
- Государственный кадастр особо охраняемых природных территорий Тверской области. Удомельский район. С. 333—346.
- Доклад о состоянии окружающей среды Тверской области в 1998 году / Государственный комитет по охране окружающей среды Тверской области. Тверь, 1999.
- Информационный отчёт за период 1.06.91—31.07.91 по теме: «Научное обоснование ООПТ Тверской обл. / Инженерный центр «Энергия» при Твер. гос. ун-те; Науч. рук. А. С. Сорокин. Удомельский р-н. Тверь, 1991. 80 с. Рукопись в архиве каф. экологии ТвГУ.
- Красная книга Тверской области / Ред. А. С. Сорокин. Тверь: ООО «Вече Твери», ООО «Издательство АНТЭК», 2002. 256 с., ил.
- Сорокин А. С., Старикова Н. Х. О новых местообитаниях видов рода *Isoetes* L. в Тверской области // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1994.

ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ ТЯЖЁЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

В. И. Ипатова, А. Г. Дмитриева

МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т
119992 г. Москва, Воробьевы горы, д. 1, кор. 12. E-mail: viipatova@hotmail.com

Тяжёлые металлы — группа металлов с плотностью выше 5,0 г/см³ (Cd, Cr, Hg, Pb, Al, Ag, Sn и др.), большинство из которых являются загрязнителями окружающей среды. Их присутствие в атмосфере, почве и воде даже в следовых концентрациях, а также биоаккумуляция по пищевой цепи могут вызывать серьёзные проблемы практически у всех организмов. Многие тяжёлые металлы из группы микроэлементов при концентрациях, превышающих физиологические потребности растений, проявляют токсические свойства и поэтому рассматриваются как стрессовый фактор по отношению к растительным организмам.

Высшие водные растения являются одним из основных компонентов пресноводных экосистем и способны накапливать тяжёлые металлы до уровней, намного превышающих их физиологические потребности, причём накопление металлов пресноводными растениями на порядок и

более выше, чем морскими (Саенко, 1992). Водные макрофиты, особенно элодея канадская, ряд видов рдестов, стрелолист, болотник поглощают некоторые металлы (например, медь) в большей степени, чем наземные растения.

Мишенями воздействия металлов являются все уровни организации растительной системы. На уровне целого растения место действия зависит от того, как они поступают в окружающую среду или растение. Если загрязнение воздушного происхождения, небольшая порция металлов может прямо поступать в надводные части высшего растения, а в водной среде поглощение металлов может осуществляться всей поверхностью подводных частей растения, но в большей степени через корневую систему. Металлы могут быстро проникать в побеги апопластическим путём, который поддерживается за счёт транспирации. Поэтому как корни, так и побеги или ткани листьев могут быть первичными целями для действия металлов. На молекулярном уровне деструктивный эффект металла выражается в уменьшении активности ряда энзимов, принимающих участие в синтезе хлорофилла, энзимов темновой фазы фотосинтеза, энзимов антиоксидантной системы и некоторых других. Тяжёлые металлы влияют также на функционирование более сложных структур, например, мембран клетки, прямо взаимодействуя с их белковыми или липидными элементами или непрямо изменяя их химический состав, что нарушает целостность мембран.

Токсичные тяжёлые металлы, попадая в ткани растений, ингибируют большинство физиологических процессов на всех уровнях метаболизма. Продолжительность этих эффектов сильно зависит от концентрации ионов металла и чувствительности или толерантности растения. Любые процессы синтеза и клеточного гомеостаза подвержены действию тяжёлых металлов: изменение проницаемости мембраны, поглощение воды и ионов и их транспорт, транспирация, выделение корневых экссудатов, активность энзимов, азотный метаболизм, фотосинтетические процессы, дыхание, деление клеток.

Симптомы токсичности тяжёлых металлов могут быть разделены на видимые и определяемые только измерением. Первым симптомом токсичности является ограниченный рост целого растения. Часто металлы вызывают видимые морфологические изменения. Одним из наиболее обычных симптомов токсичности является хлороз листьев, вызванный уменьшением концентрации хлорофилла. Концентрация хлорофилла может существенно влиять на функционирование фотосинтетического аппарата и таким образом влиять на метаболизм целого растения, поэтому она является важным фактором в оценке токсичности и стресса, вызываемого различными стрессовыми факторами. В более серьёзных случаях появляются некротические пятна или происходит некроз тканей.

Нами изучены ростовые характеристики высшего водного растения *Elodea canadensis* Michx. при различных уровнях воздействия бихромата калия от 0,001 до 10 мг/л с учётом материальной кумуляции хрома разными частями растения. В течение 40 суток производили визуальную оценку состояния растений (изменение окраски, повреждение точек роста), учитывали выживаемость, а также прирост главного и боковых побегов, число боковых отростков, суммарный прирост растений, образование придаточных корней, определяли содержание пигментов, эффективность фотосинтеза и накопление хрома.

Токсический эффект $K_2Cr_2O_7$, оцениваемый по снижению суммарного прироста главного и боковых побегов *E. canadensis*, проявился во всём диапазоне исследованных концентраций. Сопоставление данных по накоплению хрома с ростовыми характеристиками элодеи показывает, что в присутствии различных концентраций бихромата калия механизмы накопления и выведения хрома разными частями растения различны. При самой высокой концентрации 10 мг/л наблюдалось значительное угнетение суммарного прироста, отсутствие придаточных корней, проявлялся хлороз, сопровождаемый некрозом нижней части стебля, на фоне высокого содержания хрома в растении. Наименьший токсический эффект выявлен при концентрациях 0,1 и 0,01 мг/л. При этом накопление хрома было самым низким. Однако при концентрации 0,1 мг/л происходило угнетение прироста главного побега и усиление прироста боковых, а при 0,01 мг/л более заметным было угнетение боковых побегов. В присутствии 10 и 1 мг/л бихромата калия происходило уменьшение содержания chl_a и chl_b , каротиноидов и увеличение содержания неактивной формы chl_a — феофитина, а также ингибирование эффективности фотосинтеза. Снижение максимума индукционной кривой быстрой флуоресценции chl_a под действием токсиканта свидетельствует о вероятности нарушения фотосинтетического электронного транспорта.

Выявлен «парадоксальный токсический эффект» при малой концентрации 0,001 мг/л (10^{-9} М) бихромата калия, при которой содержание хрома в стебле было почти в миллион раз выше, чем его содержание в среде, а токсический эффект был сопоставим с токсичностью концентрации 1 мг/л (10^{-6} М), что подтверждается сходной динамикой роста и близким уровнем накопления хрома растениями (Дмитриева и др., 2005). По-видимому, процесс выведения металла из клет-

ки при низких концентрациях его в среде весьма незначителен или даже может отсутствовать вообще, как и при очень высоких концентрациях. В осеннее-зимний период, когда процессы метаболизма растения замедляются, угнетающий эффект токсиканта по всем показателям проявляется сильнее, чем в летний.

В ответ на «металлический стресс» растительная клетка может прибегнуть к различным системам защиты. Первым барьером против стресса на уровне клеток является иммобилизация металла с помощью клеточных стенок, внеклеточных углеводов (слизь, каллоза) и внеклеточных экссудатов. Большую роль в устойчивости растений к тяжёлым металлам играет плазмалемма или путём редуцированного их поглощения, или путём стимуляции выведения излишка металлов, которые проникли внутрь клетки (De, 2000).

Если металл проник в клетку, немедленно активизируются системы, непосредственно связанные с метаболизмом серы, приводя в конечном счёте к продукции фитохелатинов (ФХ), которые, благодаря присутствию тиоловых групп цистеина, хелатируют ионы металлов. Продукция ФХ является широко распространённым механизмом детоксикации металлов у высших растений, а сами ФХ могут служить биомаркерами токсичности металлов (Keltjens, Van Beusichem, 1998). Значительную роль в детоксикации металлов и толерантности растений играет вакуолярная компартментализация. В вакуоле ФХ-комплексы диссоциируют и металл может образовывать комплексы с вакуолярными органическими кислотами и, возможно, аминокислотами. ФХ могут быть деградированы вакуолярными гидролазами и (или) возвращаться в цитоплазму и снова продолжать выполнять свою «челночную» роль. ФХ играют решающую роль в детоксикации металла при любом времени экспозиции и концентрациях в пределах от физиологически активной до гиперстрессовой. Однако высокий уровень ФХ у высших растений не является достаточным для полного завершения детоксикации металла.

При воздействии высокой температуры, солёности, засухе, тяжёлых металлов и других стрессовых факторов растительные клетки часто синтезируют теплошоковые белки (более общее название стрессовые белки). Они индуцируются высокими концентрациями металла, ограничивают и репарируют вызванное им повреждение клеточных белков, и особенно оказывают защитный эффект на мембраны клетки (Panaretou, Piper, 1992). При низких концентрациях металла ответ растения может быть больше связан с поддержанием клеточного гомеостатического равновесия. Механизмы комплексации металла с глутатионом в цитозоле и комплексация с органическими кислотами в вакуоле могут быть значительным ответом при экспозиции низкого уровня металла (Vögely-Lange, Wagner, 1996). Более высокий уровень воздействия требует дополнительных механизмов, как, например, ФХ и стрессовых белков.

У растений многие абиотические (в т.ч. тяжёлые металлы) и биотические факторы генерируют окислительный стресс, характеризующийся интенсивным синтезом активных форм кислорода, оказывающих деструктивное влияние на клеточные макромолекулы. Такие неблагоприятные изменения предупреждаются антиоксидантной системой клетки, состоящей из энзимов супероксиддисмутазы, каталазы, аскорбатпероксидазы и глутатион редуктазы и таких соединений, как аскорбиновая кислота, цистеин, глутатион, токоферол, каротиноиды, гидрохиноны и полиамины.

В соответствии с J. Levitt (1980) устойчивость растений к стрессору может быть результатом двух стратегий: избегание стресса и/или толерантность к нему. В первом случае растение избегает изменений, которые могут быть вызваны стрессовым фактором. Стрессовый фактор приводит к нарушению гомеостаза метаболизма путём обратимых или необратимых физических и/или химических изменений у растений. В то же самое время стрессор индуцирует прямо или косвенно ряд защитных механизмов у растений, приводящих к устранению этих изменений и восстановлению гомеостаза.

Зависимость ответа растений от дозы указывает, что такой ответ на низкие, средние и высокие уровни воздействия является очень сложным феноменом. Тяжёлые металлы вызывают целый ряд параллельных и (или) последовательных событий на молекулярном, физиологическом и морфологическом уровнях, на уровне растительных органов и целого растения. Все молекулярные, структурные и метаболические изменения на уровне клетки, тканей и органов ведут к макроскопическим изменениям растения. Эти изменения приводят к ингибированию роста растения, что выражается в уменьшении их размера, массы целого растения или его органов и тканей. Клетка защищается от таких деструктивных процессов с помощью металл-детоксифицирующих и антиоксидантных систем.

В ответе растения на «металлический стресс» одновременно могут действовать различные механизмы, позволяющие им выживать и быть толерантными к стрессовому загрязнению окружающей среды тяжёлыми металлами. Адаптивная толерантность обеспечивается различными не-

специфическими механизмами детоксикации, которые существуют у всех растений и основаны на гомеостатических процессах, и специфическими механизмами для специфических металлов у отдельных видов высших растений. Ответ растения на присутствие металла может быть достаточно быстрым и включает изменения генной экспрессии, а переход от такого ответа к металлоторолантности растения основывается на длительном действии отбора, который может повышать частоту одного или нескольких генов.

Список литературы

- Дмитриева А. Г., Инатова В. И. и др. Реакция *Elodea canadensis* Michx. на загрязнение хромом среды обитания // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. 2005 (в печати).
- Саенко Г. Н. Металлы и галогены в морских организмах. М.: Наука, 1992. 199 с.
- De D. N. Plant cell vacuoles. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing. 2000.
- Keltjens W. G., van Beusichem M. L. Phytochelatins as biomarkers for heavy metal toxicity in maize: single metal effects of copper and cadmium // J. Plant Nutr. 1998. Vol. 21. P. 635—648.
- Levitt J. Responses of plants to environmental stress. New York: Academic Press, 1980.
- Panaretou B., Piper P. W. The plasma membrane of yeast acquires a novel heat shock protein (hsp 30) and displays a decline in proton-pumping ATPase levels in response to both heat shock and the entry to stationary phase // Eur. J. Biochem. 1992. Vol. 206. P. 635—640.
- Vögeli-Lange R., Wagner G. J. Relationship between cadmium, glutathione and cadmium-binding peptides (phytochelatins) in leaves of intact tobacco seedlings // Plant Sci. 1996. Vol. 114. P. 11—18.

О ФАКТОРАХ ФЛОРОГЕНЕЗА НА АКВАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ В УСЛОВИЯХ УРБАНОСРЕДЫ

О. А. Капитонова

Удмуртский государственный университет
426034 г. Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 1. E-mail: karoa@uni.udm.ru

В последнее время всё большее внимание исследователей привлекают к себе процессы трансформации природных экосистем под воздействием деятельности человека, особенно усилившиеся в последние столетия. В первую очередь это связано с обеспокоенностью учёных продолжающейся деградацией естественных природных комплексов, загрязнением экосистем, сокращающимся биоразнообразием, уменьшением количества ресурсной базы используемых человеком видов. Но не меньший интерес вызывает и другая сторона этих процессов. С явлениями антропогенного вмешательства в природу связано, например, обогащение нарушенных сообществ синантропными, в том числе аллохтонными, видами, которые легко входят в трансформированные экосистемы, замещая собой виды исчезнувшие. Кроме того, нарушенные человеком экосистемы, как правило, содержат в своём составе большое количество гибридогенных таксонов, которые успешно закрепляются в местах, где ценоотические связи значительно ослаблены вследствие усиленного прессинга со стороны человека. Таким образом, в антропогенно трансформированных экосистемах наряду с процессами видового обеднения, наблюдаются противоположные процессы их видового обогащения.

Наиболее чётко эти взаимосвязанные явления проявляются в урбанизированных условиях, где природные экосистемы тесно соприкасаются с антропогенно нарушенными, а «открытость» городов создаёт подходящие условия для внедрения в городскую среду адвентивных видов. Это, по-видимому, одинаково справедливо как для животного населения городов (Клауснитцер, 1990), так и для сообществ растительных организмов (Ильминских, 1998). Для последних важным фактором является высокая степень гетерогенности городской среды, что обуславливает произрастание в черте города видов, входящих в различные экотипологические комплексы.

Исследователи городских флор чаще всего акцентируют своё внимание на наземных растениях, считающихся наиболее показательными при выявлении закономерностей формирования и развития растительного покрова урбанизированных территорий. Наряду с этим в пределах любого города встречаются участки, которые по тем или иным причинам не входят в застроенную часть города. Чаще всего, это овраги, выходы родников, мелководья прудов, водохранилищ, рек, заболоченные поймы и другие «неудобья» — всевозможные заболоченные и обводнённые местообитания, требующие дополнительных усилий для их освоения. Виды растений, обитающие в подобных аквальных местообитаниях, оказываются, таким образом, в своеобразных «рефугиумах»,

в какой-то степени защищающих их от негативного влияния человека. Тем самым поддерживается стабильность этих экосистем и видовое разнообразие в пределах урбаноcреды. Однако, несмотря на значительное число работ, появившихся в последнее время и посвящённых изучению городских флор, виды растений, входящие в состав водных и прибрежно-водных экотопов, рассматриваются исследователями в «общем списке» без их дифференциации и проведения отдельного анализа. Как следствие, гидрофильная флора урбанизированных ландшафтов является практически не исследованной — известны лишь единичные работы в малодоступных изданиях. Следует заметить, что даже в обзорной работе Г. Ю. Морозовой с соавторами, посвящённой рассмотрению проблем флорогенеза, ценогенеза и динамики структуры популяций растений в городах (Морозова и др., 2003) ни словом не упоминается о группе макрофитов как составной части городской флоры. Между тем, интенсивный рост городов вызывает необходимость всестороннего изучения флористических комплексов, складывающихся в ходе урбанизации, с целью разработки обоснованных методов управления процессами их формирования, рационального использования и охраны, поскольку, как это показано некоторыми авторами (Куваев и др., 1992; Березуцкий, 1998; и др.), под влиянием антропогенных факторов первыми, наряду с редкими видами, исчезают виды водных и влажных местообитаний. Изучение и мониторинг гидрофильной компоненты флоры городов позволит дать рекомендации по сохранению биоразнообразия городов в целом, поскольку каждый из видов водной и прибрежно-водной флоры посредством трофических и иных взаимоотношений связан с множеством различных видов животных, грибов, микроорганизмов.

Нами на протяжении многих лет ведутся исследования макрофитной составляющей флоры ряда городов Удмуртской Республики (УР) с целью выявления и анализа взаимосвязей в системе «урбанизированная среда — водные и прибрежно-водные экосистемы». Анализ материалов, полученных в ходе систематического изучения растительного покрова аквальных местообитаний в урбаноландшафте, позволил выявить некоторые закономерности формирования, развития и функционирования гидрофильной компоненты флор городов таёжной зоны, расположенных на востоке Русской равнины.

Считается, что урбанизированная среда оказывает в целом отрицательное влияние на природные экосистемы, способствуя уменьшению биоразнообразия, снижению устойчивости экосистем и ухудшению качества среды. Вместе с тем, существуют данные, согласно которым в пределах урбанизированных ландшафтов может наблюдаться феноменальное явление возрастания флористического разнообразия. Как показано Н. Г. Ильминских (1998), причиной тому может служить явление так называемого «урбанозкотонного эффекта», возникающего вследствие наложения изначально существовавшего видового богатства, характерного для естественных природных рубежей, к которым чаще всего и приурочены старинные города, и антропогенно обусловленного обогащения флоры города в результате привноса аллохтонных видов и усиления в урбаносреде процессов гибридогенеза. Очевидно, следует ожидать, что водная и прибрежно-водная составляющие городской флоры также могут включать в себя виды, характерные как для природных экосистем, так и для преобразованных.

Сказанное выше в какой-то степени подтверждается обилием в городских водоёмах и водотоках различных гибридогенных таксонов, что весьма характерно для водных экосистем, подверженных хозяйственной деятельности (Краснова, Кузьмичёв, 1990; Папченков и др., 1998; и др.). Не составляя исключения в этом и города УР. Анализ флористических данных по ним свидетельствует о том, что гибридогенные виды водных и прибрежно-водных растений не являются редкими в урбаносреде. Из наиболее часто встречающихся в городских аквальных местообитаниях нототаксонов можно отметить различные гибридные рдесты (*Potamogeton* × *acutus* (Fisch.) Papch., *P.* × *babingtonii* A. Benn., *P.* × *nerviger* Wolfg., *P.* × *salicifolius* Wolfg. и др.), рогозы (*Typha* × *glaucia* Godron, *T.* × *smirnovii* E. Mavrodijev), кувшинковые (*Nuphar* × *spenneriana* Gaudin, *Nymphaea* × *borealis* E. Camus).

Возможно, проявлением «урбанозкотонного эффекта» можно объяснить и произрастание в городской черте редких для региона видов макрофитов. Например, на территории УР только из г. Сарапула известен *Ceratophyllum submersum* L. Из двух известных в республике местонахождений *Petasites frigidus* (L.) Cass. одно приурочено к г. Глазову, а второе — к окрестностям этого города. Лишь в окрестностях г. Глазов и г. Камбарка встречен *Elatine hydropiper* L., а *Nuphar pumila* (Timm) DC. обнаружен только в трёх пунктах, в том числе в г. Воткинск и п.г.т. Пудем. Все известные местонахождения «краснокнижного» для Удмуртии вида *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link приурочены к городам: Ижевску, Воткинску и Камбарке.

Известно, что в городах повышенное флористическое разнообразие обуславливается многочисленными адвентивными видами, для которых в урбаносреде складываются весьма благоприятные условия. Так, флора г. Ижевска насчитывает свыше 1340 видов, из которых почти половина яв-

ляются заносными (Ильминских и др., 1998). Число адвентивных видов макрофитов, известных для УР, характеризуется гораздо более скромными цифрами, однако некоторые из них обладают значительным потенциалом для захвата новых пространств. Этому способствует наличие в пределах городов специфических местообитаний, в том числе водных, не характерных для естественных экосистем.

Подобные экотопы, к которым, в частности, можно отнести водоёмы на шлакоотвалах металлургических предприятий, водоёмы и водонасыщенные грунты на территории свалок, в т.ч. грязного снега с городских улиц, характеризующиеся высокой минерализацией среды, мелиоративные каналы, канавы вдоль дорог и т.д., могут служить своеобразным плацдармом, где происходит становление и развитие гидрофильной составляющей городской флоры. К таким участкам тяготеют не только адвентивные виды макрофитов (*Juncus gerardii* Loisel., *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile, *Typha laxmannii* Lepeschin и др.), но и апофиты, которые находят определённые преимущества при обитании на нарушенных экотопах (*Alisma plantago-aquatica* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna minor* L., *Potamogeton pectinatus* L., *Typha latifolia* L. и др.). Следует отметить, что именно апофиты, многие из которых отличаются высокой толерантностью к воздействию антропогенных факторов, представляют собой основу водных и прибрежно-водных сообществ загрязнённых экотопов, преобладающих в урбанизированных ландшафтах.

Некоторые редко встречающиеся в регионе виды, тяготеющие к тем или иным специфическим местообитаниям, также находят здесь вполне приемлемые для себя условия. Например, виды, предпочитающие засоленные переувлажнённые экотопы (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel. и др.), могут в массе размножаться на нарушенных высокоминерализованных участках, весьма характерных для урбанизированной среды.

Процесс повышения видового богатства флоры городов усиливается также интродукцией декоративных растений, часть из которых способна сбегать из культуры, длительное время удерживаясь во флоре без помощи человека и образуя группу так называемых эргазиофитов. Так, известно немало примеров находок аквариумных видов растений, неплохо приспособившихся к водным местообитаниям городских населённых пунктов (*Elodea densa* Caspary, *Vallisneria spiralis* L. и др.). В пределах УР из этой группы растений следует, прежде всего, упомянуть *Mimulus guttatus* DC., культивируемый вид североамериканского происхождения, известный в регионе по единственной находке в окрестностях г. Ижевска (Туганаев, Пузырёв, 1988). По-видимому, способен сбегать из мест культуры и *Iris pseudacorus* L., в большей степени характерный для южных районов УР, но изредка встречающийся и по нарушенным местообитаниям в пределах урбано- и субурбаносреды.

В целом, можно отметить, что гидрофильная составляющая растительного покрова городов реагирует на антропогенный прессинг выпадением наиболее чувствительных элементов, ослаблением биоценологических связей большинства аборигенных видов-урбанофобов, упрочением ценологических позиций апофитов и вхождением в состав флоры нарушенных биотопов адвентивных, культивируемых, а также гибридогенных таксонов.

Список литературы

- Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8—19.
- Ильминских Н. Г. Экотонный эффект и феномен урбаногенной флористической аномалии // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Материалы IV рабочего совещания по сравнительной флористике. СПб., 1998. С. 233—243.
- Ильминских Н. Г., Баранова О. Г., Пузырёв А. Н. Конспект флоры г. Ижевска и его окрестностей // Природа Ижевска и его окрестностей. Ижевск: Удмуртия, 1998. С. 81—169.
- Клауснитцер Б. Экология городской фауны: Пер. с нем. М.: Мир, 1990. 246 с.
- Краснова А. Н., Кузьмичёв А. И. Флора озёр Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоёмов бассейна Волги. Л., 1990. С. 95—109.
- Куваев В. Б., Шелгунова М. Л., Константинов Л. К. Флора окрестностей Знаменского: Опыт длительного мониторинга и сохранения урбанизируемой флоры Подмосковья. М.: Наука, 1992. 358 с.
- Морозова Г. Ю., Злобин Ю. А., Мельник Т. И. Растения в урбанизированной природной среде: формирование флоры, ценогенез и структура популяций // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 2. С. 166—180.
- Патченко В. Г., Бобров А. А., Гарин Э. В. О некоторых флористических находках в Тверской и Ярославской областях // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 140—143.
- Туганаев В. В., Пузырёв А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1988. 128 с.

О МАЛОИЗВЕСТНЫХ ВИДАХ РОГОЗОВ (*TYPHA* L.) ВО ФЛОРЕ ВЯТСКО-КАМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

О. А. Капитонова, Г. Р. Дюкина

Удмуртский государственный университет
426034 г. Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 1. E-mail: karoa@uni.udm.ru

В результате последней ревизии рода рогоз (*Typha* L.) для территории России Е. В. Мавродиевым (1999) выделено 19 таксонов видового ранга. Анализ материалов, собранных нами в пределах Вятско-Камского междуречья (ВКМ), позволил выявить произрастание в данном регионе шести видов рогозов, входящих в три секции, ставшие уже традиционными для рода *Typha* (Леонова, 1979; Цвелёв, 1984), и две нотосекции, предложенные Е. В. Мавродиевым и Ю. Е. Алексеевым (1998) и Е. В. Мавродиевым (2000). Представляется вполне логичным включение межсекционных гибридных таксонов в отдельные нотосекции, поэтому систему рогозов, произрастающих в пределах ВКМ, приводим с учётом этих предложений.

I. Sect. *Typha*

1. *T. latifolia* L.

2. *T. intermedia* Schur.

II. Sect. *Bracteolatae* Graebner

3. *T. angustifolia* L.

III. Sect. *Engleria* (Leonova) Tzvel.

4. *T. laxmannii* Lepechin

IV. Nothosect. *Typhaolatae* E. Mavrodijev et Yu. Alekseev

5. *T. × glauca* Godron (*T. angustifolia* × *T. latifolia*)

V. Nothosect. *Typheria* E. Mavrodiev

6. *T. × smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* × *T. laxmannii*)

Наиболее широкое распространение в ВКМ имеют два вида — рогоз узколистный (*T. angustifolia*) и рогоз широколистный (*T. latifolia*). Первый из них, экологически привязанный к озёрным экосистемам, заселяет в регионе преимущественно прибрежные зоны водохранилищ и прудов, где он может заходить в воду на глубину до 2 м, образуя чистые заросли. Характерными местообитаниями второго вида являются окраины болот, затопленные луга, заболачивающиеся днища балок, пойменные водоёмы, мелководья рек, берега ручьёв, увлажнённые вторичные местообитания, где он также способен образовывать обширные монодоминантные сообщества.

Ещё один вид — *T. laxmannii* — в настоящее время проявляет явную тенденцию к расширению своего ареала в северном направлении и уже известен во многих регионах как адвентивное включение во флору. В частности, произрастание этого вида отмечено для Ленинградской (Цвелёв, 2000), Тверской (Нотов и др., 2002) и Рязанской (Щербаков и др., 2004) областей, Республики Татарстан (Бакин, Ситников, 2005), где он встречается по разнообразным нарушенным увлажнённым местообитаниям. В пределах ВКМ большинство находок рогоза Лаксмана также связано с вторичными экотопами, причём наиболее северное местонахождение его в регионе отмечено в окрестностях г. Глазов (Капитонова, 2002). На юге рассматриваемой территории, в пойме среднего течения р. Кама, *T. laxmannii* может встречаться также и в составе естественных сообществ макрофитов. Здесь рогоз Лаксмана, экологически связанный с заболоченными лугами и пойменным аллювием, является достаточно обычным компонентом прибрежно-водных экосистем. Участие этого лесостепного вида в формировании сообществ прибрежно-водных растений на юге лесной зоны может отражать общую тенденцию развития флоры данного региона и рассматриваться как пример расширения естественных ареалов южных видов к северу с использованием ими удобных миграционных коридоров, к которым, в частности, относятся долины крупных рек.

Остальные три вида рогозов из числа отмеченных нами для ВКМ, распространены в регионе не так широко, в отличие от приведённых выше, и, по-видимому, являются для исследователей менее известными.

Рогоз промежуточный (*T. intermedia*) был впервые указан для территории России (юго-восток Восточной Европы и Кавказ) Е. В. Мавродиевым (1999). Им же отмечается, что ареал данного вида требует дальнейшего изучения. В настоящее время *T. intermedia* известен также с Северо-Запада России (Цвелёв, 2000), из Тамбовской (Сухоруков, 2001) и Астраханской (Лактионов, 2002) областей. По нашим данным, на территории ВКМ данный вид не является редким.

По-видимому, ранее он принимался за нетипичную форму рогоза широколистного, от которого отличается, как правило, более узкими зелёными или сизо-зелёными листьями и небольшим промежутком до 7—8 мм между женской и мужской частями соцветия. Экотопологически он также сходен с рогозом широколистным, нередко встречается в пределах его сообществ, занимая обычно периферийные участки ценозов. Рогоз промежуточный тяготеет к нарушенным местообитаниям, произрастая в канавах вдоль дорог, на мелководных искусственных водоёмах, на других нарушенных обводнённых участках. Формирование больших зарослей растениями этого вида в пределах исследованного региона нами не отмечалось.

Новым видом для флоры ВКМ является рогоз сизый (*T. × glauca*) — таксон гибридного происхождения, родительскими видами которого являются *T. angustifolia* и *T. latifolia*. Как правило, это крупные, иногда даже мощные растения, достигающие в высоту 2,0—2,5 м. От рогоза широколистного они обычно отличаются более узкой зелёной листовой пластинкой, хотя она может достигать и значительной ширины (до 20 мм), расставленными на 2—3 см и более женским и мужским соцветиями, наличием прицветников у женских цветков, пыльцой, состоящей преимущественно из монад, к которым в разной степени примешиваются диады, триады и тетрады. К главным отличительным признакам гибридных растений от второго родительского вида можно отнести почти полную стерильность пыльцы, отсутствие прицветников у части женских цветков, в целом более широкое рыльце. Иногда женская и мужская части общего соцветия плотно соприкасаются. Выросты на оси зрелого женского соцветия варьируют по длине, но в целом какая-то их часть всегда длиннее, чем у *T. angustifolia*, и короче, чем у *T. latifolia*.

Ареал рогоза сизого захватывает большую часть внетропических зон северного полушария, примерно совпадая с областью перекрыwania родительских видов (Мавродиев, Алексеев, 1998). Он встречается практически по всей Западной Европе и в Северной Америке. В отечественных определителях и флорах этот рогоз отсутствует, однако, без сомнений, он произрастает также и во многих районах России. Так, А. Н. Краснова (1999) приводит его для Вологодской области. В. Г. Папченковым (1993) этот таксон указывается для Республики Татарстан. Н. Н. Цвелёв (2000) говорит о возможной находке *T. × glauca* на территории Северо-Запада России. По нашим данным, рогоз сизый спорадически встречается по всей территории ВКМ. В настоящее время известно 8 местонахождений этого нотовида в регионе, причём большинство находок было сделано на нарушенных биотопах, что согласуется с мнением ряда авторов о предпочтении им вторичных местообитаний (Мавродиев, Алексеев, 1998). Чаще всего рогоз сизый встречается в смеси с родительскими видами, но может образовывать и значительные монодоминантные сообщества, встречаясь на различных глубинах.

На территории ВКМ нами выявлен ещё один вид гибридного происхождения — рогоз Смирнова (*T. × smirnovii*), до этого известный лишь из Волгоградской области и с территории Наурзумского государственного заповедника (Казахстан) (Мавродиев, 2000). Родительскими видами этого таксона являются *T. laxmannii* и *T. latifolia*. Это достаточно высокое (до 2 м) растение с широкими зелёными листьями, обычно расставленными до 5—6 см мужскими и женскими соцветиями, ромбическими, более или менее городчатыми по краю рыльцами, почти полностью стерильной пыльцой, состоящей из тетрад или монад, к которым примешиваются диады и триады. Характерной особенностью растений этого вида является удлинённое мужское соцветие, которое может до 1,5 раз превышать длину женского соцветия.

Проведённые нами исследования свидетельствуют о том, что рогоз Смирнова не является редким для ВКМ таксоном. В настоящее время известно более 10 местонахождений этого вида по всему исследованному региону. Он встречается по разнообразным, как правило, антропогенно-нарушенным местообитаниям (прибрежья прудов, влажные обочины дорог, канавы и др.), нередко в смеси с родительскими видами. В ряде мест были отмечены и монодоминантные сообщества рогоза Смирнова, активно размножающегося вегетативным способом. По-видимому, он более адаптирован к антропогенному влиянию, чем рогоз Лаксмана, и способен произрастать в большем диапазоне воздействия экологических факторов, что и определяет его достаточно широкое распространение в регионе. Вместе с тем, он менее конкурентоспособен по сравнению с рогозом широколистным, в связи с чем нередко оттесняется последним на периферийные участки совместных ценозов, а также менее благоприятные экотопы, характеризующиеся, например, меньшей увлажнённостью субстрата.

Таким образом, одним из результатов изучения рода *Typha* на территории ВКМ являются находки ранее неизвестных в регионе видов. Обобщение материалов по хорологии и эколого-фитоценотическим особенностям произрастающих в ВКМ рогозов позволило выявить ряд законо-

мерностей их распространения в пределах исследованной территории, предпочтения специфических местообитаний и отношения к факторам антропогенного происхождения.

Список литературы

- Бакин О. В., Ситников А. П. Новые и редкие в Татарстане виды сосудистых растений // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 66—71.
- Капитонова О. А. О распространении рогоза Лаксмана в Удмуртии // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Тез. докл. XII Междунар. конф. молодых учёных. Борок, 2002. С. 7—8.
- Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северодвинской водной системы. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 1999. 200 с.
- Лактионов А. П. Новые и редкие таксоны флоры Астраханской области и северо-западного Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 60—61.
- Леонова Т. Г. Семейство Рогозовые // Флора европейской части СССР. Т. IV. Л.: Наука, 1979. С. 326—330.
- Мавродиев Е. В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 19 с.
- Мавродиев Е. В. *Typha* × *smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* L. s. str. × *T. laxmannii* Lepechin) и некоторые другие гибридные рогозы с территории юго-востока России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 4. С. 65—69.
- Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е. О диагностике и систематическом положении *Typha* × *glauca* Godron (*Typha angustifolia* L. × *T. latifolia* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 51—54.
- Нотов А. А., Шубинская Н. В., Маркелова Н. Р., Плетнев Д. М., Спирина У. Н. Новые и редкие адвентивные растения Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 47—48.
- Папченко В. Г. О новых и редких видах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 73—79.
- Сухоруков А. П. Дополнение к флоре Тамбовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 65—66.
- Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 232—242.
- Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
- Щербяков А. В., Девятов А. Г., Барзионова Т. В. Находки редких видов водных сосудистых растений на востоке Рязанской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 3. С. 77—78.

К ВОПРОСУ ОБ ОСОБЕННОСТЯХ БИОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МАКРОФИТОВ В УСЛОВИЯХ ТЕПЛООВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД

О. А. Капитонова, С. Р. Тукманова

Удмуртский государственный университет
426034 г. Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 1. E-mail: karoa@uni.udm.ru

Проблема изучения влияния теплового загрязнения на биологические системы входит в число приоритетных задач, стоящих сегодня перед научным сообществом. Нарушение термического режима среды обитания является одним из наиболее распространённых антропогенных факторов, с которым сталкиваются водные организмы. Актуальна эта проблема и для водоёмов и водотоков Удмуртской Республики (УР), подвергающихся загрязнению подогретыми сточными водами различных ТЭЦ. Тем не менее, в литературе практически нет сведений, касающихся оценки влияния теплового загрязнения на жизнедеятельность гидробионтов, обитающих в водных экосистемах региона. В этой связи нами была предпринята попытка анализа ряда биологических особенностей некоторых видов макрофитов в условиях теплового загрязнения поверхностных вод.

Исследования проводились в течение 2003 г. на акватории Ижевского водохранилища (г. Ижевск), подвергающегося загрязнению подогретыми стоками Ижевской ТЭЦ-1. Сбор материала осуществлялся с двух участков водоёма: в месте сброса подогретых вод (опытный участок) и в 1 км к северо-западу от опытного участка (контрольный участок). Отбирались пробы воды и донных отложений для химического анализа, который был выполнен в Центральной экологической лаборатории химического анализа Удмуртского госуниверситета по гостированным методикам. На обоих участках в течение всего срока исследований проводились многократные измерения температуры воды и воздуха.

В качестве объектов исследований были выбраны шесть видов макрофитов, встречающихся на обоих участках: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L., *Potamogeton lucens* L.,

Hydrocharis morsus-ranae L., *Lemna minor* L. и *Spirodela polyrhiza* (L.) Shleid. У растений модельных видов в пределах площадок описания учитывали проективное покрытие, биомассу, сезонное развитие. На живом материале изучали линейные размеры вегетативных и генеративных органов четырёх видов: у *P. australis* и *T. angustifolia* измеряли длину и ширину листовой пластинки и соцветий, у *L. minor* и *S. polyrhiza* — длину и ширину вегетативного тела (фронда) и длину корней. Часть образцов фрондов *L. minor* и *S. polyrhiza* фиксировали в 70%-ном этиловом спирте для проведения анатомического анализа по известным из литературы методикам (Захаревич, 1954; Николаевский, 1964; Мирославов, 1974; Васильев, 1988). Анатомическому анализу подвергали эпидермальную ткань на верхней стороне фрондов. При этом с помощью микроскопа МБД-1 при увеличении $\times 640$ с применением окулярного винтового микрометра МОВ-1-16 \times вели подсчёт числа основных эпидермальных клеток и устьиц на единице поверхности эпидермы, измеряли их длину и ширину. Стандартные укосы для определения надземной сырой и воздушно-сухой биомассы фитоценозов проводили дважды за весь период исследований (в июле и августе). По результатам всех анализов проведён стандартный статистический анализ (Ивантер, Коросов, 1992) с использованием персонального компьютера IBM PC. Статистическая обработка данных проводилась в программной среде Statistica v. 6.

Результаты химического анализа воды и донных отложений показали отсутствие существенных различий между двумя исследованными участками в уровне химического загрязнения. Таким образом, основным фактором, который оказывает определённое воздействие на растения изученных участков, является температура водной среды. Основные среднестатистические параметры температурного режима обоих участков отражены в табл. 1. Статистический анализ этих данных показал, что температура воды опытного и контрольного участков имеет достоверные различия при уровне значимости $p < 0,000001$.

Таблица 1. Статистические показатели температуры воды исследованных участков, °C

Исследованные участки	n	M \pm m	Lim (min—max)	σ
Опыт	19	27,58 \pm 1,54	14,0—36,0	6,71
Контроль	19	17,90 \pm 1,22	8,0—24,0	5,32

Чаще всего при изучении растительного покрова водоёмов, подвергающихся тепловому загрязнению, исследователи указывают на существенный сдвиг фаз развития гидрофитов. Полученные нами результаты в целом согласуются с литературными данными. Так, выявлено, что фенофазы исследованных нами видов, подвергающихся воздействию сбрасываемых подогретых вод, сдвинуты вперёд в среднем на 10—15 дней, причём сами фазы несколько укорачиваются, развитие растений происходит более интенсивно.

Некоторые авторы считают, что тёплые воды почти не влияют на годовую продуктивность сообществ макрофитов (Жукова, Лисицына, 1971). Данные, полученные нами в результате изучения накопления биомассы модельными видами гидрофитов и гелофитов, указывают на значительное превышение количества биомассы всех исследованных фитоценозов в зоне влияния подогретых вод по сравнению с растительной массой на контрольном участке, причём в обоих случаях максимальная фитомасса приходилась на август (табл. 2). Особенно существенна разница в фитомассе высокотравных гелофитов (ассоциация *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis*), при этом как сырая, так и воздушно-сухая биомасса гелофитов с опытного участка, отобранная в конце августа, достоверно отличалась от биомассы тех же видов на контрольном участке (соответственно при уровне достоверности $p = 0,0036$ и $p = 0,036$).

При изучении влияния подогретых вод на морфологическую структуру макрофитов не выявлено существенных различий во внешнем строении опытных и контрольных растений *L. minor* и *S. polyrhiza*. Однако это не касается площади фронда и длины корней. Первый показатель у ряски малой, выросшей на опытном участке, достоверно меньше ($p = 0,042$), чем у контрольной ряски, а длина корней опытных растений ряски, напротив, больше ($p = 0,00012$) по сравнению с контрольными растениями. Различаются по длине корней также опытные и контрольные растения многокоренника ($p = 0,002$) при отсутствии достоверных различий по другим изученным признакам. Можно предположить, что на величине морфометрических параметров рассматриваемых видов сказывается дефицит кислорода, растворимость которого в тёплой воде существенно снижается, а потребность в нём организмов повышается (Балашова и др., 1992), в силу чего энергетические ресурсы растения расходуются в основном на процессы самоподдержания («траты на дыхание»), а не на рост. В то же время увеличением длины корней у опытных растений может компенсироваться потеря поглощающей поверхности фронда. Это представляется важным в условиях дефицита кислорода в тёплой воде.

Таблица 2. Среднестатистические показатели биомассы изученных фитоценозов, г/м²

Ассоциации	Участок	n	Сырая биомасса	Воздушно-сухая биомасса
			29.07.2003 г.	
Typheto angustifoliae- Phragmitetum australis	опыт	20	2246,00 ± 158,23	564,00 ± 70,54
	контроль	20	1864,00 ± 73,05	432,00 ± 14,97
Lemno minori-Spirodeletum	опыт	16	482,00 ± 63,02	22,60 ± 3,55
	контроль	16	468,00 ± 28,00	21,20 ± 2,04
Potametum lucentis	опыт	16	1364,00 ± 171,76	230,50 ± 27,83
	контроль	16	1320,00 ± 157,89	229,00 ± 27,96
28.08.2003 г.				
Typheto angustifoliae- Phragmitetum australis	опыт	20	2860,00 ± 74,83	698,00 ± 64,84
	контроль	20	2180,00 ± 96,95	508,00 ± 17,72
Lemno minori-Spirodeletum	опыт	16	622,35 ± 103,73	33,60 ± 6,69
	контроль	16	520,00 ± 49,96	26,80 ± 3,48
Potametum lucentis	опыт	12	2346,67 ± 232,48	249,33 ± 26,19
	контроль	12	2186,67 ± 416,55	226,00 ± 45,71
Lemno-Hydrocharietum morsus-ranae	опыт	12	1567,60 ± 122,85	139,43 ± 12,90
	контроль	12	1441,20 ± 211,72	133,20 ± 25,08

Любопытные результаты были получены и при изучении особенностей морфологии гелофитов, произрастающих в зоне влияния подогретых вод. Выявлено, что повышенная температура водной среды действует благоприятно на рост и развитие *P. australis*, опытные растения которого достоверно (при $p < 0,05$) отличались от контрольных образцов более крупными размерами листьев и соцветий. В то же время обнаружено отрицательное влияние повышенной температуры воды на развитие генеративной сферы *T. angustifolia*, у которого опытные растения по сравнению с контрольными образцами имели меньшие размеры женского и мужского соцветий при высоком уровне значимости.

Различия в строении листьев опытных и контрольных растений исследованных видов макрофитов проявляются и на анатомическом уровне, причём наблюдается отчётливая тенденция уменьшения линейных размеров структурных элементов эпидермы и, как следствие, их более тесного расположения на единице поверхности у растений, подвергавшихся воздействию подогретых вод. Установлено достоверное увеличение плотности устьиц у *L. minor* ($p = 0,000017$) и *S. polyrhiza* ($p < 0,0000001$), а у первого вида, кроме того, уменьшение длины устьиц ($p = 0,00014$) и ширины основных эпидермальных клеток ($p = 0,009$). Отмеченные особенности анатомической структуры исследованных видов индицируют качество среды их обитания и указывают на торможение ростовых процессов в вегетативных органах гидрофитов под воздействием теплового загрязнения, что, несомненно, отражается и на процессах образования первичной продукции водоёма.

Таким образом, в результате проведённых нами исследований выявлено, что под влиянием повышенной температуры водной среды наряду с увеличением биомассы, а также опережением сезонного развития в среднем на две недели, наблюдаются статистически достоверные отклонения ряда анатомо-морфологических показателей изученных видов макрофитов, указывающие в большинстве случаев на стрессовую реакцию растений. Выявленные изменения в биологии исследованных видов носят неспецифический характер и могут иметь определённое биоиндикационное значение, указывая на общее ухудшение условий обитания растений, вызванное, в том числе, воздействием высокой температуры сбрасываемых вод.

Список литературы

- Балашова Н. Б., Никитина В. Н., Зимица Л. М., Сазыкина Т. Г. Многолетние изменения фитопланктона морского водоёма-охладителя Ленинградской АЭС // Экология. 1992. № 1. С. 17—19.
- Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. 208 с.
- Жукова Г. А., Лисицына Л. И. Влияние строительства Конаковской ГРЭС на растительность Мошкovichского залива // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1971. С. 18—22.
- Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. 1954. № 4. С. 65—75.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии: Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского гос. ун-та, 1992. 168 с.
- Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 184 с.
- Николаевский В. Г. К методике количественно-анатомического изучения влияния внешней среды на структуры вегетативных органов высших растений // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 6. С. 833—838.

РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ ФЛОРЫ ДНЕПРОВСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Г. А. Карпова¹, Л. Н. Зуб²

¹ Институт гидробиологии НАНУ

Украина, 04210 г. Киев, просп. Героев Сталинграда, д. 12

² Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАНУ

Украина, 04030 г. Киев, ул. Богдана Хмельницкого, д. 15. E-mail: lesya_zub@izan.kiev.ua

История создания каскада днепровских водохранилищ насчитывает без малого 50 лет. В результате зарегулирования реки практически на всём протяжении украинского участка Днепра (более 1000 км) были затоплены обширные массивы поймы и надпойменной террасы, что привело к гибели или трансформации большинства типичных для этого ландшафта растительных сообществ. Значительные изменения претерпела и высшая водная флора этого участка Днепра. Её становление в первые годы создания водохранилищ проходило за счёт фонда растений русла Днепра, его притоков, болот и пойменных водоёмов. В дальнейшем, по мере стабилизации гидрологического и гидробиологического режимов водохранилищ во флористическом комплексе происходили различные процессы: миграция отдельных видов, появление новых, изменение частоты встречаемости. По прошествии нескольких десятилетий можно говорить о некоторой стабилизации флористического комплекса днепровских водохранилищ и рассмотреть итоги его становления.

Анализируя многочисленные литературные источники можно заключить, что флора высших водных растений (в объёме, принимаемом К. К. Зеровым и И. Л. Кореляковой) р. Днепр до зарегулирования насчитывала 57 видов. В настоящее время по нашим и литературным данным для Запорожского водохранилища (Барановский, 2000) в каскаде днепровских водохранилищах отмечен 71 вид (см. табл.).

Изменение частоты встречаемости и ценотической роли видов. Большинство видов водной флоры характеризуется широкой экологической амплитудой. В связи с этим закономерно, что около половины списка видов (34 вида), которые были распространены на протяжении всего рассматриваемого участка Днепра до зарегулирования, сохранили своё присутствие и во всех водохранилищах каскада. Однако частота встречаемости видов и их обилие претерпели значительные изменения. Зарегулирование Днепра привело к практически полному уничтожению участков с речным режимом. В связи с этим типичные виды аллювио-реофильного комплекса (*Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium erectum* L., *S. emersum* Rehm., *Alisma plantago-aquatica* L.), которые были постоянным элементом флоры, утратили свои позиции и встречаются sporadически. Они в небольшом количестве присутствуют на сохранившихся речных участках Днепра, а на мелководьях водохранилищ с проточным режимом (конусы выноса аллювия в верховьях, прирусловые мелководья) формируют обширные массивы зарослей.

Вследствие появления крупных плёсовых озеровидных мелководий и участков с ограниченным водообменом в водохранилищах возросла ценотическая роль видов лимнофильного и эвтрофно-болотного комплексов. Такие лимнофильные виды, как *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton lucens* L., *P. gramineus* L., *Najas marina* L., *Elodea canadensis* Michx., до зарегулирования встречавшиеся sporadически, в настоящее время образуют многокилометровые заросли, преимущественно в верхней части, а также вдоль берегов водохранилищ.

Для всех днепровских водохранилищ характерны процессы заболачивания мелководий с ограниченным водообменом (верхние участки водохранилищ, заливы-устья боковых притоков Днепра). На них к настоящему времени сформировались крупные плавнево-островные массивы с доминированием видов эвтрофно-болотного комплекса (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Ceratophyllum demersum* L., *Stratiotes aloides* L., *Lemna minor* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Utricularia vulgaris* L.). До зарегулирования Днепра на его полесском участке тростник и рогоз узколистый встречались sporadически. Характерны эти виды были для нижнего течения Днепра, где образовывали крупные плавневые массивы. В настоящее время как болотные, так и водные сообщества этих видов занимают значительную часть мелководий на всех водохранилищах.

Миграция видов. Образование довольно схожих (по гидрологическому, гидрохимическому режимам) крупных водных масс дало возможность видам водной флоры активно мигрировать в меридиональном направлении. Так, можно отметить продвижение видов с более северным ареалом по каскаду водохранилищ на юг, а южных — на север. Среди первых — *Nymphaea candida*, *Hottonia palustris* в настоящее время встречаются до юга Лесостепи. Такие «северные» виды, как

Таблица. Список видов высших водных растений днепровских водохранилищ

Водохранилища	Киевское		Каневское		Кременчугск.		Днепродзерж.		Запорожское		Каховское	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Виды, ареал которых расширился после зарегулирования р. Днепр												
<i>Typha latifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>T. laxmannii</i> Lepech.	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scirpus tabernaemontani</i> S. C. Gmel.	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+	—	+
<i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Nymphaea candida</i> J. Presl.	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Nymphoides peltata</i> (S. G. Gmel.) O. Kuntze	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	+
<i>Trapa natans</i> L. s.l.	+	+	—	+	—	—	—	+	—	+	+	+
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach.	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	—	+	—	+	—	+	+	+	+	+	—	+
<i>Caulinia minor</i> (All.) Coss. et Germ.	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Potamogeton nodosus</i> Poir.	—	+	—	+	—	+	—	+	+	—	+	+
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	—	+	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vallisneria spiralis</i> L.	—	+	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+
Виды, редкие для днепровских водохранилищ												
<i>Scirpus mucronatus</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Zannichellia palustris</i> L.	—	+	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—
<i>Z. pedunculata</i> Reichenb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Ceratophyllum platyacanthum</i> Cham.	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Aldrovanda vesiculosa</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Potamogeton acutifolius</i> Link	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>P. friesii</i> Rupr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>P. praelongus</i> Wulf.	+	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Najas major</i> All.	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Utricularia minor</i> L.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>U. intermedia</i> Hayne	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Batrachium divaricatum</i> (Schrank) Schur	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>B. rionii</i> (Lagger) Nym.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>B. aquatile</i> (L.) Dumort.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Hippurus vulgaris</i> L.	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Lemna gibba</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>Wolffia arrhiza</i> (L.) Horkel ex Wimm.	—	+	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—
<i>Typha zerovii</i> Klok. fil. et Krasnova	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Hottonia palustris</i> L.	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. pusillus</i> L.	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>P. trichoides</i> Cham. et Schlecht.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—

Примечание. 1 — до зарегулирования, 2 — настоящее время.

Potamogeton natans, *Typha latifolia*, *Glyceria fluitans* — продвинулись вплоть до низовий Днепра; южнее мигрировали *P. compressus*, *P. obtusifolius*, *P. pusillus*, *P. trichoides*. Среди «южных» до Полесья распространились обычные для Степи и Лесостепи виды — *Vallisneria spiralis*, *Caulinia minor*, *Bolboschoenus maritimus*. Распространение *Nymphoides peltata* до зарегулирования было ограничено нижним течением Днепра, где вид был массовым. В настоящее время он обильно встречается в верховьях южных водохранилищ и редко — в низовьях Днепра. *Scirpus tabernaemontani* отмечался только для нижнего Днепра, в настоящее время наблюдается его продвижение до севера Лесостепи, хотя встречается очень редко.

Строительство водохранилищ и формирование пригодных биотопов способствовало расселению по каскаду *Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia vulgaris*, *Trapa natans* s.l. Обычный ранее в устье Днепра *Trapa natans*, возможно из-за прогрессирующего засоления в результате уменьшения объёма стока реки, в настоящее время здесь стал редким. Но он со временем стал массовым на Каховском, Каневском и Киевском водохранилищах, где формирует заросли большой площади. Таким образом, за последние 15—20 лет на Днепре произошла мощная экспансия *T. natans*, и случилось это не вследствие природоохранных мероприятий, а в результате естественных сукцессионных процессов, в частности, вторичного поймообразования. В связи с этим ставится вопрос о целесообразности включения этого вида в Красную книгу Украины.

Появление новых видов. Расширение флористического комплекса днепровских водохранилищ происходило, с одной стороны, за счёт вселения представителей преимущественно древнесредиземноморской группы типов ареала. Это виды, ранее распространённые преимущественно вдоль побе-

режий азово-чёрноморских лиманов: *Scirpus mucronatus* (Каховское), *Zannichellia pedunculata* (Запорожское), *Batrachium rionii* (Запорожское), *B. aquatile* (Кременчугское), *Typha laxmannii*, *T. zerovii* (спорадически встречаются по каскаду водохранилищ до самого Полесья), *Potamogeton friesii* (Каховское), *P. trichoides* (Киевское, Каневское, Запорожское). С другой стороны, в составе флоры водохранилищ появились также ранее не отмечавшиеся для р. Днепр виды бореальных типов ареалов: *Utricularia intermedia* (Каневское), *U. minor* (Киевское, Каневское). Перечисленные виды в водохранилищах встречаются очень редко, исключение составляет *Typha laxmannii*. Этот вид раньше отмечался только на засоленных побережьях Степи, в настоящее время он становится всё более обычным компонентом флоры водохранилищ. Ряд таких, ранее не свойственных р. Днепр редких, реликтовых голарктико-палеотропических видов, таких как *Aldrovanda vesiculosa*, *Wolffia arrhiza*, *Najas major*, вследствие появления благоприятных экотопов значительно расширили свой ареал и ценотическую роль.

Список литературы

- Барановский Б. А. Растительность руслового равнинного водохранилища (на примере Запорожского водохранилища). Д.: Изд-во Днепропетр. ун-та, 2000. 172 с.
- Зеров К. К. Формирование растительности и зарастания водохранилищ Днепровского каскада. К.: Наук. думка, 1976. 140 с.
- Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. К.: Наук. думка, 1977. 198 с.

БОТАНИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЛЕСОСТЕПНЫХ И СТЕПНЫХ ОЗЁР НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Л. М. Киприянова

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирский филиал
630090 г. Новосибирск, Морской просп., 2. E-mail: kipriyanova@ad-sbras.nsc.ru

Имея дело с достаточно большим количеством гидрботанически обследованных водных объектов, сталкиваясь с необходимостью систематизировать объекты по различным признакам водной и прибрежно-водной растительности. Материалом для данной работы послужили результаты обследования в 2001—2003 гг. шестидесяти озёр Барабинской низменности и Кулундинской равнины в пределах Новосибирской области. Своеобразие западносибирских озёр заключается, прежде всего, в том, что, располагаясь в глубине континента, они залегают на почти идеальной равнине, как правило, невелики по размеру, мелководны, имеют различную степень минерализации (от пресных озёр до горько-солёных), различное происхождение (реликтовое, водно-эрозионное, суффозионно-просадочное, постледниковое и пр.).

Существуют разные подходы к ботанической классификации озёр. Не ставя перед собой цели охватить всё разнообразие авторских подходов к классификации, кратко остановимся на некоторых из них. Для пресноводных лимнических районов вполне уместным оказалось деление озёр на ботанические типы по видам-доминантам растительного покрова (Бернатович, 1959; Ильин, 1976; Парфенов, 1989; Maristo, 1941; Rintanen, 1982, 1996; и др.). Так, С. Бернатович (1959) выделяет 5 флористических типов озёр по преобладающим видам истинных гидрофитов (в понимании: Папченков, Щербаков, Лапиров, 2003), индицирующих сукцессионный возраст озёр, подтипы выделены по степени зарастания литорали. Г. А. Воробьёв (1977) и В. М. Катанская (1969, 1970) для классификации используют доминантов как гидрофитной, так и гелофитной растительности. В данной работе делается попытка представить классификацию озёр юга Западной Сибири по ценотическим критериям. Типы выделены по ассоциациям, преобладающим в прибрежно-водной и водной растительности (названия ассоциаций приведены в соответствии с направлением Браун-Бланке), типы объединены в пока довольно условные группы и классы типов.

Класс типов пресных и олигогалинных (по Венецианской системе) озёр

Группа типов I. Пресноводные гизрогелофитно-плавающе-гидрофитные озёра (сплавинно-ковровые)

Характеризуются выраженным сплавинообразованием. и преимущественно ковровым (по Корсакову, Смиренскому, 1956) зарастанием акватории (с преобладанием гидрофитов с плавающими листьями). Этот тип зарастания характерен для сукцессионно старых озёр северной лесо-

степи (озёр Большой Агучак, Кугалы, Маук, Кислы) с минерализацией (М) 0,148—0,222 г/л и степенью зарастания 60—95%. За зоной сплавин, образованной сообществами союза *Cicution virosae* классификации Браун-Бланке, располагается мозаика из ценозов асс. *Nymphaeetum candidae*, *Myriophyllo-Nupharetum*, *Stratiotetum aloidis*. Ценотическое разнообразие составляет от 5 до 7 синтаксонов ранга ассоциации классификации Браун-Бланке, видовое богатство сосудистых растений — 15—25 видов. На этих озёрах хорошо представлен блок видов, характерных для сплавин — гигрогелофитов *Carex pseudocyperus*, *Carex diandra*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*.

Тип 1. *Cicuto-Caricetum pseudocyperi* Boer et Siss. in Boer 1942 — *Stratiotetum aloidis* Miljan 1933 (оз. Маук, М — 0,181 г/л).

Тип 2. *Cicuto-Caricetum pseudocyperi* Boer et Siss. in Boer 1942 — *Stratiotetum aloidis* Miljan 1933 — *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958 — *Myriophyllo-Nupharetum* W. Koch 1926 (оз. Кугалы, М — 0,148 г/л; оз. Кислы, М — 0,218 г/л).

Группа типов II. Пресноводно-олигогалинные-гелофитно-погружённо-гидрофитные озёра (зарослево-подводнолуговые)

Как правило, это сукцессионно относительно молодые озёра с минерализацией в пределах 0,222—1,843 г/л со степенью зарастания 20—80%. Характеризуются хорошей выраженностью бордюрных зарослей тростника и преимущественно подводно-луговым (по Корсакову, Смиренскому, 1956) зарастанием акватории (с преобладанием укоренённых или заякоренных гидрофитов с погруженными в толщу воды вегетативными частями). Ценотическое разнообразие составляет от 2 до 11 синтаксонов ранга ассоциации классификации Браун-Бланке, видовое богатство — 7—15 видов.

Тип 3. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Potametum lucentis* Hueck 1931 (оз. Кирино, М — 0,222 г/л; оз. Яркуль, М — 0,425 г/л).

Тип 4. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Myriophylletum sibirici* Taran 1998 (оз. Дуня, М — 0,793 г/л; оз. Каменное, М — 0,834 г/л).

Тип 5. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Najadetum marinae* (Oberd. 1957) Fukarek 1961 (оз. Ильчук, М — 1,843 г/л).

Тип 6. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Potametum macrocarpi* ass. nov. prov. — *Najadetum marinae* (Oberd. 1957) Fukarek 1961 — *Myriophylletum sibirici* Taran 1998 (оз. Камбала, М — 0,300 г/л).

Тип 7. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Ceratophylletum-demersi* (Soó 1928) Egger 1933 (оз. Карасук, М — 0,634 г/л; оз. Кунлы, М — 0,539 г/л; оз. Кулик, М — 0,888 г/л).

Тип 8. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Lemnetum trisulcae* Soó 1927 — *Lemno minoris-Ceratophylletum submersi* (Karpati 1968) Pass. 1983 (оз. Кушаговское, М — 1,130 г/л).

Трудно интерпретируемые озёра в этой группе: оз. Угуй (М — 0,719 г/л), оз. Барчин (М — 0,279 г/л), безымянное в окр. с. Камышино (М — 2,980 г/л), оз. Яровое (М — 1,434 г/л). Все они характеризуются интенсивной антропогенной нагрузкой и акваторией, почти свободной от зарослей макрофитов. Эти озёра отнесены к данной группе по флористическому набору гидрофитов и признаку зарослевого, а не сплавинного зарастания. Озеро Кунлы (М — 0,539 г/л) является тростниково-роголистниковым, но уже начался процесс сплавинообразования.

Класс типов мезогалинных (5—18‰) озёр

Группа типов III. Солоноватоводные-гелофитно-погружённогидрофитные озёра (зарослево-подводнолуговые)

Характеризуется хорошей выраженностью бордюрных зарослей тростника, бедным видовым составом погружённой растительности. Из погруженных видов растений массово представлен рдест гребенчатый. Ценотическое разнообразие на этих озёрах составляет 3—6 синтаксонов ранга ассоциации, видовое — 3—9 видов. Зарастание этих озёр, как правило, не превышает 20%, но иногда достигает 80% (оз. Абушкан). Кроме ценозов с доминированием *Phragmites australis*, на озёрах этого типа обычны ценозы *Typha laxmannii*, *Scirpus tabernaemontani*, *Bolboschoenus planiculmis*.

Тип 9. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Potametum pectinati* Carstensen 1955 (оз. Ембакул, М — 3,300 г/л; оз. Сартлан, М — 2,848 г/л; оз. Убинское, М — 1,804 г/л; безымянное оз. в окр. с. Благовещенка, М — 5,920 г/л; оз. Чаны, М — 0,600—7,000 г/л; оз. Разбойное, М — 5,260 г/л; оз. Круглое, М — 10,320 г/л).

Тип 10. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Potametum pectinati* Carstensen 1955 — *Cladophoretum glomeratae* Sauer 1937 (оз. Абушкан, М — 7,130 г/л).

Тип 11. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939 — *Potametum macrocarpi* ass. nov. prov. (оз. Горькое в окр. с. Купино, М — 3,090 г/л).

Переходным является озеро Большое Горькое (М — 3,090 г/л). Помимо зарослей тростника и рдеста гребенчатого, на нём довольно обширны сообщества рдеста стеблеобъемлющего.

Класс типов полигалинных (18—30%), эугалинных (30—40%) и гипергалинных (более 40%) озёр

Группа типов IV. Солоновато-соленоводные-погружённогидрофитные озёра

При минерализации свыше 10,0 г/л до 42,3 г/л роль гидрофитов, как правило, исполняют представители рода руппия. Ценозом-компаньоном выступают сообщества нитчатых водорослей. Интересно, что на таких озёрах с руппией, как безымянное в окр. с. Никитинка и Большое Солёное, ценозы тростника отмечены, но они не оконтуривают берег, а располагаются островами в центральной части озера. Ценотическое разнообразие на этих озёрах составляет 1—4 синтаксона ранга ассоциации (включая ценозы низших растений), видовое разнообразие сосудистых растений — 1—3 вида.

Тип 12. *Cladophoretum fractae* Sauer 1937 — *Ruppium maritima* Beguinot 1941 (оз. Горькое в окр. с. Поляново, М — 42,3 г/л; оз. Горькое в окр. с. Елизаветинка (М — 15,2 г/л).

Тип 13. *Ruppium drepanensis* Brullo & Furnari 1976 (безымянное оз. в окр. с. Никитинка, М — 11,3 г/л).

При минерализации свыше 50,0 г/л и до 95,1 г/л основным ценозообразователем является *Cladophora fracta*. Ценотическое разнообразие составляет один синтаксон ранга ассоциации. Сосудистые растения не были отмечены.

Тип 14. *Cladophoretum fractae* Sauer 1937 (оз. Чебаклы, М — 71,2 г/л; Горькое в окр. с. Осиники, М — 69,4 г/л; оз. Тухлое, М — 95,1 г/л).

В озёрах с минерализацией свыше 95 г/л макрофитная растительность не обнаружена.

Группа типов V. Гипергалинные озёра без макрофитов

Тип 15. Гипергалинные озёра без макрофитов (оз. Крутобереговое, М — 270,7 г/л; оз. Красновишневое, М — 307,0 г/л).

Разумеется, данная классификация не претендует на завершенность. Имеются как недостатки по форме (громоздкость названий), так и по содержанию (наличие переходных типов, трудно классифицируемых озёр). Наиболее явное преимущество названий ботанических типов озёр, производных от названий синтаксонов, мы получили только для озёр первых двух типов, где фигурирует многовидовая ассоциация *Cicuto-Caricetum pseudocyperi*. Эта попытка систематизировать разнообразие исследованных нами озёр по ценотическим критериям послужит основой для дальнейшей работы.

Сбор натуральных данных выполнен при поддержке гранта РФФИ 01-04-49893.

Список литературы

- Бернатович С. О флористических типах озёр // Тр. V науч. конф. по изучению внутренних водоёмов Прибалтики. Минск, 1959. С. 81—83.
- Воробьёв Г. А. Ландшафтные типы зарастания озёр Вологодского поозерья // Природные условия и ресурсы севера Европейской части СССР. Вологда, 1977. С. 48—60.
- Ильин В. В. К вопросу о классификации озёр Алтая // Вопросы географии Горного Алтая. Барнаул, 1976. С. 76—90.
- Катанская В. М. Типы озёр по растительности Северного Казахстана // Охрана и рациональное использование живой природы водоёмов Казахстана: Матер. конф. Алма-Ата, 1969. С. 114—117.
- Катанская В. М. Растительность степных озёр Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий // Озёра Семиаридной зоны СССР. Л., 1970. С. 92—135.
- Корсаков Г. К., Смиренский А. А. Зарастающие водоёмы и их использование для ондатроводства. М., 1956. 136 с.
- Папченко В. Г., Щербачев А. В., Лапиров А. Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидрботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидрботанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 27—38.
- Парфёнов П. Б. Ботанические типы заповедных озёр Белоруссии // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР. М., 1989. С. 151—153.
- Maristo L. Die Seetypen Finnlands auf floristischer und vegetations-physiognomischer Grundlage // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1941. Vol. 15. № 5. P. 1—312.
- Rintanen T. Botanical lake types in Finnish Lapland // Ann. Bot. Fenn. 1982. Vol. 19. № 4. P. 247—274.
- Rintanen T. Changes in the flora and vegetation of 113 Finnish lakes during 40 years // Ann. Bot. Fenn. 1996. Vol. 33. P. 101—122.

О РАЗНООБРАЗИИ И ЭКОЛОГИИ РДЕСТОВ В ОЗЁРАХ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Л. М. Киприянова

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирский филиал
630090 г. Новосибирск, Морской просп., 2. E-mail: kipriyanova@ad-sbras.nsc.ru

До настоящего времени весьма немногочисленны конкретные сведения о гидрохимических предпочтениях представителей семейства *Potamogetonaceae* в Западной Сибири (Свириденко, 2000). Немного работ, содержащих сведения о морфологических и анатомических особенностях представителей подрода *Coleogeton* сем. *Potamogetonaceae* водоёмов региона (Волобаев, 1991, 1993; Кашина, 1986, 1988).

В задачи данной работы входило оценить флористическое разнообразие видов семейства *Potamogetonaceae* в озёрах Барабинской низменности и Кулундинской равнины в пределах Новосибирской обл., выявить экологические особенности рдестов в обследованных озёрах, описать некоторые морфологические и анатомические черты представителей подрода *Coleogeton*. Сборы натурального материала проводились с середины июля по середину августа в 2001—2003 гг. на территории Новосибирской обл. Было обследовано около 60 озёр, в более чем 40 из которых были обнаружены представители семейства *Potamogetonaceae*. Обработано около 100 листов собственных гербарных сборов. Кроме того, просмотрены гербарные образцы гербария NS (ЦСБС СО РАН) по обследуемому региону. В каждом образце подрода *Coleogeton* произведены анатомические срезы листьев и рассмотрены под биноклем МБС-10 на предмет наличия-отсутствия тяжёлой механической ткани. Одновременно с полевыми ботаническими исследованиями были произведены отборы проб воды, которые были обследованы на более чем 11 параметров водной химии. Пробы воды были обработаны в аккредитованной химической лаборатории ФГУ ВерхнеОбьрегионводхоз на основе современных методик. Для оценки минерализации и pH был использован портативный иономер Анион-7051. Сведения о приуроченности к озёрам различной минерализации даны в соответствии с Венецианской классификацией (пресные — менее 0,5‰, олигогалинные 0,5—4‰, мезогалинные (5—18‰) (Константинов, 1986).

Озёра обследованного региона, располагаясь в глубине континента, залегают на почти идеальной равнине, как правило, невелики по размеру, мелководны, имеют различную степень минерализации (от пресных озёр до горько-солёных), различное происхождение (реликтовое, водно-эрозионное и водно-аккумулятивное, суффозионно-просадочное, постледниковое).

В озёрах Барабинской низменности и Кулундинской равнины в пределах Новосибирской обл. обнаружено 12 видов рдестов. *Potamogeton berchtoldii* Fieb. — Состав воды: C^{Na} , Cl^{Na} , pH 8,0—8,98. Мин. 0,76—0,89 г/дм³ (минерализация дана в пересчёте на NaCl). Глуб. 40—180 см. *P. friesii* Rupr. — Состав воды: C^{Na} , Cl^{Na} , pH 7,6—9,2. Мин. 0,53—1,84. Глуб. 17—45 см. *P. lucens* L. — Состав воды: C^{Na} , Cl^{Na} , pH 8,0—8,59. Мин. 0,203—0,771 г/дм³. Глуб. 140—165 см. *P. macrocarpus* Dobroch. — Состав воды: C^{Na} , Cl^{Na} , pH 8,1—8,8. Мин. 0,300—4,540 г/дм³. Глуб. 20—200 см. Вид, считавшийся редким (Шауло, 2000) оказался довольно обычным для территории Новосибирской обл. *P. natans* L. — Состав воды: C^{Na} , pH 8,3. Мин. 0,203 г/дм³. Глуб. 60 см. Этот весьма широко распространённый в пресных водах правобережья Оби (реки, старицы, водохранилище) вид оказался очень редок в озёрах Обь-Иртышского междуречья, и, по-видимому, весьма чувствителен к составу воды. *P. pectinatus* L. s.l. — Состав воды: C^{Na} , Cl^{Na} . pH 6,48—10,8. Мин. 0,203—13,9 г/дм³. Глуб. 5—190 см. *P. perfoliatus* L. — Состав воды: C^{Na} , Cl^{Na} . pH 8,1—9,15. Мин. 0,222—3,090 г/дм³. Глуб. 30—90 см. *P. praelongus* Wulf. — в наших сборах не обнаружен, в гербарии NS имеется образец с оз. Чича (НСО, Здвинский р-н, окр. с. Здвинск, оз. Б. Чича. 07.07.1945, Якубовы Н. и Г.). *P. pusillus* L. — Состав воды: Cl^{Na} . pH 8,75. Мин. 1,475 г/дм³. Глуб. 30—55 см. *P. rutilus* Wolfg. — Состав воды: C^{Na} . pH 8,75. Мин. 0,760 г/дм³. Глуб. 40 см. Найден в Барабинском р-не, окр. с. Таскаево, оз. Ближние Куты. Это вторая находка для Новосибирской обл., первая сделана в Ордынском р-не (НСО, Ордынский р-н, окр. с. Кирза, пруд, 05.08.1987, И. М. Красноборов, NS). Есть сборы из Курганской обл. в озёрах Варнашкино (А. Воронов, 1937) и Гришино (В. Катанская, 1959) (Кашина, 1986). *P. trichoides* Cham. et Schlecht. — Состав воды: C^{Na} . pH 8,1. Мин. 0,300 г/дм³. Глуб. 40 см. Обнаружен в оз. Камбала. Довольно редкое на территории области растение. Было ранее отмечено в окр. сел Ярки, Новый Шарап (Кашина, 1988), нами было отмечено в старицах р. Бердь (НО, Масл. р-н, старица в окр. с. Серебренниково, старица в окр. с. Мамоново). Таким образом, это пятая находка вида на территории Новосибирской обл. *P. vaginatus* Turcz. — Состав воды: Cl^{Na} . pH 8,28—8,52. Мин. 2,401—2,587 г/дм³. Глуб. 105—300 см.

Самой низкой галотолерантностью отличались *P. trichoides* и *P. natans*. Они были обнаружены только в пресных озёрах лесостепной зоны в водах гидрокарбонатного класса группы натрия. Самым широким диапазоном отличался *P. pectinatus* s.l. — от пресных (оз. Маук 0,181 г/дм³) до мезогалинных (оз. Горькое в окр. с. Елизаветинка (13,9 г/дм³). В пресных и олигогалинных гидрокарбонатно- и хлоридно-натриевых водах обнаружены *P. perfoliatus*, *P. lucens*, *P. macrocarpus* (последний чаще в олигогалинных водах). Только в олигогалинных водах отмечены *P. rutilus*, *P. pusillus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *P. vaginatus*.

Данные Б. Ф. Свириденко (2000) по озёрам Северного Казахстана показали близкий, но несколько более узкий диапазон галотолерантности для *Potamogeton berchtoldii* и *P. pusillus*, более широкий — для *P. friesii* (0,6—3,9 г/дм³), *P. lucens* (0,2—2,7 г/дм³), *P. natans* (0,2—1,1 г/дм³), *P. pectinatus* (0,2—16,2 г/дм³), *P. perfoliatus* (0,2—5,1 г/дм³). В озёрах Канадских прерий заметно выше была галотолерантность *P. friesii* (3,5—4,1 г/дм³), *P. pectinatus* (35—45 г/дм³), *P. vaginatus* (3,5—4,3 г/дм³) (Hammer, Heseltine, 1988).

Китайские исследователи (Ma et al., 1983) описали в озёрах Внутренней Монголии новый вид, в основном опираясь на признак наличия-отсутствия субэпидермальных тяжей механической ткани в листьях, и указали, что это эндемик Внутренней Монголии. Имеются сведения о находках *P. intramongolicus* в Монголии (Флора Хангая, 1989), на Кавказе (Цвелёв, 1990). П. А. Волобаевым (1991, 1993) был просмотрен значительный гербарный материал сибирских рдестов, относящихся к *P. pectinatus* s.l. и было показано, что рдесты с субэпидермальными тяжами механической ткани довольно обычны в этом регионе, приурочены к солёным озёрам. По причине невалидности названия *P. intramongolicus* (авторы сначала описывают его как *P. intramongolicus*, а затем по тексту называют его *P. acutifolius*), П. А. Волобаев (1991) повышает до статуса вида описанный Л. И. Кашиной (1986) подвид и таким образом описывает новый вид *P. chakassiensis* (Kashina) Volobaev.

На наших образцах показан значительный полиморфизм образцов *Potamogeton pectinatus* s.l. с озёр Новосибирской области по морфологическим и анатомическим признакам. Среди образцов с невыраженными тяжами субэпидермальной механической ткани были обнаружены: *Potamogeton pectinatus* L. var. *pectinatus*, *Potamogeton pectinatus* L. var. *zosteraceus* (Fr.) Casp. — син. *Stuckenia zosteraceae* Tzvel. (Цвелёв, 2000), *Potamogeton pectinatus* var. *interruptus* (Kit.) Ascherson. Среди образцов с механической тканью разной степени выраженности были обнаружены экземпляры с различным габитусом (как узколистные, так и относительно широколистные образцы).

Один из вопросов, интересных для обсуждения, есть вопрос о признании статуса вида за той группой из *P. pectinatus* s.l., в которых выражены субэпидермальные тяжи механической ткани. Имеются аргументы как за, так и против. На практике различить *P. pectinatus* s.str. и *P. chakassiensis* не всегда возможно в случае слабой выраженности тяжей субэпидермальных волокон. Как в работе П. А. Волобаева (1993), так и обработка наших данных показала, что в слабоминерализованных водах тяжи присутствуют не во всех листьях и часто плохо выражены, что повышает риск ошибки определения. Кроме того, чтобы разобраться с образцами, собранными ранее, необходимо нарезать в случае слабой выраженности тяжей значительное количество листьев рдестов из гербариев, где обыкновенно находится по одному экземпляру, зачастую являющихся исторической ценностью. Весьма неудобным признаком является и базальная высота эндокарпа. Хотя П. А. Волобаев указывает на то, что клиновидность основания эндокарпа *P. chakassiensis* отчётливо заметна даже визуально, этому предшествует замачивание плодов в течение двух суток, а затем кратковременная обработка горячим раствором КОН (5%, 80°C). Не очевидна целесообразность и востребованность другими ботаниками мелкого, по сути, анатомического деления на виды. Кроме того, представляется большая логичность выделения нового вида по признаку наличия субэпидермальных механических волокон, во всяком случае, после того, как будет просмотрен по этому критерию массовый гербарный материал и уж, совершенно обязательно, линнеевские типовые образцы, а то вполне может оказаться, что в тех экземплярах, по которым Карл Линней описывал *Potamogeton pectinatus* L., тоже были выражены субэпидермальные тяжи механической ткани. Таким образом, вопрос о целесообразности выделения нового вида *P. chakassiensis* родства *Potamogeton pectinatus* по признаку наличия субэпидермальных тяжей механических волокон представляется, во всяком случае, спорным.

Благодарности

Сбор натурального материала выполнен при поддержке гранта РФФИ 01-04-49893. Выражаю искреннюю признательность к.б.н. А. А. Боброву (ИБВВ РАН) за помощь в подборе литературы, а также за ряд советов по систематике и определению таксонов группы *Coleogeton*. Благодарна к.б.н. А. Н. Сенникову (БИН РАН) за содействие в поиске труднодоступной литературы.

Список литературы

- Волобаев П. А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири // Сиб. биол. журн. 1991. Вып. 5. С. 75—76.
- Волобаев П. А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири II. *Potamogeton chakassiensis* (Kaschina) Volob. // Сиб. биол. журн. 1993. Вып. 3. С. 51—59.
- Кашина Л. И. Заметки о рдестах и альтении в Сибири // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 242—247.
- Кашина Л. И. Potamogetonaceae // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 93—105.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. М., 1986. 240 с.
- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.
- Флора Хангая. Л., 1989. 191 с.
- Цвелёв Н. Н. О некоторых новых для Кавказа видах растений // Новости систематики высших растений. Л. 1990. Т. 27. С. 179—183.
- Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
- Hammer U. T., Heseltine J. M. Aquatic macrophytes in saline lakes of Canadian prairies // Hydrobiologia. 1988. Vol. 158. 101—116.
- Ma Y., Tu L., Liu G., Cao J. Classified Studies on *Potamogeton* L. in Inner Mongolia by morphological and anatomical methods // Act. Bot. Bor.-Occ. Sinica. 1983. Vol. 3. № 1. P. 1—17.

ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НЕКОТОРЫХ МАЛЫХ РЕК НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

М. А. Клещёв

Новосибирский государственный педагогический университет.
630126 г. Новосибирск, ул. Виллюйская, 28. E-mail: max82cll@ngs.ru

В 2003—2004 гг. мы изучали водную и прибрежно-водную растительность некоторых малых рек в пределах Новосибирской области с целью выявления характерных особенностей растительного покрова этих рек и факторов, которые их обуславливают.

На распределение водных растений наибольшее влияние оказывают геоморфологические факторы (Щербаков, 2003). В различных геоморфологических районах исследуемой территории (Николаев, 1978) было выбрано по одному—двум типичным водотокам. Обследованы реки Шипуниха (приток р. Бердь, Черепановская расчлененная равнина), Коев (приток р. Бердь, Буготакская холмистая равнина), Сузун (приток р. Обь, Черепановская расчлененная равнина, долина р. Обь), Издревая (приток р. Иня, Сокурская равнина), Барлак (приток р. Обь, Сокурская равнина, долина р. Обь), расположенные в правобережье р. Оби, а так же р. Тула (приток р. Обь, Приобское плато) расположенная в левобережье. Реки правобережья протекают по пересеченной местности в легко размываемых грунтах, имеют значительные уклоны русла и скорости течения воды. (Режим и расчёты..., 1977). Для данной территории характерно развитие эрозионных процессов, в результате чего в реки поступает довольно много наносов, которые находятся во взвешенном состоянии в воде и откладываются в местах с замедленным течением. Река Тула имеет равнинный характер, протекает по территории с незначительными уклонами поверхности.

На каждой из рек было обследовано по три 2 км участка (нижнее, среднее и верхнее течение). Сбор материала и его обработка осуществлялись методом эколого-флористической классификации Браун-Бланке. По материалам 130 описаний выявлено 26 ассоциаций и 10 сообществ, относящихся к 5 классам, 9 порядкам и 11 союзам классификации Браун-Бланке. Класс Fontinaletea antipyreticae — 1 ассоциацию, Lemnetea включает 2 ассоциации, Potametea — 7 ассоциаций и 4 сообщества, Phragmito-Magnocaricetea — 13 ассоциаций и 3 сообщества, Bidentetea tripartita — 2 сообщества. Ниже приведён продромус водной и прибрежно-водной растительности изученных рек.

Класс Fontinaletea antipyreticae Hüb. 1957

Порядок Fontinaletalia antipyreticae Hüb. 1957

Союз Fontinalion antipyreticae W. Koch 1936

Акк. Fontinaletum antipyreticae Kaiser 1936

Класс Lemnetea Tx. 1955

Порядок Lemnetalia Tx. 1955

- Союз Lemnion minoris Tx. 1955
 - Акк. Lemno-Spirodeletum polyrhizae W. Koch 1954
 - Порядок Hydrocharitetalia Rübel 1933
 - Союз Hydrocharition Rübel 1933
 - Акк. Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae Oberd. 1957
 - Класс Potametea Klika in Klika et Novák 1941
 - Порядок Potametalia W. Koch 1923
 - Союз Potamion lucentis (W. Koch 1926) Oberd. 1957
 - Акк.: Ceratophylletum demersi (Soó 1928) Eggler 1933, Hydrilletum verticillati Tomaszcz. 1979, Myriophylletum verticillati Soó 1927, Potametum berchtoldii Krasovskaya 1959, Potametum pectinati Carstensen 1955, Potametum perfoliati (W. Koch 1926) Pass. 1926, Potametum tenuifolii Kipriyanova et Laschinsky 2000
 - Союз Nymphaeion albae Oberd. 1957
 - Акк.: Myriophyllo-Nupharetum W. Koch 1926, Potametum natantis Soó 1927;
 - Сообщество *Nymphaea tetragona*
 - Союз Ranunculion fluitantis Neuhäusl 1959
 - Сообщества: *Veronica anagallis-aquatica* f. *submersa*, *Sparganium emersum* f. *submersa*, *Scirpus lacustris* f. *sparganiifolia*
 - Порядок Callitricho-Batrachietalia Pass. 1978
 - Союз Batrachion aquatilis Pass. 1964
 - Сообщество *Batrachium* sp.
- Класс Phragmito-Magnocaricetea Klika in Klika et Novák 1941
 - Порядок Phragmitetalia W. Koch 1926 em. Pignatti 1953
 - Союз Phragmition communis W. Koch 1926
 - Акк.: Bolboschoenetum planiculmis Kipriyanova 2005, Butometum umbellati (Konczak 1968) Philippi 1973, Equisetum fluviatilis Steffen 1931, Glycerietum triflorae Mirk. et al. 1985 (субасс. Glycerietum typicum Mirk. et al. 1985), Naumburgietum thyrsoflorae Kipriyanova et Laschinsky 2000, Phragmitetum communis (Gams 1927) Schmale 1939, Scirpetum lacustris Schmale 1939, Scolochloetum festucaceae Mirkin et al. 1985, Typhetum latifoliae G. Lang 1973; Сообщества: *Agrostis stolonifera*, *Equisetum arvense*, *Veronica anagallis-aquatica*
 - Порядок Oenanthetalia aquaticae Hejny in Kop. et Hejny 1965
 - Союз Oenanthion aquaticae Hejny 1948 ex Neuhäusl 1959
 - Акк.: Sagittario-Sparganietum emersi Tx. 1953 (субасс. typicum Tx. 1953, субасс. sagittarietosum Grigorjev et Solm. 1987), Eleocharitetum palustris Ubriszky 1948, Sparganietum erecti Roll 1938
 - Союз Equisetion arvensis Mirkin et Naumova in Kononov et al. 1989 em.
 - Акк. Eleocharito palustris-Agrostietum stoloniferae Denisov in Iljina et al. 1988
- Порядок Magnocaricetalia Pignatti 1953
 - Союз Magnocaricion elatae W. Koch 1926
 - Акк.: Caricetum gracilis Almqvist 1929, Caricetum rostratae Rubel 1912
- Класс Bidentetea tripartitae Tx., Lohm. et Prsg. in Tx. 1950
 - Порядок Bidentetalia tripartitae Br.-Bl. et Tx. 1950
 - Союз Bidention tripartitae Nordhagen 1940
 - Сообщества: *Persicaria lapathifolia*, *P. hydropiper*

На всех изученных реках фитоценозы макрофитов мало видовые (1—4 вида, редко больше), монодоминантные и, как правило, небольшие по площади, со слабо выраженной ярусной структурой. Это является отражением в целом неблагоприятных условий для растений (низкой освещённости, нестабильности экотопов).

На изученных реках (за исключением р. Тула) распространены ценозы с доминированием гелофитной и погруженной форм *Sparganium emersum* — вида, характерного для аллювиальных отложений мелких фракций. Обычны фитоценозы асс. *Scirpetum lacustris*, распространённые на устойчивых грунтах перекастов и *Caricetum gracilis*, формирующие бордюрные заросли по устойчивым берегам плёсовых участков. Высока так же встречаемость макророслей из-за значительной трофности вод.

Для верхнего и среднего течения р. Издревая, р. Барлак и Коен характерны узкие русла, с крутыми берегами, затенённые ивняками. Синтаксономическое разнообразие незначительно (1—5 синтаксонов на 2 км). Заращение оценивается как 1—5% от площади акватории и имеет фрагмен-

тарный характер по З. В. Синкявичене (1992). Слабое развитие растительности объясняется низкой освещённостью, которая является здесь основным лимитирующим фактором, нестабильностью легко перемываемых грунтов дна, бедностью набора экотопов. Освещённость указывается как один из основных лимитирующих факторов и для растительности ручьёв и верховьев рек Верхнего Поволжья А. А. Бобровым (1999).

В растительном покрове преобладают фитоценозы с доминированием гелофитной и погруженной форм *Sparganium emersum*, в связи с хорошей представленностью отложений аллювия мелких фракций. На каменистых перекатах встречаются ценозы, образованные гелофитной и погруженной формами *Scirpus lacustris*. Низкая освещённость не позволяет развиваться погруженным и плавающим гидрофитам. Невысокое зарастание из-за большого количества влекомых наносов характерно так же и для нижнего течения р. Берди (Киприянова, 1999), но сообщества гидрофитов, тяготеющих к перекатам, представлены там довольно хорошо, т.к. широкое русло практически не затеняется береговыми ивняками. Слабое зарастание из-за низкой освещённости отмечается так же для р. Тула в нижнем течении.

На р. Шипуниха и в верхнем течении р. Сузун русла довольно широкие, хорошо освещённые, часто разбитые островами на несколько рукавов. В сравнении с предыдущими участками повышается синтаксономическое разнообразие (9—10 синтаксонов на 2 км) и степень зарастания русла (10—30% от площади акватории). В связи с хорошей освещённостью увеличивается участие в сложении растительного покрова ассоциаций кл. Potametea — асс. Potametum perfoliati, Potametum rectinati, а так же Myriophyllo-Nupharetum.

На участках с пологими берегами, а так же на песчано-галечниковых косах и островах встречаются не отмеченные на других участках фитоценозы с доминированием *Agrostis stolonifera*, *Eleocharis palustris*. Обильны так же макроводоросли (*Cladophora* sp. и *Enteromorpha* sp.), которые являются индикаторами значительной трофности вод. Достаточно высокое фитоценотическое разнообразие и хорошая представленность кл. Potametea сближает участки этого типа с нижним течением р. Бердь (Киприянова, 1999), имеющей достаточно широкое освещённое русло и сходный набор экотопов (плёсы, перекаты, песчано-галечниковые косы). Значительное участие гидрофитов так же характерно для верхнего течения р. Тула, а наличие видов обычных для топких илистых берегов — для среднего течения этой реки. Особенностью среднего и верхнего течения р. Тула является значительное зарастание русла (40—55% от площади акватории).

Русло р. Издревая в нижнем течении хорошо освещённое, с пологими берегами и очень быстрым течением воды, каменистыми грунтами. Синтаксономическое разнообразие незначительно (5 синтаксонов на 2 км). Зарастание участка фрагментарное (Синкявичене, 1992) и оценивается как 10%. Обычны фитоценозы, образованные *Fontinalis antipyretica*, встречающиеся на перекатах, а так же ценозы асс. Naumburgietum thyrsoflorae, распространённые на песчано-глинистых прибрежных отложениях. По составу растительности участок нижнего течения р. Издревой сходен с горными водотоками Салаира (Киприянова, 1999), но отличается от них наличием группировок *Cladophora* sp., — индикатора повышенной трофности вод.

Реки Сузун и Барлак, протекающие в нижнем течении в боровых песках, не зарастают из-за высокой подвижности грунта.

Таким образом, основные факторы, определяющие общие черты растительности изученных рек — это хорошая представленность аллювия мелких фракций, значительная трофность вод, затенение русла.

Список литературы

- Бобров А. А. Флора и растительность водотоков Верхнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 20 с.
- Киприянова Л. М. Водная и прибрежно-водная растительность бассейна р. Берди: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1992. 16 с.
- Николаев В. А. Рельеф // Новосибирская область. Природа и ресурсы. Новосибирск: Наука, 1978. С. 5—25.
- Режим и расчёты поверхностных вод Новосибирской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 220 с.
- Синкявичене З. В. Характеристика растительности малых и средних рек Литвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1992. 28 с.
- Щербаков А. В. Изучение и анализ региональных флор водоёмов // Гидробиотаника: методология методы. Матер. школы по гидробиотанике (Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 56—69.

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ И НЕКОТОРЫЕ РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ВОДОЁМОВ ЮГО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Г. Ю. Клинкова

Волгоградский региональный ботанический сад. E-mail: vrbs@rambler.ru

Нижнее Поволжье является одним из наиболее богатых и своеобразных во флористическом отношении районов европейской России. В полной мере это относится и к флоре водоёмов. Сложная геологическая история территории, большое разнообразие водоёмов по гидрологическим, гидрохимическим, эдафическим показателям, смещение экологического оптимума для многих видов и их приближение к водоёмам в условиях аридного климата и другие особенности способствуют формированию очень специфичной и разнообразной флоры водоёмов, в изучение которой большой вклад внесли И. Гюльденштедт, П. Паллас, А. Беккер, С. Коржинский, Д. Литвинов, В. Сукачёв, В. Дробов, К. Косинский, Д. Янишевский, А. Фурсаев, ботаники ГБС РАН, Волгоградского педуниверситета и многие другие. Однако для объективного анализа зональных особенностей флоры водоёмов необходимо корректно определить объект. Вопрос об объёме понятия «флора водоёма» и границе исследуемой группы решается не просто, особенно если речь идёт о сопоставимости данных. К уже известным из литературы сложностям (Лапиров, 2002; и др.) можно добавить немало и чисто региональных особенностей.

Гидрорежим водоёмов Нижнего Поволжья крайне неустойчив. Даже в относительно благоприятные по водности годы уровень воды в реках и, особенно, в замкнутых водоёмах в конце лета сильно понижается. Существенно меняются в течение сезона и такие показатели как береговая зона, урез воды, толща воды, которые широко используются для определения как границы водоёма, так и для диагностирования отдельных групп водных и прибрежных растений (Папченков, Щербаков, Лапиров, 2003). В результате многие критерии становятся очень расплывчатыми и ненадёжными, а выделяемые группы — крайне условными. Так, в цитированной работе, в качестве примера типичного гелофита приводится *Phragmites australis*. По определению вегетативное тело гелофитов должно находиться как в воде, так и над её поверхностью. На Юго-Востоке это растение имеет чрезвычайно широкую экологию — от глубоких водоёмов (1,5—2 м) до местообитаний, где воды на поверхности грунта не бывает даже весной, ближайшие водоёмы находятся на расстоянии многих сотен метров, и лишь высокое стояние грунтовых вод обеспечивает развитие растений. В конце лета, в период созревания плодов на весьма далёком расстоянии от уреза воды могут оказаться заросли других типичных гелофитов — видов *Typha*, *Scirpus*, *Butomus umbellatus*. При этом они отмечаются в сообществах совместно с растениями другой группы — гидрогелофитов, особенно часто с *Agrostis stolonifera*, видами *Bolboschoenus*, *Lythrum salicaria* и другими, иногда даже с луговыми мезофитами. Настоящим огородным сорняком в поймах является наземная форма гидрофита *Polygonum amphibium*, хотя и не цветущая в этих условиях. При снижении уровня воды в водоёме нередко случаи образования наземных форм у пойменных гидрофитов *Nymphaea*, *Nymphaoides*, *Myriophyllum*, вегетирующих продолжительное время на мокрых прибрежьях.

Ещё более трудно поддаётся соотносению с предложенной классификацией большинство растений мелководных водоёмов Прикаспийской низменности — лиманов. Полное пересыхание этих водоёмов — вполне типичное и закономерное явление. Но весной и в начале лета здесь развивается весьма разнообразная группа растений, которую, вообще-то, следовало относить к истинно водным растениям — гидрофитам. Однако, обладая способностью проходить весь свой жизненный цикл в воде, они значительную часть года вполне обходятся совсем без неё. Вполне типично, в этом смысле, поведение *Potamogeton sarmaticus*. Этот рдест после полного пересыхания лимана образует наземную форму на влажном грунте под сенью растущих над ним луговых растений (чаще всего злаков), а после подсыхания поверхности субстрата переживает сухой период в виде корневищ. Подобным образом ведут себя и некоторые другие лиманные многолетники — *Marsilea strigosa*, *Alisma bjoerkqvistii*, *Damasonium alisma* и др., по ритму развития близкие к степным и пустынным эфемероидам. Многие лиманные однолетники-гидрофиты (*Ceratophyllum tanaiticum*, *Callitriche transvolgensis*, *C. fimbriata*, *Zannichellia pedunculata*, *Batrachium rionii*, *B. saichinense* и др.) переживают большую часть лета в виде семян (плодов) на высохшем и сильно перегретом дне лиманов.

Специфический климат региона даёт и прямо противоположные примеры. В средней полосе мало кто из гидробиотиков включает в состав флоры водоёмов мезофильные лесные папоротники (*Matteuccia struthiopteris*, виды *Dryopteris*, *Athyrium filix-femina*). В Волгоградской области близ южной и юго-восточной границ равнинной части ареалов эти папоротники встречаются исключи-

тельно на выходах грунтовых вод, в затопленных ольшаниках, по берегам родниковых ручьёв и речек, являясь типичным флористическим элементом этих специфических водоёмов.

Таким образом, необходимо признать, что в условиях крайне неустойчивого на Юго-Востоке гидрорежима водоёмов отличия между основными группами, входящими в состав флоры водоёмов (гидрофиты, гелофиты, гигрогелофиты, мезофиты), достаточно сложно определяемые и в средней полосе европейской России, становятся ещё более размытыми и условными.

Это делает крайне трудной задачу по определению и общего объёма исследуемой группы. В значительной степени это определяется тем, что для развития большой группы растений, органически связанных с водоёмами, особенно в нашей местности, толща воды является не местообитанием, а микроклиматическим фактором, влияющим на создание повышенной влажности атмосферы и субстрата в береговой зоне, с которой и связан их экологический оптимум. Эта прибрежная комфортная зона имеет очень неопределённый формат. Поэтому граница флоры водоёма должна иметь не топографический, а статистический характер и определяться степенью «верности» каждого вида водным и прибрежным местообитания. К флоре водоёмов данной местности должны быть отнесены виды, обычно не встречающиеся за пределами зоны, где водоём оказывает своё прямое влияние на влажность грунта и атмосферы. Прибрежные древесные растения и многие сорняки, иногда отмечаемые в прибрежной полосе, луговые растения такой «верностью» не обладают и должны быть исключены из состава флоры водоёма. Установление «верности» требует расширения объёма флористических наблюдений за пределы топографических границ водоёма, но зато даёт важный материал для установления зональных особенностей этого флористического комплекса.

Приближение многих гигрофильных и мезофильных видов к водоёму и установление с ним экологической связи будет значительно отличаться по масштабам в гумидных и аридных регионах. Это неизбежно приводило и будет приводить к расхождениям в формировании списков флоры водоёмов. Однако это должно не настораживать, а приветствоваться, т.к. в этом и есть одно из важных отличий региональных «флор». Кстати, «верные» водоёмам виды — это не только «водные растения» (в понимании В. Г. Папченко и др., 2003). Безусловную «верность» временному водоёму демонстрируют, например, многие околотовные эфемеры-однолетники, в затопленном состоянии не способные завершить свой жизненный цикл, но за пределами полосы мокрого прибрежья быстро погибающие. Эта группа (почти 20 видов) — характернейшая особенность флоры водоёмов Нижнего Поволжья. С учётом этих обстоятельств, трудно согласиться с точкой зрения о том, что для сравнительного анализа региональных флор большее значение имеет «водное ядро» (Щербаков, Тихомиров, 1994). Равное внимание должно уделяться всем растениям, облигатно связанным в данном регионе с водоёмом и комфортной зоной повышенной влажности рядом с ним.

Список литературы

- Лапиров А. Г. Основные термины и понятия гидробиологии // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 113—119.
Папченко В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидробиологические понятия и сопутствующие термины: проект. Рязань: Сервис, 2003. 21 с.
Щербаков А. В., Тихомиров В. Н. Трудности анализа региональных флор водоёмов и пути их преодоления // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 83—87.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СОДЕРЖАНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ВОДНЫХ МАКРОФИТАХ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

П. Д. Ключенко, З. Н. Горбунова, Е. А. Пасичная, Г. В. Харченко

Институт гидробиологии НАН Украины
Украина, 04210 г. Киев, просп. Героев Сталинграда, 12. E-mail: pkloch@mail.kar.net

Важным фактором формирования химического состояния водной среды является антропогенное влияние. Наиболее ощутимо оно в больших городах, к которым, несомненно, относится и г. Киев. Его территория, занимающая около 1000 км² (с окрестностями), является достаточно увлажнённой (Київ..., 2001). Наряду с Днепром — наибольшей водной артерией, разделяющей город на две части, основными компонентами гидрографической сети Киева выступают многочисленные озёра и пруды (более 200), а также ряд малых рек и заливов. Существенное влияние на качество воды указанных водных объектов оказывают промышленные и хозяйственно-бытовые сточные

воды, атмосферные осадки, а также сток с городской территории. При этом в воду попадает большое количество биогенных элементов — азота и фосфора, которые в значительной степени определяют качество водной среды.

Известно (Лукина, Смирнова, 1988; Dykyjová, 1979; Gopal, Kulshreshtha, 1980; Wiece et al., 1985), что важную роль в резервировании и круговороте азот- и фосфорсодержащих соединений в водных экосистемах играют высшие водные растения. Отсюда необходимость и актуальность проведения исследований по определению содержания биогенных элементов в растительных организмах, обитающих в урбанизированных водоёмах, требующих всесторонней оценки их экологического состояния. Объектами наших исследований служили представители гелофитов, плейстофитов и гидатофитов, вегетирующих в водоёмах и водотоках, находящихся в пределах городской черты Киева. Изучению были подвергнуты пойменные, а также ландшафтные озёра и пруды: Ореховатские (Голосеевские) пруды № 1 и № 2, оз. Минское, оз. Малый Тельбин, оз. Александровское, оз. Радужное, оз. Пидбирна и оз. Вырлица, а также некоторые малые реки: Дарница, Нивка и Сырец. Реку Днепр исследовали выше г. Киева (район г. Вышгорода), в пределах города (около моста «Метро» и Оболонский залив), а также ниже городской черты (Жуков остров). Отбор образцов осуществляли в течение вегетационных сезонов 2003—2004 гг. Содержание общего азота и фосфора в растительной массе определяли путём сжигания в колбах Кьельдаля в соответствии с методикой (Починок, 1976).

Как видно из представленных в таблице данных, в исследованных водоёмах и водотоках обнаружено 33 вида макрофитов, принадлежащих к разным эколого-биологическим группам. Наибольшим разнообразием высших водных растений (22 вида) характеризовались изученные пруды и р. Днепр. В водотоках, дренирующих территорию г. Киева, обнаружено только 13 видов. На фоне широкой представленности гелофитов и гидатофитов характерной чертой исследованных малых рек было отсутствие в них плейстофитов. Наибольшим разнообразием макрофитов (по 11 видов) среди изученных малых водоёмов и водотоков отличались р. Сырец и оз. Радужное.

Таблица. Высшие водные растения, отобранные в водоёмах и водотоках г. Киева

Виды	Пруды и озёра	р. Днепр	Другие реки
Гелофиты			
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	.	+
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	+	.	+
<i>Butomus umbellatus</i> L.	+	+	+
<i>Carex atherodes</i> Spreng.	+	.	.
<i>C. inflata</i> Huds.	.	.	+
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	+	+	.
<i>Juncus bufonius</i> L.	+	.	.
<i>J. conglomeratus</i> L.	+	.	.
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	+	+	+
<i>Typha angustifolia</i> L.	+	.	+
<i>T. latifolia</i> L.	+	.	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	+	.
<i>Sparganium erectum</i> L.	.	+	+
Плейстофиты			
<i>Lemna minor</i> L.	+	+	.
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	+	.	.
<i>Nymphaea candida</i> J. Presl.	+	+	.
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	.	+	.
<i>Trapa natans</i> L.	+	+	.
Гидатофиты			
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach	.	+	.
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+	+	+
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+	+	+
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	+	+	.
<i>Najas marina</i> L.	.	+	.
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	.	+	.
<i>P. compressus</i> L.	.	+	.
<i>P. crispus</i> L.	+	+	.
<i>P. lucens</i> L.	.	.	+
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch	.	+	.
<i>P. pectinatus</i> L.	+	+	+
<i>P. perfoliatus</i> L.	+	+	+
<i>Stratiotes aloides</i> L.	+	+	.
<i>Vallisneria spiralis</i> L.	.	+	.

Результаты проведённых химических анализов свидетельствуют о том, что содержание азота в высших водных растениях, отобранных в водоёмах и реках г. Киева, колеблется в пределах 1,24—7,46% сухой массы. Наибольшим количеством упомянутого биогена в тканях характеризовались представители гидатофитов, в частности *Potamogeton perfoliatus*. Несколько меньшим оно было у *Ceratophyllum demersum* (6,53%). Что же касается других представителей выше указанной экологической группы, то содержание азота в их биомассе не превышало значения 5,79%. Достаточно высоким оказалось содержание азота и у плейстофитов. Так, у *Lemna minor* оно достигало 6,96%. Минимальным количеством азота (1,51%) среди представителей упомянутой группы макрофитов отличались *Nymphaea candida* и *Trapa natans*. Другие исследованные плейстофиты занимали промежуточное положение. У гелофитов содержание азота в биомассе было в пределах 1,66—6,11%. Максимальные показатели зарегистрированы у *Typha latifolia* (6,11%) и *Phragmites australis* (6,02%).

Литературные материалы (Лукина, Смирнова, 1988) свидетельствуют о том, что уровни накопления фосфора в тканях макрофитов, как правило, в несколько раз ниже, чем азота. Это нашло подтверждение и в наших исследованиях. В частности, показано, что количество этого ключевого биогенного элемента у гидатофитов колебалось от 0,10 до 0,58%. При этом наибольшие показатели были характерны для *Vallisneria spiralis* и *Elodea canadensis*. У плейстофитов содержание фосфора не превышало значений 0,48% (*Lemna minor*). Минимальное количество его обнаружено у *Nuphar lutea* (0,13%), *Nymphaea candida* (0,19%) и *Trapa natans* (0,24%). Характеризуя уровни накопления фосфора у гелофитов, можно отметить, что максимальная величина (0,44%) была характерна для *Phragmites australis*. У других представителей воздушно-водных растений содержание фосфора было практически в два раза ниже, за исключением *Alisma plantago-aquatica* (0,38%), *Butomus umbellatus* (0,37%) и *Eleocharis palustris* (0,34%).

Касаясь особенностей содержания биогенных элементов в макрофитах, вегетирующих в изученных нами водных объектах, можно отметить следующие моменты. Так, в частности, исследованные реки, по сравнению с озёрами и прудами, характеризовались более высоким количеством азота в биомассе укореняющихся гидатофитов. Однако растения, вегетирующие в водоёмах, отличались большим содержанием фосфора. При анализе полученных данных обнаружилось также, что содержание общего азота было более высоким у плейстофитов, вегетирующих в малых водоёмах. Так, максимальное количество упомянутого биогена в биомассе растений составляло здесь 6,96%, тогда как в водотоках оно не превышало величины 5,49%. Такая же тенденция отмечена и для фосфора. Воздушно-водные растения, обитающие в озёрах и прудах, также отличались по содержанию азота и фосфора от аналогичных видов, произрастающих в реках. В частности, можно отметить, что количество азота в биомассе гелофитов, обитающих в водотоках, не превышало значения 5,72%, тогда как в водоёмах оно достигало 6,11%.

Содержание фосфора в биомассе гелофитов, вегетирующих в исследованных прудах и озёрах, достигало значения 0,44%, а в реках оно не поднималось выше 0,38%.

Сравнение полученных нами данных с литературными материалами (Лукина, Смирнова, 1988) свидетельствует о том, что макрофиты, вегетирующие в урбанизированных водоёмах, характеризуются заметно большими уровнями азота. В некоторых случаях эта величина была практически в 2-а раза выше (по максимальным показателям). В то же время для фосфора заметных отличий не наблюдалось.

Таким образом, можно заключить, что макрофиты, вегетирующие в водоёмах и водотоках г. Киева, отличаются повышенным содержанием азота в их тканях. Одни и те же виды высших водных растений, в зависимости от степени биогенной нагрузки водных объектов, накапливают разное количество азота. Уровни накопления фосфора в макрофитах исследованных водоёмов и водотоков не имели существенных различий с видами, произрастающими в водных объектах других регионов Украины.

Список литературы

- Київ як екологічна система: природа—людина—виробництво—екологія. Київ: Центр екологічної освіти та інформації, 2001. 259 с.
- Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 186 с.
- Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. Киев: Наук. думка, 1976. 336 с.
- Dykjová D. Selective uptake of mineral ions and their concentration factors in aquatic higher plants // Folia geobot. et phytotaxon. 1979. 14. P. 267—325.
- Gopal B., Kulshreshtha M. Role aquatic macrophytes as reservoir of nutrients and their cycling // Int. J. Ecol. and Environ. Sci. 1980. 6. P. 145—152.
- Wiece G., Mayer H.-G., Jorda W., Bahr I. Phosphoraufnahme durch Potamogeton natans und submerse Makrophyten in einem Fließgewässer Laboratoriumsmodell // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1985. 13. № 3. S. 307—317.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ВИДОВОМ СОСТАВЕ И ЭКОЛОГИИ ВОДНОЙ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА В ПРЕДЕЛАХ ТЕРРИТОРИИ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

О. Н. Ковалёва

Российский государственный университет им. Иммануила Канта
236040 г. Калининград, ул. Университетская, 2. E-mail: 555Lion555@mail.ru

Вислинский залив по своим физико-географическим и гидрохимическим характеристикам отличается от водоёмов Калининградской обл. Он представляет собой лагуну, вытянутую с юго-запада на северо-восток. Общая площадь залива в пределах Калининградской обл. — 495 км². Средняя глубина залива 2,7 м; глубина в Калининградском морском канале 10—14 м и более. Дно залива сформировано илистыми и песчаными почвами, но встречаются и каменистые участки. Воды Вислинского залива подвержены воздействию морских вод Балтийского моря через Балтийский пролив. Солёность его вод под действием нагона достигала 4,72—5,23‰ (в районе г. Балтийска — 8,5‰) при сгонных явлениях в районе влияния речных вод солёность снижалась до <1‰ (Ежегодник..., 2004).

В Вислинский залив впадают реки — Нельма, Преголя, Прохладная, Мамоновка, много небольших речек и Калининградский отводной канал. Реки с илом приносят много органических и минеральных веществ, оказывая непосредственное влияние на развитие и обилие растительности побережья залива. Водная растительность около устьев рек более богата по своему видовому составу и пояса её шире по сравнению с поясами других частей залива. Взмучивание грунтов дна под действием ветра и волнения, вследствие чего вода принимает желтовато-коричневый оттенок, и становится мутной, сильно препятствует развитию подводной растительности. Летом прозрачность в литоральной зоне бывает не более 0,3—0,5 м.

С мая по октябрь 2004—2005 гг. были выполнены работы по исследованию растительности Вислинского залива. Исследования проводились по стандартной методике (Садчиков, Кудряшов, 2004). Латинские названия растений даны по С. К. Черепанову (1995) и И. Ю. Губаревой с соавт. (1999). Структура описания результатов исследований составлена по примеру характеристики растительности Куршского залива (Куршю Марес, 1959).

Растительность Вислинского залива расположена по поясам в зависимости от глубины, скорости течения и других факторов внешней среды.

1. Пояс микрофитов в основном состоит из низших растений, таких как сине-зелёные, зелёные и диатомовые водоросли. Наиболее распространённые виды — *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, *Cladophora rupestris* (L.) Kütz. и др.

2. Пояс рдестов. Пояс развит хорошо и занимает обширные площади в бухтах водоёма, где медленное течение воды, или в устьях рек. В основном пояс рдестов занимает неглубокие (от 0,5 до 1,5 м) части литорали водоёма, шириной 50—100 м. Заросли пояса рдестов в основном образуют *Potamogeton perfoliatus* L., *P. pectinatus* L., местами *Myriophyllum spicatum* L., *M. verticillatum* L., *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch и др. виды.

3. Пояс камыша образует большие заросли, идущие с глубины от 0,3 до 1,5 м и достигающие 50—100 м ширины, а в некоторых местах значительно шире. На отдельных участках пояса камыша смешивается с другими поясами водной растительности залива. Пояс состоит в основном из *Scirpus lacustris* L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Typha latifolia* L.

4. Пояс тростника. В Вислинском заливе пояс тростника занимает большую часть площади береговой линии занятой растительностью. Наиболее развиты заросли тростника по побережью Приморской бухты, на восточном и юго-восточном берегах залива. Ширина пояса колеблется в пределах от 10—50 до 150—200 м и более. В отдельных местах пояс тростника переходит в пояс мелководных растений, который состоит из видов рода *Carex*, *Ranunculus sceleratus* L., рода *Juncus* и др.

5. Пояс кубышек и кувшинок. Располагается в устьях рек, где солёность воды менее 1‰. Пояс часто связан с поясами рдестов и камыша. Он занимает глубины от 0,5 до 2,0 м. Этот пояс в основном составляют заросли из *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea candida* J. Presl., *Nymphaea alba* L.

Водную растительность Вислинского залива в основном составляют широко распространённые формации: *Phragmites australis*, *Scirpeta lacustris*, *Potamogeton perfoliatus*, *Nuphareteta lutei*, а также другие — менее распространённые формации. Последние встречаются только в отдельных местах и их сообщества занимают незначительную площадь, но виды данных сообществ часто можно встретить в составе других формаций. Это такие сообщества таких видов как *Typha latifolia*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum* L., *Batrachium fluitans* (Lam.) Wimm. и др.

1. Формация *Phragmiteta australis*. Одна из наиболее распространённых формаций водной растительности Вислинского залива, сообщества которой тянутся вдоль берега по северному, восточному, юго-восточному и частично западному побережью водоёма (вдоль Балтийской косы). Сообщества *Phragmiteta australis* не достигают глубины более 1 м. В направлении суши они переходят в заливные луга. Видовой состав этой формации не постоянен. Характерными видами для неё являются *Lemna minor* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Glyceria notata* Chevall., *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv.

2. Формация *Scirpeta lacustris*. Сообщества камыша особенно обильны на северном побережье Калининградского канала, а также в юго-восточной и восточной частях залива. Они тянутся вдоль залива сплошной полосой, либо небольшими отдельными островками отходят от берега и смешиваются с другими сообществами водной растительности. Сообщества этой формации занимают не глубокие места от 0,3 до 1,5 м. Постоянными для формации являются *Scirpus lacustris* и более характерными *Potamogeton perfoliatus*, *Butomus umbellatus* L., *Carex pseudocyperus* L., *Sparganium erectum* L., *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Ranunculus sceleratus*. В пределах формации выделено несколько ассоциаций, наиболее распространённые из них *Scirpus lacustris* + *Potamogeton perfoliatus* и *Scirpus lacustris* + *Juncus conglomeratus*.

3. Формация *Potamogetoneta perfoliati*. Сообщества этой формации широко распространены вдоль литорали. Пояс этих сообществ широкий, особенно в бухтах в северной части Балтийской косы, в Приморской бухте, вдоль северного побережья Калининградского канала, в бухтах восточной и юго-восточной части залива. Сообщества *Potamogetoneta perfoliati* размещаются на неглубоких участках водоёма, на песчаном, реже илистом грунте. Глубина распространения — от 50 до 150 м. Сообщества представлены видами *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton pectinatus*, *Myriophyllum spicatum*.

4. Формация *Nuphareta luteae*. Сообщества этой формации распространены в устьевых участках рек впадающих в Вислинский залив. Они соседствуют с сообществами *Scirpeta lacustris*. Особенная черта сообществ *Nuphareta luteae* — они произрастают на илистом грунте. Сообщества формации *Nuphareta luteae* занимают неглубокие места от 0,5 до 2 м. Видовой состав сообществ разнообразен. Здесь встречаются *Potamogeton crispus* L., *P. pectinatus*, *P. filiformis* Pers., *Nymphaea alba*, *Lemna trisulca* L., *L. minor*. Формацию *Nuphareta luteae* составляют несколько ассоциаций, из которых, наиболее распространены следующие: *Nuphar lutea* + *Potamogeton perfoliatus*, *Nuphar lutea* + *Scirpus lacustris*, *Nuphar lutea* + *Potamogeton pectinatus*.

Список литературы

- Губарева И. Ю., Дедков В. П., Напреенко М. Г., Петрова Н. Г., Соколов А. А. Конспект сосудистых растений Калининградской области. Калининград: Калининградский ун-т, 1999. 107 с.
Ежегодник качества вод Вислинского и Куршского заливов. Калининград: Калининградск. ЦГМС, 2004.
Курию Марес: Итоги комплексного исследования / Под. ред. колл.: К. Янкевичюс и др. Вильнюс: Ин-т биологии, 1959. 549 с.
Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Экология прибрежно-водной растительности. М.: НИА Природа, 2004. 220 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995.

ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЯ УРОВНЯ ВОДЫ НА ДИНАМИКУ ГИДРОФИТОВ И ГИГРОГЕЛОФИТОВ (НА ПРИМЕРЕ ЗОНЫ ПОДПОРА Р. ЛАТКИ)

Е. Г. Крылова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Высшая растительность — один из важных компонентов водных биоценозов. С её развитием связано создание в водоёмах органического вещества. Поглощая из грунта и воды питательные вещества, растения возвращают их в виде опада, отмершие побеги постепенно разлагаются и освобождённые элементы минерального питания становятся доступными для использования водорослями и гидрофильными растениями, т.е. происходит биологический круговорот питательных веществ в водных фитоценозах. Поглощая и аккумулируя биогенные элементы, органические соединения, водная растительность может влиять на процессы формирования качества воды (Довбня, 1983).

В задачу исследования входило определение динамики фитомассы основных ценозообразователей в устьевом участке малой реки Латки в годы с различным водным уровнем (2002—2004 гг.). В 2002 г. были тёплая первая половина мая и холодная — вторая, ночные заморозки в первой половине июня, небольшое количество осадков, сухой и жаркий июль, поэтому во второй половине лета снизился уровень воды в реке. 2003 г. характеризовался ранней весной, ухудшением погоды в июне, большим количеством атмосферных осадков. В 2004 г. очень высокий уровень воды сохранялся в течение всего лета, погода была холодной и дождливой.

Фитомассу растительных сообществ определяли в период максимального развития (июнь—август) 3 видов: *Rorippa amphibia*, создающего основной аспект в июне, *Nuphar lutea*, наиболее развитой в июле и августе, и *Elodea canadensis*, особенно обильной в августе—сентябре. Растения срезали у поверхности грунта с 1 м² площади зарослей. Образцы брали в 5-кратной повторности методом выбора площадок в разных, характерных для этого участка экотопах. Фитомассу выражали в сыром, воздушно-сухом и абсолютно-сухом весе (Методика..., 1975). Сырой вес даёт представление об урожайности зелёной массы, абсолютно-сухой вес является наиболее точной величиной и делает возможным сопоставление количественных данных разных исследователей.

Для исследования брали моноценозы, которые наиболее характерны для этой зоны реки. В них виды наиболее приспособлены к определённому экотопу и достигают высокой продуктивности. Значения фитомассы в разных экотопах колеблются в зависимости от густоты зарослей и жизненности видов, что связано с рядом экологических и биологических факторов — глубиной, химизмом воды и грунта, прозрачностью, колебанием уровня воды и др.

Rorippa amphibia занимает экотопы сырых берегов, периодически обсыхающих мелководий и участков с глубиной до 50 см. На первых и вторых экотопах вид достигает невысоких размеров, с проективным покрытием до 100%, активно цветёт и плодоносит, процесс вегетации в этих условиях ускорен. В воде побеги выше, но проективное покрытие снижается до 40—60%. *Rorippa amphibia* входит также в ассоциации *Elodeetum canadensis*, *Nupharetum luteae*, *Sparganietum erecti* и *Sagittarietum sagittifolii*. Тип зарастания с участием *Rorippa amphibia* — фрагментарный и бордюрный на мелководьях и сплошной — на низких сырых берегах.

Nuphar lutea лучше развивается на участках с постоянным обводнением (до 1 м глубиной). Жизненность вида в этих условиях высокая, листья крупные, тёмно-зелёные, растения цветут обильно, проективное покрытие до 80—100%. Характерно ленточное расположение фитоценозов, которые занимают значительные площади вдоль берегов реки. Сообщества монодоминантные, или вид входит в ассоциации *Elodeetum canadensis*, *Sparganietum erecti* и *Potametum lucensis*. *Nuphar lutea* выносит колебания уровня воды, однако они влияют на морфологию листьев, цветков, фенологию и жизненность. Когда вода уходит и часть экотопов обсыхает, вид образует наземную форму (f. *terrestris* Соб), однако листьев у таких растений меньше, они стоячие и дифференцированы по размерам, черешки короткие, цветки мелкие, цветение менее обильно. Жизненность и продуктивность растений в таких условиях снижаются.

Elodea canadensis образует заросли различных размеров вдоль берегов, на глубинах от 10 до 80 см. Колебания воды в течение вегетации стимулируют развитие вида, значительное снижение уровня угнетает его. На экотопах с небольшими глубинами размеры листьев меньше, побеги короче, проективное покрытие ниже, чем на более глубоких участках.

Динамические процессы у этих трёх видов при колебаниях уровня воды различны. Средняя фитомасса в сыром виде у *Rorippa amphibia* была максимальной в 2004 г. при высоком уровне воды в реке, что объяснялось особенностью экотопов. Все они оказались в воде и глубина возросла на 0,5—2 м. В таких условиях размеры растений увеличились за счёт развития аэренхимы, необходимой, чтобы вынести цветоносы на поверхность воды. При этом количество видов на площадках значительно сократилось. Фитомасса образцов в воздушно-сухом виде оказалась близкой к таковой в 2003 г. и ниже, чем в 2002 г. Самой низкой фитомасса вида в сыром виде была в 2003 г., когда изначально не высокий уровень воды снизился в результате жаркого и сухого июля и часть экотопов обсохла. При этом *Rorippa amphibia* образовал наземную форму, у которой меньше размеры побегов и цветоносов.

У *Nuphar lutea* максимальная биомасса всех показателей (СВ, ВСВ и АСВ) была в 2002 г. при нормальном подпоре и уровне воды. Как низкий (2003 г.), так и высокий (2004 г.) уровень воды одинаково угнетают развитие вида. При низком уровне воды это связано с переходом вида в наземную форму, у которой так же, как и у *Rorippa amphibia*, изменяется морфология — укорачиваются черешки листьев, происходит дифференциация листьев по размерам, уменьшается количество и размеры цветоносов. При высоком уровне воды листья уменьшаются в размерах в 1,5—2 раза, количество их сокра-

щается в 2—2,5 раза, удлиняются и утончаются их черешки. Таким образом, подтверждается изложенное в ряде работ мнение, что *Nuphar lutea* плохо переносит чрезмерное затопление (Дубына, 1982).

Максимальная фитомасса *Elodea canadensis* определена в 2002 г. Фитомасса в 2004 г. отличалась от предыдущей незначительно. Это свидетельствует о том, что *Elodea canadensis* достаточно хорошо переносит высокий уровень воды, а незначительное уменьшение фитомассы связано с непригодностью части экотопов из-за низкого уровня 2003 г. для нормальной перезимовки вида. Известно, что *Elodea canadensis* зимует на больших глубинах. Низкий уровень воды вид переносит плохо, о чём свидетельствует уменьшение 2003 г. фитомассы в сыром виде в 3 раза, а воздушно-сухом виде больше, чем в 4 раза.

Для сравнения различных экотопов произрастания видов между собой приводим максимальные и минимальные значения фитомассы (табл.).

Таблица. Максимальные и минимальные значения фитомассы изученных видов

Годы изучения	Значения фитомассы (СВ), г/м ²	<i>Rorippa amphibia</i>	<i>Nuphar lutea</i>	<i>Elodea canadensis</i>
2002	max	960,0	1100,95	1048,0
	min	320,0	194,47	362,4
2003	max	406,96	604,66	275,6
	min	159,96	85,58	152,4
2004	max	700,52	273,5	695,7
	min	628,08	178,8	292,52

Разница между максимальным и минимальным значениями фитомассы свидетельствует о различии экологических условий. В 2002 г. наибольшая разница для *Nuphar lutea* была равна 5,7 раз, для *Rorippa amphibia* она составила 3,5 раз; для *Elodea canadensis* — 2,7 раз. В 2003 г. разница оказалась равной 7, 2,5 и 1,8 раз, соответственно; в 2004 г. — 1,5, 1,1 и 2,4 раза. Наименьшие различия по экологии исследуемые площадки имели для *Nuphar lutea* и *Rorippa amphibia* в 2004 г. при высоком уровне воды, для *Elodea canadensis* — в 2003 г. при низком уровне воды. Наибольшие — для *Nuphar lutea* — в 2003 г., для *Rorippa amphibia* — в 2002 г.; для *Elodea canadensis* в 2002 и 2004 гг. условия на площадках были одинаковыми.

В целом, роль указанных видов в продуцировании органического вещества в зоне подпора р. Латки значительна в годы с разными колебаниями уровня воды. Однако, вклад их меняется в разные годы, что связано с отношением исследованных видов к степени колебания уровня воды.

Список литературы

- Довбня И. В. Продукция высшей растительности волжских водохранилищ // Труды ИБВВ АН СССР 1983. Вып. 48 (51). С. 71—84
 Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М., 1975. 240 с.
 Дубына Д. В. Кувшинковые Украины. Киев.: Наукова думка, 1982. 232 с.

МИКРОКОМБИНАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЁР РАЗНОЙ ГИДРОЛОГИИ (НА ПРИМЕРЕ ОЗЁР НЕКРАСОВСКОЙ ПОЙМЫ)

Е. Г. Крылова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Закономерности пространственного распределения сообществ водных растений описаны рядом авторов (Грибова, Исаченко, 1972; Корелякова, 1977; Рачковская, 1963; Свириденко, 2000). Водоёмы, как экосистемы, отличаются высокой степенью целостности и замкнутости, имеют с суши резкие границы. Это же свойственно и их растительности. Растительность водоёма, окружённую наземными ценозами Б. Ф. Свириденко (2000) и И. Л. Корелякова (1977) считают правоммерным рассматривать как особый надфитоценотический территориальный выдел, а в отечественной науке о растительности (НОР) её называют фитоценохорой. При классификации ценохор признаками становятся сообщества, а объектами — сочетания сообществ (Миркин и др., 2001).

Природа ценохор и их масштабы были обобщены А. С. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972), которые под структурой растительного покрова подразумевали закономерное сочетание, или ком-

бинации различных растительных сообществ в пространстве, различая при этом 3 ранга территориальных единиц: микро-, мезо- и макрокомбинации. Под микрокомбинациями понимаются устойчивые сочетания или чередования однотипных сообществ, имеющих тесную взаимозависимость и сменяющих друг друга в пространстве. Существование микрокомбинаций водных сообществ вызвано динамикой растительного покрова и микрорельефом (Свириденко, 2000).

Статья основывается на результатах исследований 1996—1998 и 2004 гг. флоры и растительности озёр левобережной поймы Волги в Некрасовском р-не Ярославской обл. Целью данного исследования являлось изучение структуры микрокомбинаций растительности на озёрах разной гидрологии. Нами использованы 3 ранга таксономических единиц микрокомбинаций: 1) типы микрокомбинаций, объединяющие структурные компоненты (минимальный территориальный выдел, позволяющий выявить синтаксономический состав и пространственную структуру) по их сходству; 2) группы типов микрокомбинаций, объединяющие типы по жизненной форме эдификаторов; 3) классы типов микрокомбинаций, выделяемые в результате анализа характера зарастания (Рачковская, 1963; Свириденко, 2000). По составу, морфологии и факторам, их определяющим, микрокомбинации подразделяются на комплексы, серии и микропоясные ряды (Грибова, Исаченко, 1972).

По совокупному действию различных экологических факторов озёра Некрасовской поймы разделяются на следующие типы: речные, притеррасные водоёмы и озёра центральной части поймы. Микрокомбинации со стороны водной поверхности на одних озёрах плавно переходят в микрокомбинации растительности берегов (притеррасные и озёра центральной части поймы), на других — значительно обособлены от них (озёра речного типа).

Озёра речного типа. К ним относятся озера Ешка, Беловское, Шачебольское, Старое Куреевское и Новое Куреевское. Они отличаются крутыми берегами, береговая линия постоянна, литораль развита слабо. Окружающая местность — луга и поля. Грунты плотные, преобладают заиленные пески, глубины — от 2 до 8 метров. Развитие растительности лимитируется резким нарастанием глубин от уреза. Степень зарастания — от 5% (оз. Ешка) до 15% (Куреевские озёра).

Притеррасные озёра. По способу происхождения относятся к реликтовым водоёмам. В настоящее время существуют лишь немногие водоёмы этого типа — озера Яхробольское, Искробольское, Великое, Кухольное, Согожское; остальные заняты водами Горьковского водохранилища. Берега озёр трясиного типа, низкие, постепенно переходящие в прибрежно-водную и водную растительность. Глубины незначительные, грунты — преимущественно сапропели, часто глубокие. Озёра разные по площади (от 45 до 330 га) и степени зарастания (от 30 до 95%).

Озёра центральной части поймы. Представлены водоёмами-старицами, генетически связанными с остаточным руслом реки, и озёрами, связанными с различными пойменными понижениями. Озёра-старицы узкие, длинные, вытянуты параллельно реке, не имеют сапропелевых отложений. Глубина от 1 до 5 м. Характерна вертикальная стратификация температур, кислорода и биогенных веществ. Эти водоёмы представлены озёрами-старицами с растительностью куртинного (Изогнутое, Становище, Отнога), зонально-зарослевого (Копыто, Ворино) и зарослевого (Большое и Малое Козловские) типа. Берега озёр крутые, сообщества формируют вдоль берегов сплошные или прерывистые зоны, иногда образуя подводные луга. Озёра, связанные с пойменными понижениями, имеют незначительные площади и глубины, зарастают по всей поверхности (Мостовное, Бабий Рог, Круглое, Студенец, Перedelицкие водоёмы). Степень зарастания достигает 70—80%.

На описанных озёрах мы выделили следующие классы микрокомбинаций: 1) заболачивающихся побережий; 2) затишных участков и 3) открытой акватории.

Первый класс, представленный микрокомбинациями сплавин и трясин, больше характерен для притеррасных озёр и стариц, реже встречается на озёрах речного типа. Основные сообщества, образующие сплавинные микрокомбинации для озёр речного типа, — *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum maximae* и *Caricetum gracilis*. На притеррасных озёрах в их образовании принимают участие также *Butometum umbellati*, *Scirpetum lacustris*, *Equisetum fluviatilis*, *Stratiotetum aloidis*, *Menyanthetum trifoliatae*, *Bidentetum tripartitae*, *Caricetum vesicariae*; в старицах — к ним добавляются *Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Comaretum palustris*, *Iridetum pseudoacori*. Трясиновые микрокомбинации характерны для стариц и притеррасных озёр и образованы сочетанием сообществ *Typhetum latifoliae*, *Menyanthetum trifoliatae*, *Caricetum gracilis*, *Stratiotetum aloidis*, *Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*. Сообщество *Caricetum gracilis* широко представлено в микрокомбинациях на сырых и заболачивающихся берегах и на сплавах всех озёр, т.к. формирующий его вид по шкале увлажнения имеет широкий диапазон водного довольствия. *Scirpus lacustris* участвует в образовании микрокомбинаций сплавин в озёрах с сапропелевыми грунтами (притеррасные и старицы). *Equisetum fluviale* и *Stratiotes aloides* — индикаторы процессов заболачивания, поэтому принимают участие в образовании микрокомбинаций притеррасных озёр и озёр центральной части поймы.

Второй класс образован микрокомбинациями мелководий и участков, связанных с нарастанием глубин. Микрокомбинации мелководий для озёр речного типа представлены гело-гидатофитной и гело-плейсто-гидатофитной группами, образованными сочетанием 7 и 4 сообществ соответственно. Для притеррасных озёр характерны гелофитная, гело-плейстофитная, гело-гидатофитная, гело-плейсто-гидатофитная, плейсто-гидатофитная, гидатофитная и плейстофитная группы микрокомбинаций. Гело-гидатофитная группа на речных озёрах представлена сочетанием сообществ *Caricetum gracilis*, *Glycerietum maximae*, *Ceratophylletum demersi*, *Elodeetum canadensis*; на притеррасных озёрах — *Butometum umbellati*, *Caricetum gracilis*, *Glycerietum maximae*, *Scirpetum lacustris*, *Sagittarietum sagittifolii*, *Potametum pectinati*, *P. perfoliati*. Гело-плейсто-гидатофитная группа на речных озёрах образована сочетанием сообществ *Glycerietum maximae*, *Ceratophylletum demersi*, *Nupharetum luteae*, *Potametum compressi*; на притеррасных озёрах — *Equisetetum fluviatilis*, *Scirpetum lacustris*, *Nupharetum luteae*, *Caricetum gracilis*, *Stratiotetum aloidis*, *Potametum perfoliati*, *P. compressi*, *Ceratophylletum demersi*, *Nymphaetum candidae*. Другие группы микрокомбинаций на притеррасных озёрах представлены: гелофитная — сочетанием 11 сообществ, из которых наиболее распространены *Caricetum gracilis* и *Scirpetum lacustris*; гело-плейстофитная — сочетанием 10 сообществ (наиболее распространены *Caricetum gracilis*, *Nupharetum luteae*, *Scirpetum lacustris*, *Equisetetum fluviatilis*); плейсто-гидатофитная — сочетанием 8 сообществ (наиболее распространённые — *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*, *Elodeetum canadensis*, *Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Ceratophylletum demersi*); гидатофитная — сочетанием 2 сообществ — *Ceratophylletum demersi* и *Elodeetum canadensis*; плейстофитная — сочетанием 6 сообществ с наибольшим распространением *Nupharetum luteae*. Микрокомбинации мелководий затишных участков озёр центральной части поймы представлены сочетанием сообществ *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*, *Stratiotetum aloidis* и *Elodeetum canadensis*. Участки, связанные с нарастанием глубин характеризуются плейсто-гидатофитной и плейстофитной группами микрокомбинаций для всех типов озёр. На озёрах речного типа они представлены сочетанием 6 и 2 сообществ, на притеррасных озёрах — 5 и 4 сообществ соответственно. Основные из них *Nupharetum luteae*, *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* — для речных озёр и *Nupharetum luteae*, *Nymphaetum candidae* и *Stratiotetum aloidis* — для притеррасных озёр. Так как затишные участки более характерны для притеррасных озёр, что связано с их гидрологией, они характеризуются большим количеством групп микрокомбинаций, типы микрокомбинаций в них многокомпонентные.

Третий класс на речных озёрах представлен гелофитной, гело-плейстофитной, плейсто-гидатофитной, плейстофитной и гидатофитной группами микрокомбинаций. На притеррасных озёрах к перечисленным прибавляются гело-гидатофитная и гело-плейсто-гидатофитная группы, на озёрах центральной части поймы — гело-гидатофитная группа. Наибольшее количество сочетаний сообществ образуют гелофитную и гело-плейстофитную группы на озёрах всех типов. В образовании первой участвуют сочетания 14, 15 и 13 сообществ, второй — сочетания 10, 11 и 7 сообществ. Наиболее характерные микрокомбинации представлены: в первой группе для речных озёр сочетанием сообществ *Scirpetum lacustris*, *Sagittarietum sagittifolii*; для притеррасных озёр — *Caricetum gracilis*, *Scirpetum lacustris* и *Typhetum latifoliae*; для озёр центральной части поймы — *Sagittarietum sagittifolii* и *Typhetum latifoliae*. Во второй группе для речных озёр — сочетанием *Equisetetum fluviatilis*, *Scirpetum lacustris*, *Nupharetum luteae*, для притеррасных озёр — *Scirpetum lacustris*, *Nupharetum luteae* и *Caricetum gracilis*, для озёр центральной части поймы — *Stratiotetum aloidis*, *Nupharetum luteae*. На притеррасных озёрах сочетанием больших количеств сообществ образованы также гело-гидатофитная и гело-плейсто-гидатофитная группы микрокомбинаций. Наиболее распространённые сообщества в них — *Scirpetum lacustris*, *Nupharetum luteae*, *Equisetetum fluviatilis* и *Potametum perfoliati*. На озёрах центральной части наиболее представленными являются гело-плейсто-гидатофитная и плейсто-гидатофитная группы микрокомбинаций, самые характерные сообщества для них — *Stratiotetum aloidis*, *Elodeetum canadensis*, *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*, *Hydrocharitetum morsus-ranae*.

На озёрах разной гидрологии прослеживается связь степени зарастания с количеством групп микрокомбинаций открытой акватории, а также количеством компонентов в них. В процессе зарастания озёр идёт смена озёрно-речных микрокомбинаций комплексного характера на озёрно-болотные микрокомбинации серийного характера. Это доказывается сменой комплексов с участием сообществ *Phalaridetum arundinaceae*, *Scirpetum lacustris*, *Sagittarietum sagittifoliae*, *Potametum compressi*, *P. pectinati* на серии с участием *Caricetum gracilis*, *Typhetum latifoliae*, *Phragmitetum communis*, *Stratiotetum aloidis*, *Nupharetum luteae*, *Elodeetum canadensis*, *Ceratophylletum demersi*, *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*.

Выводы. На озёрах речного типа, где степень зарастания меньше, в основном развиваются двух- и трёхкомпонентные микрокомбинации комплексного характера. При увеличении степени зарастания на других озёрах появляются многокомпонентные серийные микрокомбинации, включающие водный и болотный типы растительности. В основном это гело-плейсто-гидатофитные группы типов микрокомбинаций.

Список литературы

- Грибова А. С., Исаченко Т. И. Картирование растительности в съёмочных масштабах // Полевая геоботаника. Т. 4. 1972. С. 137—308.
Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, 1977. 197 с.
Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломеиц А. И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.
Рачковская Е. И. Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация // Геоботаника. Сер. 3. Вып. 15. М.—Л., 1963. С. 159—173.
Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.

ТРАНСФОРМИРОВАННЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ВАЛДАЙСКОГО ОЗЕРА

Е. Г. Крылова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Валдайское озеро находится в Новгородской обл. и входит в комплекс озёр Валдайской возвышенности. Площадь озера 19,7 км, длина 10 км, ширина 7 км. Средняя глубина 12 м (Ершов, 2002). Исследования проводились в 2004 г. по традиционным методам (Полевая..., 1976; Катанская, 1981). Ценотическая структура проанализирована в понятиях и терминах школы Браун-Бланке. Комплексы сообществ выделяли на основе методики, предложенной Б. Ф. Свириденко (2000). Целью данного исследования было сравнение степени трансформации растительных сообществ на экотопах с разным уровнем антропогенного воздействия.

Описание растительности проводилось на нескольких участках в пределах города Валдай и у Иверского монастыря: 1 и 2 экотопы испытывают незначительное антропогенное воздействие, сообщества на 3 и 4 участках находятся в экотопах значительного антропогенного вмешательства.

1 участок расположен напротив городского плёса. Глубины здесь значительные, дно илистое. Отмечены чистые сообщества *Phragmitetum communis* Koch 1926, которые сменяются *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931, в толще воды — комплексы сообществ *Myriophylletum spicati* + *Elodeetum canadensis* и *Lemnetum trisulcae*. Значительные заросли здесь образуют комплексы сообществ *Equisetetum fluviatilis* + *Nupharetum luteae* + *Elodeetum canadensis* + *Lemnetum trisulcae*. Вода прозрачная до дна, жизненность растений высокая, проективное покрытие среднее. Кубышка активно цветёт, сообщества в комплексах имеют чёткие границы. Всё это является показателем благоприятных для развития указанных видов условий произрастания, хотя комплексы толщи воды свидетельствуют об антропогенном влиянии, незначительном на данном участке.

2 участок представляет собой затишной небольшой плёс у монастыря. Отмечены комплексы сообществ *Equisetetum fluviatilis* + *Persicarietum amphibii*, а также *Phragmitetum communis* + *Equisetetum fluviatilis* + *Scirpetum lacustris* + *Nupharetum luteae*. По берегу довольно часто встречаются сообщества *Acoretum calami* Eggler 1933. Здесь образуются также комплексы *Sparganietum angustifolii* + *Elodeetum canadensis* + *Lemnetum trisulcae*. Жизненность всех видов средняя и высокая, проективное покрытие значительное. Комплексы становятся многокомпонентными. Антропогенное эвтрофирование на этом участке так же незначительно, однако усиливается, о чём свидетельствуют сообщества айра.

3 участок — у лодочной станции на территории г. Валдай. Местообитания сообществ нарушены постоянным движением лодок. Глубина нарастает постепенно, дно илистое, прозрачность низкая. На берегу отмечены значительные по площади и проективному покрытию монодоминантные сообщества *Acoretum calami*, свидетельствующие о значительном эвтрофировании данных экотопов. Подобное сообщество, но образующее комплекс с *Lemnetum trisulcae* находится в нескольких метрах от берега. Начиная от уреза, хорошо выражены комплексы сообществ *Lemnetum trisulcae* + *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*, занимающие всю толщу воды и её поверхность. Отмечается высокая мозаичность других сообществ, проективное покрытие которых большое и площади

значительные. Иногда в их состав входит *Sagittaria sagittifolia*. Здесь же отмечены комплексы сообществ *Lemnetum trisulcae* + *Elodeetum canadensis*, также с высоким проективным покрытием. Дальше от берега значительные площади занимают комплексы сообществ *Ceratophylletum demersi* + *Elodeetum canadensis* + *Lemnetum trisulcae*, а также *Myriophylletum spicati* + *Elodeetum canadensis* + *Lemnetum trisulcae*. Чуть в стороне от лодочной станции отмечен комплекс сообществ *Typhetum latifoliae* + *Lemnetum trisulcae* + *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*.

Всё это говорит о большом экологическом объёме местообитаний и значительном эвтрофировании по причине высокого уровня антропогенного вмешательства. Сообщества айра, большая фитомасса сообществ рясок являются показателями процессов заболачивания и эвтрофного характера местообитаний, роголистник и ряска трёхдольная являются индикаторами участков с высоким содержанием биогенов и органического вещества в донных отложениях, стрелолист может встречаться в сильно загрязнённых местах.

4 участок — против городского пляжа. Сообщества изрежены, растерия покрыты нитчаткой. Это, как правило, редкие заросли *Phragmites communis* и *Potamogeton perfoliatus*. На этом участке наблюдается наибольшая трансформация сообществ, вызванная активным антропогенным влиянием.

Таким образом, можно сказать, что наибольшему антропогенному влиянию озеро подвергается на участках, находящихся на территории города, доказательством чему служит развитие опрделённых комплексов сообществ высших водных растений.

Список литературы

- Ершов И. Ю. Фитоценосистемы озёр Валдайской возвышенности. Рыбинск, 2002. 136 с.
Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
Полевая геоботаника. М.—Л.: Наука, 1976. Т. 5. 319 с.
Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ВОДНЫХ МАКРОФИТОВ ЗАКАЗНИКОВ ЮГА ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

И. В. Кузьмин, Н. С. Драчёв

Тюменский государственный университет
625043 г. Тюмень, ул. Пирогова, 3. E-mail: ivkuzmintgu@yandex.ru, nikoneo@list.ru

В 2003—2004 гг. авторы принимали участие в ботаническом обследовании 10 региональных заказников южной части Тюменской области в рамках программы Департамента по охране окружающей среды Администрации Тюменской обл. В их число вошли заказники: «Барсучье» и «Кабанский» (Сладковский административный р-он), «Клепиковский» и «Песьяновский» (Ишимский район), «Комиссаровский» (Заводоуковский р-он), «Мошкаринский» (Ялуторовский р-он), «Омутинский» (Омутинский р-он), «Орловский» (Голышмановский р-он), «Упоровский» (Упоровский р-он), «Успенский» (Тюменский р-он). Кроме того, был посещен и обследован «Таволжанский» заказник в Сладковском р-оне — на крайнем юге региона. Из вышеперечисленных, Сладковский р-он находится в подзоне средней лесостепи, Ишимский, Заводоуковский, Ялуторовский, Омутинский, Голышмановский и Упоровский районы лежат в пределах северной лесостепи, Тюменский р-он — в подзоне мелколиственных осиново-берёзовых лесов (зоне подтайги) (Гвоздецкий, 1973). Гидрографическая сеть на территориях заказников представлена крупными и мелкими реками, старицами, пресными, солоноватыми и солёными озёрами, в том числе со сплавидами, затопленными карьерами, каналами. Болота преимущественно травяные, реже сфагновые. Для Сладковского и Ишимского районов характерно широкое распространение тростниковых болот («займищ») и камышово-рогозовых зарослей.

При исследованиях макрофитов за основу был взят список А. П. Белавской (1994). В ходе работ во флорах заказников нами было выявлено около 30 видов из этого списка, в том числе во флоре заказника «Барсучье» — 8 видов, «Кабанский» — 17, «Клепиковский» — 12, «Песьяновский» — 12, «Комиссаровский» — 12, «Мошкаринский» — 19, «Омутинский» — 10, «Орловский» — 30, «Упоровский» — 15, «Успенский» — 14, «Таволжанский» — 1 вид. Можно отметить такие виды, как: *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *A. graminea*, *Utricularia*

intermedia, *Ceratophyllum demersum*, *Thelypteris palustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Stratiotes aloides*, *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Sparganium emersum*, *Potamogeton pectinatus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Persicaria amphibia*, *Nuphar lutea*, *Sium latifolium*, *Cicuta virosa* и др. Из найденных видов, 4 занесены в «Красную книгу Тюменской области» (2004). Это *Caulinia minor* (All.) Coss. & Germ. (2 категория, заказник «Мошкаринский»), *Nymphaea tetragona* Georgi (2 категория, заказники «Орловский», «Упоровский», «Успенский»), *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze (2 категория, заказники «Орловский», «Упоровский»), *Typha laxmannii* Lepesch. (3 категория, заказники «Барсучье», «Кабанский», «Клепиковский», «Омутинский», «Песьяновский»).

Из интересных с ботанической точки зрения природных объектов можно отметить небольшой пруд на р. Емец с плотиной на окраине с. Ражево (граница заказника «Орловский»), в котором найдено 15 видов-гидрофитов, в том числе огромные заросли *N. peltata*. Растения были хорошо развиты, в момент обследования находились в стадии цветения и начала плодоношения. Возможно, бурное развитие болотноцветника связано с хорошей аэрацией из-за сильной проточности воды и постоянным поступлением питательных веществ из помёта многочисленных деревенских гусей, питающихся в основном тем же болотноцветником.

Список литературы

- Белавская А. П. Водные растения России и сопредельных государств // Труды Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Вып. 2. СПб., 1994. 64 с.
Гвоздецкий Н. А. Физико-географическое районирование Тюменской области. М.: Наука, 1973. 244 с.
Красная книга Тюменской области. Екатеринбург, 2004. 500 с.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ВОДОЁМОВ И ВОДОТОКОВ В ЗОНАХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ КАТАСТРОФ (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н. Б. Куянцева¹, Е. И. Вейсберг¹, А. И. Смагин²

¹ Ильменский государственный заповедник УрО РАН
456317 г. Миасс, Челябинская обл. E-mail: borisovna@ilmeny.ac.ru, lagunov@ilmeny.ac.ru
² ФГУП ПО «Маяк». Челябинская обл., г. Озёрск

Гидро-гигрофильная флора является индикатором экологического состояния водоёмов. По различным биохимическим, физиологическим, ценотическим показателям растительного покрова можно судить о воздействии на водотоки и озёра как природных, так и антропогенных факторов (Вейсберг, 2003; Власов, Гигевич, 2002). Для этого предлагается сравнивать фитоценозы, находящиеся в «оптимальных» условиях, т.е. наименее нарушенные, с сообществами, испытывающими экстремальные внешние проявления (Горчаковский, 1984). Уральский регион с его высокоразвитым агропромышленным комплексом испытывает на себе влияние химического загрязнения и разнообразного по генезису техногенного радиационного воздействия, что делает его удобным полигоном для такого рода исследований.

Территория г. Карабаш. В Челябинской области источником запредельного антропогенного прессинга на природные сообщества, является Карабашский медеплавильный комбинат. Его влияние в течение почти столетнего периода привело к угрожающей и порой необратимой деградации экосистем, включая растительность и почвенный покров, и представляет серьёзную опасность для населения. Разнообразный характер загрязнений описан во многих работах (Белогуб и др., 2003), однако, изучение их влияния на биоту ведётся лишь по отдельным группам и не носит системного характера. Г. Карабаш расположен в предгорьях Южного Урала в подзоне сосново-берёзовых лесов южно-таёжной зоны. Водоёмы территории являются тектоническими по происхождению.

В ходе экспедиционных работ обследованы следующие участки: 1) растительные сообщества в долине р. Сак-Елга, находящиеся под воздействием размывов хвостохранилищ; 2) водная и прибрежно-водная растительность р. Сак-Елга в нескольких точках разной степени загрязнения; 3) прибрежные фитоценозы оз. Серебры; 4) Ольховский пруд и долина р. Ольховка. Деградированная под воздействием хвостохранилища долина вдоль русла представляет собой техногенную пустыню. На пробных площадях, характеризующих состояние водной и прибрежно-водной зон, выявлено 19 видов, что составляет 8% таксономического состава водной и прибрежно-водной флоры района исследования. В экологическом спектре преобладают гидрофиты и гидрогигрофиты

(по 37%) и гигрофиты (11%), гигромезофиты и мезофиты представлены в равных отношениях (по 5%, соответственно). Биоморфологический анализ показал господство длиннокорневищных травянистых многолетников (61%), являющихся основными доминантами сообществ. Выявлено всего 4 биоморфы. Для сравнения: на территории Ильменского гос. заповедника (ИГЗ) фитоценозы рассматриваемого экотона включают более 20 биотипов, среди которых также преобладают длиннокорневищные. В ценотическом спектре велика роль прибрежно-болотных ценотипов (54%), водные растения менее представлены.

Большинство сообществ (80%) относятся к типу водной растительности, остальные 20% — к типу болотной. Выявлены растительные группировки с доминированием *Elodea canadensis* Michx., *Calla palustris* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Carex rostrata* Stokos, *Carex atherodes* Spreng, *Eriophorum vaginatum* L., *Equisetum fluviatile* L. В трансформированных сообществах присутствует от 1 до 7 видов. Отметим, что на территории ИГЗ водные и прибрежно-водные фитоценозы образованы более 30 видами растений. Сообщества с господством пушицы встречаются в заповеднике только на мезотрофных сфагновых болотах, с толщиной торфа не менее 1,5—2,5 м. Гидро-гигрофильная растительность формируется в условиях сильнейшего закисления: пробы, взятые в непосредственной близости от заложённых площадок на р. Сак-Елга, имеют pH около 3,60. На наиболее закисленных участках Сак-Елги и долины р. Ольховка, где pH составляет 2,88 (ультракислая реакция), произрастают только куртины тростника. Последний образует монодоминантные фитоценозы с проективным покрытием от 20 до 60%.

Территория ВУРСа. Восточно-Уральский радиационный след (ВУРС) образовался в результате аварии на ПО «Маяк» в 1957 г. и на протяжении многих лет находится под пристальным вниманием радиобиологов (Региональная..., 2002; Опытная..., 2005). Однако, исследований, касающихся гидро-гигрофильной флоры, крайне мало. В основном, растения в них рассматриваются как «биомасса», принимающая участие в распределении радионуклидов в водоёмах. Сведения о флористическом и ценотическом составе растительного покрова озёр данной зоны фрагментарны.

Водоёмы ВУРСа относятся к группе эрозивно-тектонических, возникновение которых обусловлено неотектоническими движениями и усилением речной эрозии в четвертичном периоде (Андреева, 1973). Котловины озёр находятся на границе предгорного разлома и восточного края Зауральского пенеплена. Все они имеют выровненную береговую линию, плавный уклон и ровную поверхность дна. В результате исследований заложены экологические профили и пробные площадки на следующих объектах: оз. Бердяниш, оз. Урус-куль, оз. Кожа-куль; «3 Водоём», «4 Водоём», «10 Водоём» (Теченский каскад). Гидро-гигрофильная флора территории ВУРСа насчитывает 54 вида высших растений, относящихся к 29 семействам. Головную часть ранжированных таксонов представляют *Cyperaceae* (8 видов), *Poaceae* (7 видов), *Polygonaceae* (4 вида), *Latiaceae* (3 вида), семь — имеют по 2 вида, семнадцать — по 1 виду. Наибольшим разнообразием отличается прибрежно-водная флора оз. Бердяниш (60% от общего списка видов). Самым бедным во флористическом отношении оказалось оз. Урус-куль (30%) и «3 Водоём» (14,8%). Для всех объектов общим является только один вид *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., который отмечен в 77% от всех описаний. Коэффициент сходства по Жаккару (Ij) для оз. Бердяниш и оз. Кожа-куль равен 45%; для оз. Бердяниш и оз. Урус-куль Ij = 30%; для оз. Урус-куль и оз. Кожа-куль Ij = 36%.

В результате исследований выявлено, что самое высокое сходство видового состава растительного покрова наблюдается между водоёмами, расположенными на концах градиента радиационной нагрузки. Средняя плотность загрязнения территории (кБк $^{90}\text{Sr}/\text{м}^2$) летом 1958 г. составила для оз. Бердяниш — 33000, оз. Урус-куль — 26000, оз. Кожа-куль — 40 (Опытная..., 2005). Мы предполагаем, что на первый план при анализе различий состава таксонов всё же выходят факторы ландшафтные, а также морфометрические параметры и степень трофности рассматриваемых объектов.

В экологическом спектре флоры изученных водоёмов преобладают гигромезофиты, на долю которых приходится половина всех растений (26 видов, или 48%). В равном количестве (по 8 видов или 15%) представлены гидрофиты, гидрогигрофиты и гигрофиты. К мезофитам относятся 7%. Присутствие последних связано с проникновением в исследуемые сообщества элементов лесной и луговой растительности. Индекс гидрофитности (I_{Hd}) (Свириденко, 2000) для изученных водоёмов — 0,7. Индекс гигрофитности (I_{Hg}) для территории — 0,5. Для ИГЗ данный показатель равен 0,45, что говорит о схожести экологических типов, формирующих сообщества прибрежно-водного экотона. Однако, в целом, доленое участие их незначительно варьирует. Между экотипами и фитоцено типами наблюдается следующая зависимость: больше всего доминантов установлено в группе гидрогигрофитов (8 видов, или 50%), на долю гигрофитов и гигромезофитов приходится по 2 вида, или 25%.

Распределение видов по грациям ландшафтной активности (Юрцев, 1968; Хитун, Ребристая, 1998; Хитун, 2002) выявило преобладание во флоре парка, в целом, неактивных и низкоак-

тивных видов (74%). В их числе преимущественно стенолюбивые виды, обычные в своём местообитании и синантропные виды. Среди неактивных и низкоактивных гигромезофиты составляют 45%, гидрофиты — 20%, а гигрофиты — 17,5%. Среднеактивных видов — 10%; высокоактивный один вид — *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., являющийся эвритоном и доминантом на всех водоёмах. *Agrostis gigantea* Roth (L.), *Rumex aquaticus* L., *Atriplex prostrata* Boucher ex DC. имеют высокое постоянство, но низкое обилие в сообществах. Последний вид является синантропом. Большое проективное покрытие в прибрежно-водных и околосредовых сообществах имеет немного видов сосудистых растений, поэтому и высшие баллы (5 и 6) парциальной активности (ПА) получили в различных водоёмах по 1—3 видам, например *Scirpus lacustris* L., *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult., *Carex acutiformis* Ehrh., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. Все они являются эдификаторами ценозов. Балл 7 не присвоен ни одному виду. Наиболее ярким доказательством влияния ландшафта на различия в составе таксонов рассматриваемых водоёмов следует считать присутствие солелюбивых растений, приуроченных к районам северной лесостепи. Среди них *Triglochin maritimum* L. (ПА=1; 2), *Bolboschoenus maritimus* (L.) Pall. (ПА=3), *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. (ПА=1), *Hordeum nevskianum* Bowden (ПА=1; 2), *Atriplex prostrata* Boucher ex DC. (ПА=2; 3), *Glaux maritima* L. (ПА=1; 2), *Epilobium hirsutum* L. (ПА=3), *Epilobium nervosum* Boiss. et Buhse (ПА=1). Активность данных видов в предгорно-низкогорном типе ландшафта (например, для территории ИГЗ) выражена незначительно.

Основным показателем степени нарушенности растительных сообществ в результате деятельности человека может служить индекс синантропизации — доля синантропных видов (как апофитов, так и антропофитов) в процентах от общего числа видов, известных для данной территории (Горчаковский, 1984). Индекс синантропизации, характеризующий рассмотренную экологическую выборку составил 9% (для территории ИГЗ этот показатель равен 4%).

Растительность водоёмов представлена сообществами с доминированием *Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Phragmites australis*, *Eleocharis uniglumis*, *Scirpus lacustris*, *Carex acutiformis*, *C. disticha*, *C. riparia*, *Calamagrostis langsdorffii*.

Заключение

1. Выявлено, что исследуемые озёра и водотоки бедны во флористическом и фитоценотическом отношении по сравнению с ИГЗ. Особенно это относится к гидрофитам, вегетативное тело которых полностью погружено в «агрессивную среду», и их сообществам. При сравнении водоёмов, подверженных радиационным и кислотным воздействиям, установлено, что в первом случае таксономическое и синтаксономическое разнообразие растительного покрова выше. Можно предположить, что в процессе эволюции выработались разнообразные адаптации у живых организмов (например, ранняя элиминация особей из популяций, сопряжённая с тератогенезом) к экологическому фактору «излучение», который в геологическом прошлом был подвержен значительным колебаниям и превышал современный многократно.

2. Характер гидро-гигрофильной растительности водоёмов ВУРСа обусловлен, главным образом, их зональными особенностями.

3. Наличие большого числа синантропных видов, таких как *Rumex acetosella* L., *Potentilla anserina* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Bidens tripartita* L. и др., на территории ВУРСа скорее всего является наследием населённых пунктов, которые были уничтожены после аварии, а для районов, подверженных влиянию Карабашского медеплавильного комбината, объясняется их большей устойчивостью по отношению к естественной растительности.

4. Особо следует отметить встреченную в озёрах Бердяниш и Кожа-куль *Najas marina* L. Достоверно подтверждённых находок этого чрезвычайно редкого, подлежащего охране в регионе, вида до сих пор не было.

5. Проводимые работы следует считать важным этапом в развёртывании сети фитомониторинга в области и на Южном Урале. В перспективе необходимо вовлечение в исследования другие водные объекты, в частности, на особо охраняемых природных территориях, прежде всего, самого высокого статуса (заповедники и национальные парки), а также на антропогенно нарушенных территориях.

Исследования поддержаны Программой фундаментальных исследований Президиума РАН № 13 «Изменение окружающей среды и климата: природные катастрофы».

Список литературы

- Андреева М. А. Озёра Среднего и Южного Урала. Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1973. 269 с.
Белогуб Е. В., Удачин В. Н., Короблёв Г. Г. Карабашский рудный район (Южный Урал). Материалы к путеводителю геолого-экологической экскурсии. Миасс: ИМин УрО РАН, 2003. 40 с.

Вейсберг Е. И. Использование структурно-функциональных показателей макрофитной растительности для мониторинга пресноводных экосистем // Мониторинг и оценка состояния растительного покрова. Минск, 2003. С. 193—194.

Власов Б. П., Гигевич Г. С. Использование высших водных растений для оценки и контроля за состоянием водной среды. Минск, 2002. 84 с. 5.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Бот. журн. 1984. № 5. С 5—16.

Опытная научно-исследовательская станция «Маяк» // Изучение радиоэкологических, радиационно-гигиенических и социально-хозяйственных последствий массированного радиоактивного загрязнения больших площадей (1958—1984 гг.). Отчёт по теме «Мираж». Том III. Озёрск, 2005. 131 с.

Региональная научно-практическая конференция ВУРС-45: Труды и материалы. Озёрск, 2002. 371 с.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск: ОмГПУ, 2000. 196 с.

Хитун О. В. Внутриландшафтная структура флоры низовьев реки Тиникиха (Сев. гипоаркт. тундры, Гыданский п-ов) // Ботан. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 1—23.

Хитун О. В., Ребристая О. В. Флора Центрального Ямала // Ботан. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 37—52.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.

ФОРМИРОВАНИЕ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ, ЦВЕТОРАСПОЛОЖЕНИЕ И МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ *BATRACHIUM TRICHOPHYLLUM* (CHAIX) BOSCH

О. А. Лебедева, А. Г. Лапиров

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru

Шелковник волосистolistный — *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch, полностью погруженный вегетативный однолетник, произрастающий в малых реках, водохранилищах и озёрах с пресной водой. Встречается как отдельными куртинами, так и образует заросли на небольших участках речных русел и мелководных водоёмов. Несмотря на многочисленную литературу по гидрофитам, биолого-морфологические особенности водных лютиков освещены слабо (Барыкина, 1988). Особый интерес представляет изучение особенностей побегообразования и модульная организация водных растений, поскольку именно с этих позиций они наименее изучены (Савиных, Пестова, 2003). Исходя из этого, целью нашей работы, было изучение способа образования побегов и их систем, а также анализ модульной организации одного из погруженных водных растений — шелковника волосистого. Материал для анализа собран в трёх растительных сообществах, на мелководье Рыбинского водохранилища в окрестностях пос. Борок Ярославской области, в канале напротив ихтиологического корпуса Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) и в заливе в районе заказника. Специфика структурной (модульной) организации *Batrachium trichophyllum* описана в терминах и понятиях Н. П. Савиных (1999).

Шелковник волосистolistный — гидрофит, побеговые системы которого нарастают в течение всего вегетационного сезона. Побеговая система этого растения складывается из побегов разных типов. Прежде всего это — система главного побега и побегов возобновления n-го порядка, формирующихся, главным образом, в результате морфологической дезинтеграции исходной особи, и служащих основой для развития рамет, а также — силлептических побегов ветвления.

Почка у шелковника открытая (термин: Серебрякова, 1971), состоит из двух пар сомкнутых листьев и конуса нарастания. Начальные этапы развития побегов главного, возобновления и силлептического различаются. При развёртывании почки главного побега разрастаются листовые зачатки без удлинения междоузлий, в результате чего формируется розеточный побег с супротивно расположенными листьями. Так обеспечивается лучшая защита открытой почки. По мере нарастания побега междоузлия разрастаются, он становится полурозеточным, приобретает вертикальное положение. Листорасположение меняется на очередное, при этом листья располагаются почти под прямым углом к стеблю. Ортотропное положение побега у шелковника сохраняется довольно длительное время. Такая ориентация побега является, по-видимому, ценотической адаптацией растения к быстрейшему выносу соцветия на поверхность воды, поэтому побег шелковника в этот период моноподиальный, одноосный, формируется за счёт деятельности одной и той же апикальной меристемы. Этот период онтогенеза побега соответствует фазе вегетативного ассимилирующего побега (термин: Серебряков, 1959). В его составе содержится до 5—7 вегетативных метамеров с короткими и длинными междоузлиями.

Фаза вегетативного ассимилирующего побега продолжается до зацветания с заложением апикальной меристемы цветка. Одновременно с этим в пазухе листа самого верхнего метамера из сериальных почек формируются побеги следующего порядка. Возникает сериальный комплекс из двух побегов, один из которых (ближний к оси) становится побегом замещения, а другой обеспечивает акротонное ветвление.

Побеги замещения в составе симподия — главного соцветия — могут быть нескольких типов. Все они удлинённые с терминальными цветками. Различия касаются числа метамеров, предшествующих цветку и производных их пазушных почек. Типичные побеги замещения состоят из одного метамера с удлинённым междоузлием, узла с листом и пазушной почкой в его пазухе, терминального цветка (рис. 1а). Назовём его условно однометамерным удлинённым генеративным. У некоторых образуется второй метамер с удлинённым междоузлием, листом и цветком в его пазухе, при этом данная ось значительно длиннее, чем несущая цветок ось следующего порядка. Возможно, этот цветок возникает в результате редукции вегетативного участка боковой оси или, наоборот демонстрирует исходный тип флоральной единицы у этого вида лютиков — закрытую двойную кисть. У современных видов она редуцирована до одного цветка, а вегетативная часть побега — до одного метамера. Этот побег двуметамерный удлинённый генеративный (рис. 1б). Другие побеги замещения состоят из двух метамеров, один из которых вегетативный с удлинённым междоузлием, листом и небольшим вегетативным побегом, вторым типичного строения и терминального цветка. Такие побеги двуметамерные удлинённые вегетативно-генеративные (рис. 1в).

В конце вегетационного периода, а также по мере окончания симподиального нарастания оси из пазушной почки формируется побег замещения без терминального цветка с розеточным побегом на верхушке. Эти своеобразные турионы¹ на верхушках вегетативно-генеративных побегов шелковника — однометамерные вегетативные верхнерозеточные побеги замещения — способны к самостоятельному существованию после потери связи с материнским растением и обеспечивают вегетативное размножение и расселение растения (рис. 1г). Это происходит в фазу вторичного вегетативного нарастания (термин: Савиных, 1978).

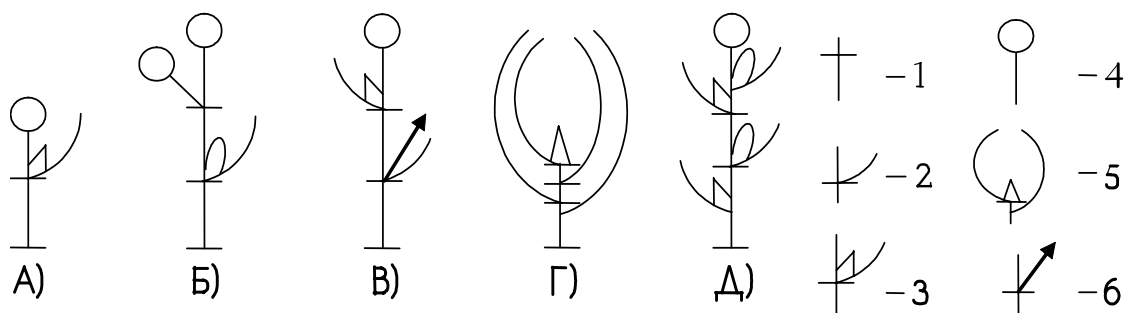


Рис. 1. Строение побегов замещения в системе симподия (А—Г) и силлептических боковых побегов (Д) у шелковника

1 — узел, 2 — лист, 3 — узел с листом и почкой, 4 — цветок, 5 — верхушечная почка, 6 — вегетативный побег.

Расположение побегов замещения разных типов в составе симподия главного соцветия следующее: однометамерный, двуметамерный генеративный, двуметамерный вегетативно-генеративный, однометамерный (рис. 2). В результате этого вегетативно-генеративная зона у шелковника может состоять из нескольких флоральных зон, разграниченных вегетативными участками. В это время, при формировании вегетативно-генеративного симподия, побег находится в вегетативно-генеративной фазе развития.

На основании вышеизложенного в строении побеговой системы главной оси шелковника мы выделяем следующие зоны (рис. 2д): вегетативная (участок побега до метамера с первым терминальным цветком), вегетативно-генеративная (состоит из последовательных побегов замещения), вторичного вегетативного нарастания (последний вегетативный верхнерозеточный побег замещения). В отдельных случаях развитие побега заканчивается вегетативно-генеративной зоной без формирования вегетативного побега замещения. Для шелковника, как и для других водных растений, как уже указывалось, свойственно образование сериальных пазушных комплексов.

¹ Мы понимаем под этим «...видоизмененные зимующие почки водных растений, содержащие большое количество зачатков листьев...» (Биоморфология растений, 2002: 27), хотя возникает вопрос о возможности их перезимовки у шелковника волосистостлистного. Однако структура этой почки соответствует данному содержанию.

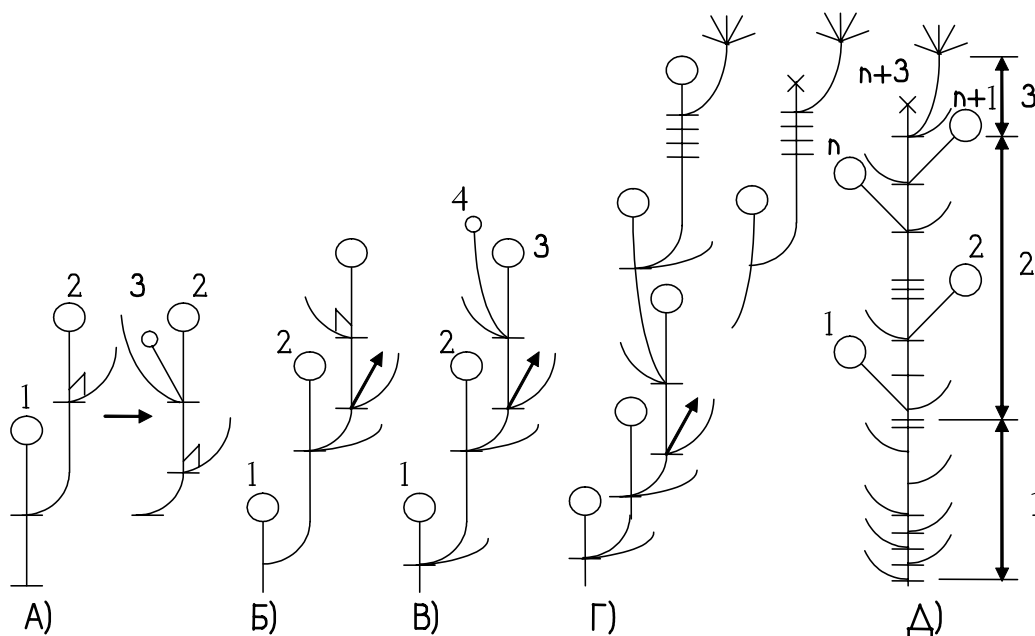


Рис. 2. Формирование симподия (А—Г) и зоны в строении главной оси побеговой системы шелкоownika (Д)
1 — серия метамеров и побегов замещения, подобных предыдущему.

Сериальные комплексы образуются не только на главной, но и на боковых осях растения. По мере нарастания главной оси сериальные комплексы обедняются, вплоть до утраты добавочных почек и прекращения нарастания.

Одновременно с цветением из почек этих комплексов, начиная со второго-, третьего метамера, считая от верхушки побега, формируются побеги. Одни из них, расположенные ближе к оси, т.е. первые в нисходящей серии, становятся побегами замещения разных типов, а из вторых формируются вегетативные участки будущих боковых силлептических побегов ветвления. Последние, отличаясь от главного побега отсутствием розеточного участка в базальной части и периода покоя, развиваются на оси главного симподия акропетально. После заложения обычно 4 элементарных метамеров апикальная меристема становится флоральной и образуется терминальный цветок. В дальнейшем развивается симподиальная система вегетативно-генеративных побегов замещения, подобная таковой на оси главного симподия. Ветвление у шелкоownika рассеянное, так как из пазушных почек любого метамера могут образовываться боковые побеги как с полным, так и неполным циклом развития. В результате этого к началу морфологической дезинтеграции побеговая система шелкоownika представляет собой совокупность вегетативно-генеративных симподиев — симподиально нарастающих осей нескольких порядков ветвления, развивающихся на главной оси акропетально (рис. 2). Главная ось (и, видимо, ось n -го порядка) имеет в основании розеточный участок побега, боковые — удлинённую часть из нескольких (обычно 4) метамеров. По внешнему облику эта система напоминает синфлоресценцию (термин: Troll, 1964), а боковые оси — паракладии (термин: Troll, 1964). Однако побеговую систему шелкоownika от типичной синфлоресценции отличает рассеянное ветвление и постепенное обогащение главного соцветия вегетативно-генеративными системами побегов следующих порядков. Корректируют побеговую систему этого растения также и побеги сериального комплекса, формирующиеся из добавочных почек.

В строении побегового тела шелкоownika выделяются модули следующих уровней (рис. 3). Элементарные модули (термин: Савиных, 1999) могут быть следующих типов: междоузлие, лист и почка; междоузлие, лист и боковой вегетативный побег; междоузлие, лист и пазушный цветок; междоузлие, лист и вегетативно-генеративный побег. Из этих модулей складываются структурные элементы более высоких порядков. Универсальные модули (термин: Савиных, 1999) — 4 типа побегов замещения, описанных выше, а также силлептические побеги, формирующиеся из добавочных почек с несколькими вегетативными метамерами в основании и главный вегетативно-генеративный полурозеточный побег. Совокупности этих модулей формируют основной модуль (термин: Савиных, 1999), определяющий тип биоморфы. Их в строении побегового тела шелкоownika два: главная ось с полурозеточным главным побегом и несколькими побегами

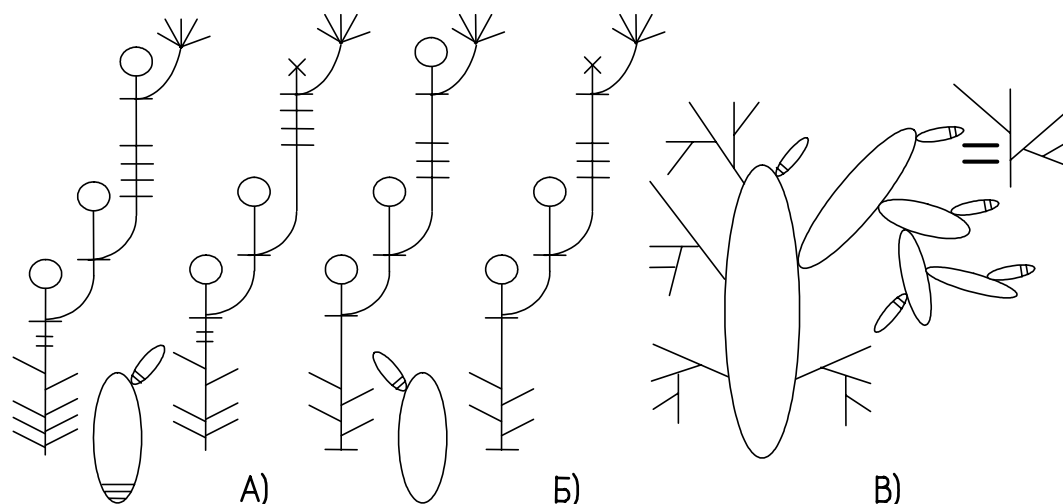


Рис. 3. Основные модули (А и Б) в побеговой системе шелковника и расположение их в побеговой системе растения (В)

замещения последовательных порядков; боковые оси, которые отличаются, как уже указывалось, отсутствием розеточного участка и уменьшением числа побегов замещения по мере повышения порядка ветвления оси.

Морфологическая целостность особей шелковника сохраняется недолго. Этому способствует отмирание побегов в междоузлиях, а выживанию партикул — укоренение побега по всей длине: уже у второго-третьего метамера с верхушки побега есть или настоящие придаточные подузловые корни, или их зачатки. Морфологическая дезинтеграция особи поздняя полная неспециализированная (термин: Ценопопуляции..., 1976). В водоёмах этот процесс к концу июля принимает массовый характер. Наши наблюдения показывают, что строение партикул зависит от состояния верхушечной почки побегов и от условий обитания.

В воде эти особи представлены достаточно короткими (7—15 см) побегами, состоящими из 4—5 метамеров с междоузлиями разной длины и несколькими развитыми или находящимися в зачаточном состоянии подузловыми придаточными корнями. Такие побеги легко разносятся течением по водоёму, постепенно прибываясь к береговой кромке. Как известно (Экзерцев, 1972) водохранилище отличается от естественного водоёма специфическими условиями существования организмов. При нормальном ходе уровня воды, например, в Рыбинском водохранилище, именно в период, когда гидрофиты достигают наибольшего развития (конец июня — июль), в жизнь прибрежья вторгается резкий искусственный фактор: понижение уровня воды в результате его сработки¹ и обнажение верхних горизонтов. В результате часть дочерних особей оказываются на суше. Оказавшись в наземно-воздушной среде, шелковник изменяет и внутреннюю структуру (Барыкина, 1988) и свой внешний облик. Особи становятся низкорослыми, узлы у них сближены и поэтому длина и число междоузлий трудноопределимы, листовые пластинки упрощаются до трёхраздельной, доли их становятся более плоскими, широкими и короткими; такие листья характерны для ювенильных растений. Последнее подтверждается данными и зарубежных исследователей (Clapham, 1962 — цит. по: Hutchinson, 1975). Наземная форма шелковника напоминает своим внешним видом плотную куртинку, многие из придаточных корней которой, по-видимому, становятся контрактильными, настолько плотно она держится в песчаном грунте и не страдает от волнобоя. При этом у растений сохраняется тот же тип структурной организации, что и у гидрофитов. Но, в любом случае, у наземной формы никогда нет многолетних живых частей, и мы считаем её летнезелёным однолетником вегетативного происхождения. В таком виде растение переносит неблагоприятный период своей жизни.

Способность к образованию водной и наземной формы шелковника можно рассматривать как следующий уровень адаптации растения к изменяющимся экологическим условиям. Благодаря этому расширяются возможности растения для более полного освоения условий биотопа (Шилов,

¹ Сработка водохранилища — уменьшение запасов воды в водохранилище в течение интервала времени, когда расходы воды из водохранилища превышают приток.

1997). А переходная биоморфа от однолетников вегетативного происхождения к типичным однолетникам-монокарпикам демонстрирует ещё раз путь возникновения этих биоморф в гигрофитной (Савиных, 2000) линии их эволюции.

Список литературы

- Барыкина Р. П. Особенности структуры развития водных лютиков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 2. С. 134—144.
- Биоморфология растений. М., 2002. 238 с.
- Савиных Н. П. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 123—133.
- Савиных Н. П. О модульной организации *Veronica* L. // Материалы X Моск. Совещ. По филогении растений. М., 1999. С. 144—147.
- Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 2000. 32 с.
- Савиных Н. П., Пестова И. А. О жизненной форме кубышки жёлтой — *Nuphar lutea* (L.) Smith (*Nymphaeaceae* Salisb.) // Гидрботаника: Методология и методы. Материалы школы по гидрботанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г). Рыбинск, 2003а. С. 180—183.
- Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. Уч. зап. МГПИ им. Потёмкина. 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 3—37.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 358 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.
- Шилов И. А. Экология. М., 1997. 512 с.
- Экзерцев В. А. Высшая водная растительность // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. С. 168—176.
- Hutchinson G. E. A treatise on limnology. Vol. III. Limnological botany. N. Y.—London—Sydney—Toronto, 1975. 660 p.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 s.

ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ И ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ *ELODEA CANADENSIS* MICHX. (*HYDROCHARITACEAE* JUSS.)

Е. В. Лелекова, Н. П. Савиных

Вятский государственный гуманитарный университет
610007 г. Киров, ул. Ленина, д. 198, кафедра ботаники

Elodea canadensis широко распространена в прибрежьях, глухих заливах водохранилищ, речных заводях, прудах, старицах, каналах, мочажинах со стоячей и медленно текущей водой (Лисицына и др., 1993) и илистыми, илисто-торфянистыми и торфянистыми грунтами (Краснова, 2004). Побеговая система особей образована погруженными в толщу воды (иногда приподнимающимися над ней своими верхушками) укореняющимися, вегетативными и вегетативно-генеративными, полициклическими, неоднократно цветущими, удлинёнными побегами, в течение длительного времени нарастающими моноподиально и достигающими 1,5—2 метров в длину. В связи с тем, что в Европу завезены только женские экземпляры *E. canadensis*, популяции этого вида представлены лишь особями с пестичными цветками. Они формируются достаточно редко и располагаются в пазухах обычных ассимилирующих листьев. В связи с этим, соцветие *E. canadensis* определяем как интеркалярное фрондозное, флоральными единицами которого являются одиночные мелкие беловато-розовые пестичные цветки, располагающиеся на длинных цветоножках, выносящих их на поверхность воды.

Почки содержат конусы нарастания, возвышающиеся над участками, несущими листовые примордии, которые покрыты пластинками сидячих ассимилирующих листьев, располагающихся мутовчато: по 3—4 (редко 2) в узле каждого метамера побега. Листовые пластинки продолговатые, мелкозубчатые; пластинки листьев самых верхних метамеров побега, а также листовые зачатки, покрывающие конус нарастания, — цельнокрайние, с острой верхушкой.

Специализированные подземные побеги отсутствуют. Укореняются особи за счёт длинных шнуровидных не ветвящихся придаточных корней, формирующихся эндогенно в узле метамера побега с пазушной почкой и отмирающих, в большинстве случаев, на второй год жизни. Часть их зая-

коривает побег в донном субстрате; другие погружены в толщу воды; они выполняют, по-видимому, сначала адсорбирующую функцию; при достижении уровня почвы — заглубляются в неё.

Особого внимания заслуживают структуры, располагающиеся попарно в пазухе каждого из трёх мутовчато расположенных листьев. Они имеют вид небольших (0,5—1 мм), округлых, цельнокрайних, легко отделяющихся при касании препаровальной иглой, образований. По-видимому, они закладываются одновременно с началом краевого роста листового зачатка, т.к. возле конуса нарастания не видны. При небольшом увеличении бинокля эти образования становятся отчетливо заметными в пазухах листьев метамеров, располагающихся на расстоянии 1—1,5 см от верхушки побега. Они закладываются на достаточно близком расстоянии друг от друга, но по мере утолщения стебля, оказываются несколько расставленными.

Некоторые авторы (Лисицына, Папченко, 2000) определяют их как чешуйки. Мы, в свою очередь, определяем их как зачатки коллатеральных пазушных почек. Они реализуются в боковые побеги с определённой закономерностью. По мере выхода метамеров из состава верхушечной почки, один из пары зачатков в пазухе листа становится зачатком пазушной почки; второй остаётся неизменным и впоследствии отмирает. Зачатки почек в пазухах листьев нижеследующих 6—8 (реже — 4—5) метамеров не трогаются в рост и впоследствии разрушаются. Затем (и, далее, с вышеописанной периодичностью — через 6—8 метамеров) в пазушную почку реализуется один из двух зачатков в пазухе одного из листьев элементарного метамера. В подавляющем большинстве случаев, на одном метамере формируется единственная почка в пазухе одного из мутовчато расположенных листьев. Реже возможно формирование двух почек — по одной в пазухах рядом располагающихся сидячих листьев одного метамера.

Развитие пазушной почки (условно, $n+1$ порядка) начинается с активизации деятельности её апекса. При этом, одновременно с заложением новых листовых зачатков, в пазухе листа первого базального метамера этой почки закладывается боковая почка ($n+2$ порядка) с достаточно сформированным собственным конусом нарастания; размеры почек находятся в пределах 1 мм. Большинство пазушных почек $n+1$ порядка в текущем вегетационном периоде реализуются в боковые побеги; почки $n+2$ порядка не трогаются в рост. Именно из них разовьются боковые побеги $n+2$ порядка на следующий год. По-видимому, при рассеянном ветвлении, для побегов *E. canadensis* характерно наличие двух типов почек возобновления. К первому относятся почки в пазухах листьев (в том числе, и полуразрушенных) метамеров полициклического побега, а так же — находящиеся в пазухах листьев в верхушечной почке (почки $n+1$ порядка); ко второму — почки в пазухах базальных метамеров боковых побегов (почки $n+2$ порядка). При этом, в почках $n+2$ порядка новые метамеры закладываются только после развития и даже отделения в результате морфологической дезинтеграции побегов, сформировавшихся из почек $n+1$ порядка в прошлом году.

По окончании вегетационного периода массового отмирания ассимилирующих листьев не наблюдается: они постепенно разрушаются в акропетальном направлении в течение всей его жизни. Поэтому зимой, при извлечении побегов *E. canadensis* из-под льда, на них можно видеть листья, различные по окраске и степени разрушения. Мы извлекали олиственные побеги *E. canadensis* из водоёма в конце февраля 2005 г. На их апикальном конце, длиной до 15—20 см, листовые пластинки были светло-зелёными, нижележащие имели тёмно-зелёную окраску. Листовые пластинки на базальных участках побегов либо отсутствовали, либо имели значительную степень разрушения (до полностью отмерших). Апикальные меристемы побегов n -го порядка были прикрыты наслаивающимися друг на друга листовыми зачатками и пластинками ассимилирующих листьев. Пазушные почки, не развившиеся в боковые побеги в текущем вегетационном периоде, реализовались в специализированные зимующие почки, представляющие компактные образования до 3—5 см длиной, метамеры которых несут ассимилирующие листья, наслаивающиеся друг на друга. В пазухах листьев метамеров, у наиболее крупных турионов, также заметны зачатки пазушных почек, которые развиваются с закономерностью, характерной для побега n -го порядка. Это подтверждает представления С. D. Sculthorpe (1967) о формировании турионов у *E. canadensis* из пазушных почек. Благодаря их формированию, апикальная меристема, надёжно защищённая многочисленными листовыми зачатками и пластинками ассимилирующих листьев, сохраняется, не теряя способность к моноподиальному нарастанию, и обеспечивает возобновление растения при наступлении благоприятных условий. Кроме того, в пазухах листьев у каждого 5—8 метамера находятся настоящие пазушные почки. Междоузлия метамеров в составе туриона несколько меньшей длины, характерной для таковых у нормально развитых полициклических побегов. При перенесении побегов в аквариум, через 7—9 дней раскрылись и отогнулись от стебля листовые пластинки, входившие в состав туриона, удлинились междоузлия. Пазушные почки, не тронувшиеся в рост, постепенно увеличились в размерах. По-видимому, то же происходит в природе. С наступлением благоприятного периода удлиняются междоузлия метамеров, содержащихся в почках и закладываются новые пазушные почки.

E. canadensis — вегетативно подвижное растение с ранней полной неспециализированной морфологической дезинтеграцией особей, осуществляющейся за счёт постепенного перегнивания стеблей у базальных участков побегов. В результате достаточно быстрого обособления за счёт собственных придаточных корней формируются партикулы, способные к дальнейшему самостоятельному существованию: формируется клон. Поэтому проследить развитие не только особи, но и отдельного побега практически невозможно. Побеговая система растения развивается по моноподиальной длиннопобеговой плагиотропной модели побегообразования (Серебрякова, 1977).

Таким образом, учитывая вышеизложенное, жизненную форму *E. canadensis* определяем как травянистый, летне-зимнезелёный, вегетативно подвижный, ацентрический, укореняющийся гидрофит, однолетник вегетативного происхождения с ранней полной неспециализированной морфологической дезинтеграцией и удлинёнными полициклическими побегами с погруженными листьями и интеркалярными фрондозными соцветиями.

Список литературы

- Краснова А. Н. Экофлора гидрофильного центуриона (опыт развёрнутого структурного анализа) // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2004. С. 41—84.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г. Флора водоёмов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артёмов В. И. Флора водоёмов Волжского бассейна: Определитель цветковых растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 200 с.
- Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 112—128.
- Sculthorpe C. D. The biology of aquatic vascular plants. London: Edward Arnold Publ., 1967. 610 p.

ПАРЦИАЛЬНЫЕ ФЛОРЫ ВОДОЁМОВ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

Т. В. Лихачёва

Удмуртский государственный университет, Институт прикладной экологии
426034 г. Ижевск, ул. Университетская, д. 1, корп. 1. E-mail: tvl@uni.udm.ru

В 2002—2004 гг. нами были проведены исследования 84 водоёмов республики, с целью раскрытия экотопологической структуры и дифференциации флоры. Был проведён анализ водной и прибрежно-водной флоры как системы парциальных флор (ПФ). Метод ПФ в последние годы часто применяется при изучении флоры водоёмов (Кузьмичёв, Краснова, 2001; Ершов, 1998, 2002; Чепинога, 2003). Под ПФ подразумевается совокупность видов растений экотопа (Толмачёв, 1974). Для водоёмов Удмуртии мы выделяем в соответствии с классификацией Б. А. Юрцева и Б. И. Сёмкина (1980) экотопы двух уровней: мезоэкотопы и микроэкотопы. Первым соответствует флора водохранилищ, копаней, крупных рек, средних рек, малых рек, прудов, ручьёв, стариц крупных рек, стариц средних рек, стариц малых рек, луж и канав. Любой водоём (мезоэкотоп) представляет собой систему микроэкотопов, степень дифференциации которых достаточно чётко выражена: 1 — избыточно увлажнённые берега; 2 — урез воды (0—5 см), 3 — мелководья до глубины 1 м, 4 — мелководья с глубинами от 1 м и глубже, 5 — сплавины. Далее мы кратко охарактеризуем названные водоёмы с точки зрения существующей флоры и растительности.

В реках республики наиболее распространёнными являются формации: *Equiseteta fluviatilis*, *Nuphareta luteae*, *Potameta pectinati*, *Potameta lucentis*, *Cariceta acutae*, *Elodeeta canadensi*, *Potameta natantis*, *Sagittarieta sagittifoliae*, *Glycerieta maximae*, *Typheta angustifolia*. Практически для всех рек характерно преобладание сообществ *Nuphar lutea* L. Особенностью стариц республики является преобладание в них формаций *Nuphareta luteae* и *Equiseteta fluviatilis*. В большинстве фитоценозов стариц часто встречаются виды семейства *Lemnaceae* и *Ceratophyllum demersum* L., отмечено высокое обилие *Stratiotes aloides* L. Ведущая роль в сложении растительных сообществ на водохранилищах принадлежит *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Potamogeton lucens* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L., *Scirpus lacustris* L., *Nymphaea candida* J. Presl, *Nuphar lutea* (L.) Smith. Кроме того на водохранилищах чётко выражено сплавинообразование с характерными для сплавин видами. На прудах преобладают *Persicaria amphibia*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus* L., *Typha angustifolia*, *Glyceria maxime* (C. Hartm.) Holmb. Растительные сообщества луж и канав образованы видами семейства *Lemnaceae*, *Elodea*

canadensis Michx., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Caltha palustris* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Utricularia vulgaris* L., узколистными видами рода *Potamogeton*. Влажные берега ручьёв часто зарастают *Ranunculus repens* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Impatiens noli-tangere* L. В копанях преобладают *Elodea canadensis*, *Potamogeton berchtoldii* Fieb, *Typha angustifolia*, *Alisma plantago-aquatica* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Ceratophyllum demersum*.

Структура парциальных флор мезоэкотопов следующая: ПФ водохранилищ включает 200 видов растений, ПФ копаней — 14, ПФ крупных рек — 140, ПФ луж и канав — 171, ПФ малых рек — 147, ПФ прудов — 187, ПФ ручьёв — 144, ПФ средних рек — 141, ПФ стариц крупных рек — 186, ПФ стариц малых рек — 160, ПФ стариц средних рек — 171.

Для определения сходства флористических списков ПФ нами был применён коэффициент Жаккара (Kj). По степени сходства ПФ изученных водоёмов образуют два класса (рис. 1). Первый класс объединяет флору текущих вод (ПФ RU, SR, MR, KR), второй стоячих вод (ПФ STSR, STMR, STKR, P, LK, KOP, V). В первом классе выделяются две группы флор — ПФ ручьёв и ПФ рек. ПФ ручьёв сильно отличается от флоры рек, поскольку видовое разнообразие ручьёв представлено флорой уреза воды и влажных берегов, гидрофильный компонент флоры практически отсутствует. ПФ крупных рек от флор малых и средних рек довольно обособлена. По-видимому её специфика обусловлена интенсивностью русловых процессов.

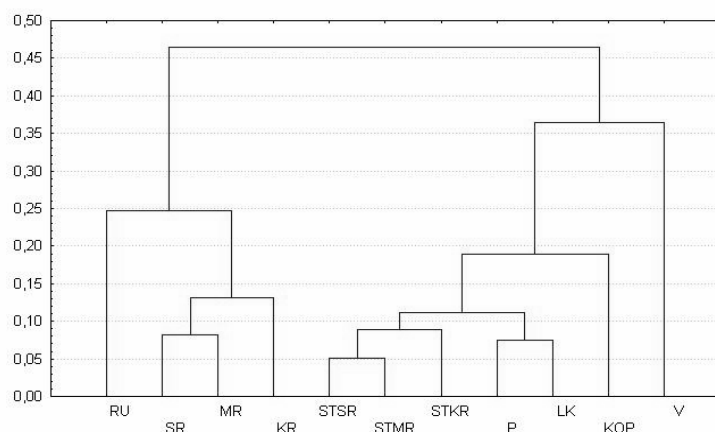


Рис. 1. Дендрограмма сходства флор мезоэкотопов УР

Условные обозначения: Ряд цифр — мера различий 1-Kj (Kj — коэффициент Жаккара). Ряд букв название мезоэкотопов: RU — ручьи, SR — средние реки, MR — малые реки, KR — крупные реки, STSR — старицы средних рек, STMR — старицы малых рек, STKR — старицы крупных рек, P — пруды, LK — лужи, канавы, KOP — копань, V — водохранилища.

В классе водоёмов стоячих вод чёткую связь имеют ПФ стариц рек, пруды и ПФ луж и канав. Достаточно близкое сходство в этой группе водоёмов проявляют ПФ стариц малых и средних рек. Коэффициент их сходства составляет 86%. ПФ водохранилищ и копаней показывают разную степень автономности. Флора водохранилищ отличается богатством и разнообразием, что обусловлено наличием сплавин, заливов, большой площадью мелководий, переменным (хотя и незначительным — 0,5—1 м) уровнем воды. Особенностью флоры копаней является наличие большого количества посторонних, не свойственных для водной среды, видов, представителями которых являются виды семейства *Asteraceae*.

Микроэкотопы по степени сходства образуют два класса (рис. 2). Первый класс соответствует водной флоре (ПФ 4), второй — прибрежно-водной (ПФ 1, 2, 3, 5). В классе прибрежно-водной флоры сформировалось три группы ПФ. Первая группа соответствует гелофитной флоре (ПФ3), вторая образована своеобразной флорой сплавин (ПФ5), третья группа представляет флору уреза воды и влажных берегов (ПФ 1, 2).

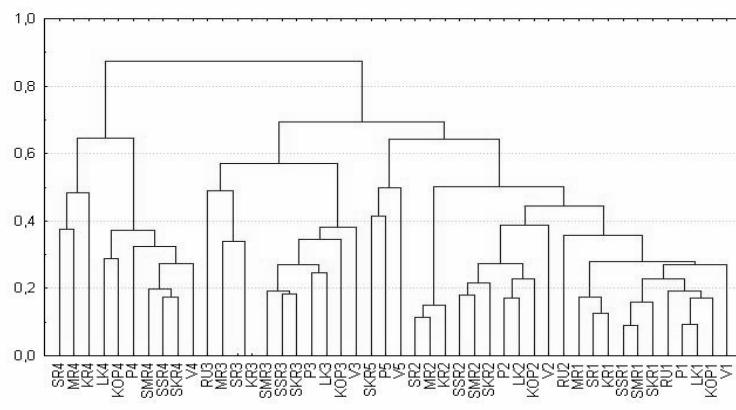


Рис. 2. Дендрограмма сходства флор микроэкотопов УР

Условные обозначения: Ряд цифр — мера различий 1-Kj. Цифры рядом с буквами название микроэкотопов: 1 — избыточно увлажнённые берега; 2 — урез воды (0—5 см), 3 — мелководья до глубины 1 м, 4 — мелководья с глубинами от 1 м и глубже, 5 — сплавины. SR — средние реки, MR — малые реки, KR — крупные реки, LK — лужи, канавы, KOP — копань, P — пруды, SSR — старицы средних рек, SMR — старицы малых рек, SKR — старицы крупных рек, V — водохранилища.

В классе водной флоры (ПФ 4) и группе гелофитной флоры (ПФ 3) сформировалась картина характерная для ПФ мезоэкотопов: 1) выделяются флоры текучих и стоячих вод, 2) идентичен рисунок сходства флор внутри групп текучих и стоячих ПФ. Специфика флоры сплавин очевидна. Она оригинальна и представлена такими характерными и специфичными видами как *Thelypteris palustris* Schott, *Comarum palustre* L., *Carex rostrata* Stokes, *C. lasiocarpa* Ehrh., *Calla palustris* L., *Ranunculus lingua* L., *Parnassia palustris* L., *Drosera rotundifolia* L и др. Более сложная картина в группе уреза воды и влажных берегов. В этой группе чётко выделяется ПФ (2) уреза воды рек. К урезу воды рек приурочены такие виды как *Scirpus sylvaticus* L., *Carex acuta* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth, *A. incana* (L.) Moench, *Salix caprea* L., *Butomus umbellatus* L. и др. Остальные ПФ (1,2) достаточно близки друг другу. Некоторую самостоятельность в них проявляет ПФ (2) уреза воды ручьёв. Она включает *Rumex aquaticus* L., *Cardamine amara* L., *C. dentata* Schult., *C. parviflora* L., *Lysimachia nummularia* L., *Impatiens noli-tangere* L.. Своеобразной флорой уреза воды отличаются и водохранилища, что видно на дендрограмме. Эта флора включает такие виды как *Stellaria crassifolia* Ehrh., *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries, *Ranunculus reptans* L., *Scirpus radicans* Schkuhr, *Alisma gramineum* Lej.

Таким образом, выделенные мезоэкотопы отражают экологические особенности водоёмов по отношению к друг другу, а выделение микроэкотопов отражает экологические особенности водной и прибрежно-водной среды мезоэкотопов. Используемый подход даёт возможность объективно оценить экологическое и ценотическое разнообразие флоры водоёмов.

Список литературы

- Ершов И. Ю. Структура флоры озёр Валдайской возвышенности // Биология внутренних вод. 1998. № 1. С. 5—14.
- Ершов И. Ю. Фитоценосистемы озёр Валдайской возвышенности. Рыбинск, 2002. 136 с.
- Кузьмичёв А. И., Краснова А. Н. Парциальные флоры пресных водоёмов Европейской России // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 65—72.
- Толмачёв А. И. Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
- Чепинога В. В. Ландшафтный подход в гидробиологии // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботанического общества (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул), Т. 2. Барнаул: Изд-во «АзБука», 2003. С. 474—475.
- Юрцев Б. А., Сёмкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РЕК И ПОЙМЕННЫХ ВОДОЁМОВ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

Т. В. Лихачёва

Удмуртский государственный университет, Институт прикладной экологии
426034 г. Ижевск, ул. Университетская, д. 1, корп. 1. E-mail: tvl@uni.udm.ru

Реки Удмуртии относятся к бассейну р. Камы и образуют густую сложную речную сеть. Основными реками Удмуртии являются: Кама, Чепца, Вала, Сива, Лоза, Ита, Ува, Лекма, Иж. Преобладающая скорость течения на этих реках 0,2—0,8 м/с. Средняя глубина на перекатах 0,2—1 м, на плёсах 1,5—3,5 м (О состоянии..., 2002). В поймах рек встречаются протоки, затоны, озёра-старицы. Среди них наиболее заметны и многочисленны старицы. Старицы чаще всего небольшой глубины 1,5—2,5 м, серповидной или вытянутой формы. Нередко они соединены с руслом реки протоками (Многолетние данные..., 1988; О состоянии..., 2002).

В геоботаническом отношении реки и старицы республики мало изучены. Целью нашей работы было выявление разнообразия растительных сообществ высших водных растений рек и пойменных водоёмов Удмуртии, их синтаксономический анализ. Сбор геоботанических данных проводили на водоёмах в 2002—2004 гг. в ходе маршрутных исследований путём заложения пробных площадок. Оценка размеров фитоценоза и пробных площадок производилась глазомерно (Катанская, 1981; Бобров, Чемерис, 2003). Для выделения ассоциаций был применён доминантно-детерминантный подход и использована доминантная система высших синтаксонов. Обработка описаний фитоценозов проводилась с помощью кластерного анализа с использованием меры

сходства описаний. В качестве меры использовалась формула Б. Н. Норина, модифицированная В. Г. Папченковым (Норин, 1971; Папченков, 2001). За время исследований сделано 608 описаний растительных сообществ рек и стариц.

Следуя доминантной классификации, нами вся водная и воздушно-водная растительность изученных водоёмов была разделена на три класса формаций: *Aquiphytosa genuina* (настоящая водная растительность), *Aquiherbosa helophyta* (гелофитная растительность), *Aquiherbosa hygrophelophyta* (гигрогелофитная растительность). Настоящая водная растительность рек представлена 17 ассоциациями, гелофитная — 9, гигрогелофитная — 4. Всего на реках республики выявлено 30 ассоциаций, 22 формации.

Водная растительность малых рек сложена сообществами с доминированием *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Equisetum fluviatile* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud, куртинами *Sparganium emersum* Rehm., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. По урезу распространены сообщества *Scirpus sylvaticus* L. и *Carex acuta* L.. Узкие участки малых рек, обычно свободные от водных растений, часто зарастают ольхой и видами рода ива. Всего на малых реках было выявлено 22 ассоциации водной и прибрежно-водной растительности, из них наиболее часто встречаются 6 ассоциаций: *Phragmitetum australis*, *Nupharetum luteae*, *Equisetetum fluviatilis*, *Caricetum acutae*, *Scirpetum sylvaticus*, *Elodeetum canadensi*.

Растительность средних рек образована 15 ассоциациями. В сложении растительности ведущую роль играют *Nuphar lutea*, виды рода *Potamogeton* (*P. lucens* L., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulf., *P. natans* L.), *Scirpus lacustris* L., *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia* L. Практически для всех средних рек характерно преобладание сообществ *Nuphar lutea*. Они представлены следующими ассоциациями: *Nymphaeto-Nupharetum lutea*, *Nupharetum luteae*, *Persicarietum amphibiae-Nupharetum luteae*, *Potameto lucenti-Nupharetum luteae*. Иногда сообщества *Nuphar lutea* могут занимать всё сечение русла рек. Кроме того для этих рек характерно наличие погруженных форм *Nuphar lutea*, гидрофитных форм *Sagittaria sagittifolia* и *Sparganium emersum*. Часто сообщества располагаются следующим образом: по урезу воды виды рода *Carex* и береговые гигрофиты, далее идут высокотравные и низкотравные гелофиты, затем погруженные укореняющиеся гидрофиты и *Nuphar*.

На крупных реках, где русловые процессы проходят с большой интенсивностью, нами было выявлено 7 ассоциаций водной и прибрежно-водной растительности: *Elodeetum canadensi*, *Persicarietum amphibii*, *Typhetum angustifoliae*, *Scirpetum lacustris*, *Glycerietum maximae*, *Sagittarietum sagittifoliae*, *Potametum lucentis*. Эти сообщества, чередуясь, тянутся вдоль берегов крупных рек.

Растительность стариц более разнообразна. Настоящая водная растительность представлена 25 ассоциациями, гелофитная — 13, гигрогелофитная — 7. Всего на старицах выявлено 45 ассоциаций, 33 формации. Растительность стариц крупных рек представлена 31 ассоциацией. Водная и прибрежно-водная зона характеризуется преобладанием 4 ассоциаций: *Nupharetum luteae*, *Glycerietum maximae*, *Phragmitetum australis*, *Stratiotetum aloidis*. Наибольшим разнообразием представлена формация *Typheta angustifoliae* (*Lemno-Typhetum angustifoliae*, *Typhetum angustifoliae*), *Phragmitetum australis* (*Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis*, *Phragmitetum australis*), *Nupharetum luteae* (*Nymphaeto-Nupharetum luteae*, *Nupharetum luteae*, *Stratioto-Nupharetum luteae*).

В сложении водной и прибрежно-водной растительности стариц средних рек ведущую роль играет *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Elodea canadensis* Michx., *Stratiotes aloides* L., *Ceratophyllum demersum* L. По урезу распространены сообщества *Carex acuta* L. Из 32 выявленных ассоциаций на этих старицах преобладает *Equisetetum fluviatilis*, *Elodeetum canadensi*, *Stratiotetum aloidis*, *Lemno minori-Spirodeleta*. Сообщества *Nuphar lutea* могут занимать до 60% водной поверхности. Формация кубышки жёлтой образована 3 ассоциациями: *Nupharetum luteae*, *Stratioto-Nupharetum luteae*, *Ceratophyllo-Nupharetum luteae*. Для большинства стариц средних и крупных рек характерна поясность распределения растительности. За ценозами низкотравных и высокотравных гелофитов идут пояса макрофитов с плавающими на воде листьями и погруженных гидрофитов.

Старицы малых рек характеризуются меньшими размерами, небольшой глубиной и высоким процентом зарастания растительными сообществами (90%). Водная растительность стариц малых рек представлена 9 ассоциациями, из которых наиболее распространёнными являются ассоциации *Equisetetum fluviatilis*, *Nupharetum luteae*, *Hydrocharietum morsus-ranae*, *Elodeetum canadensi*, *Lemno-Potametum lucentis*, *Sagittarietum sagittifoliae*.

Подводя итог можно сказать, что наиболее распространёнными в реках республики являются формации: *Equiseteta fluviatilis*, *Nupharetum luteae*, *Potameta pectinati*, *Potameta lucentis*, *Cariceta acutae*, *Elodeeta canadensi*, *Potameta natantis*, *Sagittarieta sagittifoliae*, *Glycerieta maximae*, *Typheta*

angustifolia. Особенностью стариц республики является преобладание в них формаций *Nupharetta luteae* и *Equiseteta fluviatilis*. В большинстве фитоценозов стариц часто встречаются представители семейства *Lemnaceae* и *Ceratophyllum demersum*, отмечено высокое обилие *Stratiotes aloides*.

Список литературы

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Описание растительных сообществ в водоёмах и водотоках и подходы к их классификации методом Браун-Бланке // Гидробиотика: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 105—118.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.

Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Л., 1988. Т. 1. Вып. 25.

Норин Б. Н. Использование коэффициентов сходства для классификации микрогруппировок лесотундры // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971. С. 206—225.

О состоянии окружающей природной среды Удмуртской Республики в 2001 году: Государственный доклад. Ижевск: Изд-во ИжГТУ, 2002. 240 с.

Папченко В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.

ИЗМЕНЕНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА И ПЛОЩАДЕЙ ЗАРОСЛЕЙ НА СТАЦИОНАРНОМ УЧАСТКЕ ЛИТОРАЛИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Г. Ф. Ляшенко

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

В течение 18 лет на мелководном участке площадью около 5 га проводятся ежегодные наблюдения за изменением, как всей растительности, так и отдельных фитоценозов на геоботанических площадках в 100 м². За прошедшее время площади зарослей *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Scirpus lacustris* L. и видов рода *Salix*, несмотря на отдельные неблагоприятные для фитоценозов годы, увеличились более чем в два раза (см. рис.).

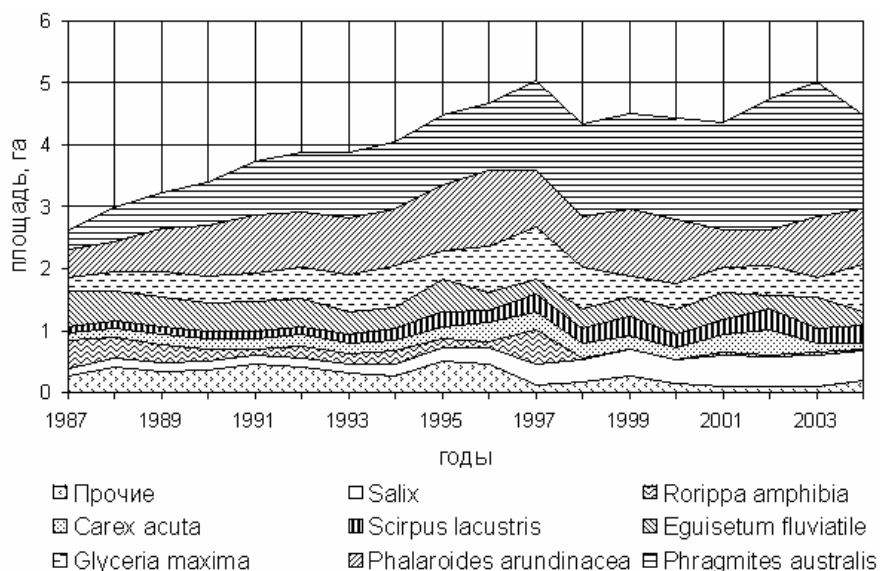


Рис. Динамика площадей зарослей на стационарном участке в литоральной зоне Рыбинского водохранилища

На протяжении 10 лет произошла замена растительного сообщества *Rorippa amphibia* (L.) Bess. на *Phragmites australis*. Видовой состав, за исключением ядра фитоценоза очень изменчив. В ядро входят от 2 до 5 наиболее часто встречающихся при описании площадок видов: *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria maxima*, *Phalaroides arundinacea*, *Carex acuta* L. и *Rorippa amphibia*. Флористический состав колеблется от 2 до 19, в среднем на площадке находится от 5 до 9 видов. За время наблюдения на площадках было отмечено от 22 (сообщество тростника) до 46 (сообщество жерушника) видов растений. Всего на обследованном участке выявлено 90 видов, что составляет 1/3 от общего списка флоры Рыбинского водохранилища. Численность видов на экспериментальных площадках колеблется от min к max и имеет чётко выраженные периоды колебания.

ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ *ELODEA CANADENSIS* MICHX. К ТЯЖЁЛЫМ МЕТАЛЛАМ В УСЛОВИЯХ МОДЕЛЬНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

М. Г. Малёва, Г. Ф. Некрасова

Уральский государственный университет им. А. М. Горького
620083 г. Екатеринбург, просп. Ленина, 51. E-mail: maria.maleva@r66.ru

С ростом антропогенного воздействия на природную среду вопрос о накоплении тяжёлых металлов (ТМ) во всех звеньях водных экосистем приобретает всё большее значение. Высшие водные растения являются обязательными компонентами гидроценозов и играют существенную роль в очистке водоёмов от поллютантов. Механизмы адаптации гидрофитов к ТМ ещё недостаточно изучены. Известно, что некоторые растения в ответ на действие тяжёлых металлов в большом количестве синтезируют металлсвязывающие соединения. Чаще всего, это низкомолекулярные белки, обогащённые тиоловыми (-SH) группами — металлотионенины и фитохелатины (Prasad, 1999; Серегин, 2001). Другими соединениями могут быть органические кислоты, полисахариды (Барсукова, 1997). Проведённые нами ранее исследования показали, что погруженный гидрофит элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.), благодаря своим анатомическим особенностям (тонкая листовая пластинка, состоящая всего из двух слоёв клеток, отсутствие мезофилла, множество мелких пор), обладает высокой аккумулятивной способностью и устойчивостью фотосинтетических характеристик к Cu^{2+} , Cd^{2+} и Ni^{2+} (Малёва, Некрасова, 2004; Малева и др., 2004). Изучение динамики адаптации элодеи к повышенным концентрациям ТМ позволит оценить скорость ответной реакции на действие разных ионов.

Целью работы было сравнительное изучение динамики накопления тяжёлых металлов в растворимых и мембранно-связанных белках и образование в них -SH-групп у элодеи канадской. В модельном эксперименте растения элодеи, собранные из условно чистого природного местообитания (оз. Таватуй), помещали на 24 часа в 5% среду Хогланда—Арнона I с добавлением Cu^{2+} (1,5 мг/л), Ni^{2+} (3 мг/л) и Zn^{2+} (3 мг/л). Контролем служили варианты без добавления ТМ. Пробы для анализа отбирали через 0, 0,5, 1, 4, 8, 12 и 24 часа после начала инкубации, предварительно ополаскивая в растворе Na-ЭДТА (10 мг/л) и, затем, в дистиллированной воде, для удаления металлов, сорбированных на поверхности. Растворимый белок определяли по Шактерле (Shakterle, Pollack, 1973). Мембранно-связанный белок выделяли с помощью 0,1% Triton X-100 и определяли по Шактерле (Shakterle, Pollack, 1973). Содержание -SH-групп в белке определяли с помощью реактива Элмана (5,5-дитиобис [2-нитробензойной кислоты]) по модифицированной методике Элмана (Rice-Evans et al., 1991). Содержание металлов в растворимых и мембранно-связанных белках определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе AAS Vario 6, Analytik Jena, Germany после мокрого озоления 70% HNO_3 (осч). Опыты поставлены в трёх биологических повторностях. Сравнение показателей проводили с использованием критерия Стьюдента, достоверность различий справедлива для уровня значимости 0,05. На рисунке приведены данные за вычетом контроля.

Исследования показали, что основную роль в накоплении изучаемых металлов играли растворимые белки (см. рис. А, В, Д). Доля связанного с ними металла составляла в среднем 76% для Cu^{2+} , 88% для Ni^{2+} и 92% для Zn^{2+} от общего содержания в белках. Динамика накопления ионов ТМ в растворимых белках различалась уже в первые часы эксперимента и зависела от типа металла: активнее всего происходило накопление Zn^{2+} , менее активно Ni^{2+} и Cu^{2+} . Динамика накопления ТМ на мембранных белках была низкой и имела в целом сходный характер. Поведение раствори-

мых и мембранно-связанных белков, выделенных из листьев элодеи, зависело от степени токсичности ТМ. Наибольшей токсичностью обладала медь, меньшей — никель и цинк, хотя концентрация этих элементов в среде была выше в два раза. Следует отметить, что все металлы в течение первых четырёх часов воздействия вызывали рост содержания как растворимых, так и мембранно-связанных белков (данные не приведены).

Содержание -SH-групп в растворимых белках возрастало с первых часов воздействия Cu^{2+} , Ni^{2+} и Zn^{2+} и положительно коррелировало с накоплением в них металлов. Однако наибольший отклик в виде синтеза -SH-групп элодея проявляла в отношении Ni^{2+} . По-разному вели себя -SH-группы в связанных с мембранами белках. Под воздействием Cu^{2+} наблюдалось значительное возрастание -SH-групп после 4 часов экспозиции, под воздействием Ni^{2+} и Zn^{2+} количество -SH-групп увеличивалось в первые часы воздействия, а затем резко уменьшалось.

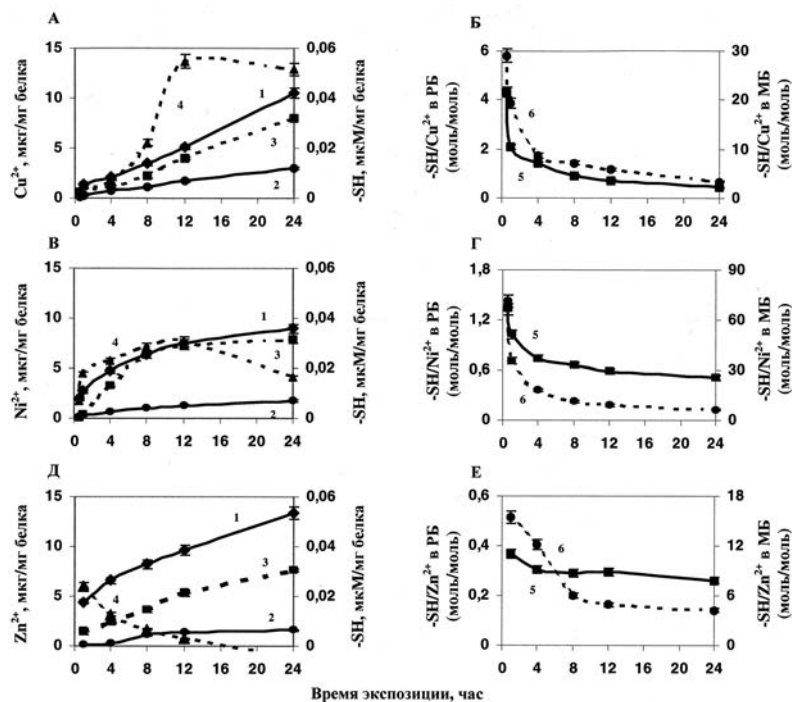


Рис. Динамика накопления тяжёлых металлов в растворимых и мембранно-связанных белках, количество в них -SH-групп и изменение стехиометрического молярного отношения -SH/металл у *Elo-dea canadensis* под воздействием Cu^{2+} (А, Б), Ni^{2+} (В, Г) и Zn^{2+} (Д, Е)

Данные приведены за вычетом контроля. Представлены средние арифметические значения из трёх биологических повторностей. Различия достоверны для уровня $p < 0.05$. 1 — накопление металлов в растворимых белках; 2 — накопление металлов в мембранно-связанных белках; 3 — количество -SH-групп в растворимых белках; 4 — количество -SH-групп в мембранно-связанных белках; 5 — молярное отношение -SH/металл в растворимом белке (РБ); 6 — молярное отношение -SH/металл в мембранно-связанном белке (МБ).

Показательным параметром обеспеченности растения металлсвязывающими -SH-белками является молярное стехиометрическое отношение -SH/металл (см. рис. Б, Г, Е). Литературные данные свидетельствуют, что это отношение может значительно меняться в зависимости от концентрации металла в исходном растворе и от времени воздействия. Tukendorf et al. (1990) обнаружили, что отношение -SH/ Cd^{2+} в корнях проростков кукурузы в течение первых 24 часов воздействия менялось от 133 до 10. Наивысшее молярное отношение -SH/ Cd^{2+} обнаруживалось при самой низкой концентрации кадмия в среде. Другими авторами (Vogeli-Lange et al., 1996) на проростках табака, было показано в отношении низкомолекулярных пептидов — фитохелатинов, что их синтез прекращался, когда достигалась стехиометрия -SH к кадмию 2:1. Поведение молярного отношения -SH/металл в нашем эксперименте соответствовало литературным данным. Его значение за сутки уменьшалось в растворимых белках с 32 до 0,5 для Cu^{2+} , с 65 до 0,5 для Ni^{2+} и с 0,9 до 0,3 для Zn^{2+} . В мембранно-связанных белках это отношение было выше, но также значительно уменьшалось со временем экспозиции. По-видимому, при длительном воздействии избыточной концентрацией металла синтез -SH-белков не успевает за накоплением элемента в растении, и в процессы детоксификации могут включаться другие механизмы защиты.

Таким образом, одним из механизмов адаптации *Elodea canadensis* к избыточному количеству Cu^{2+} , Ni^{2+} и Zn^{2+} является синтез -SH-белков, как в цитоплазме, так и на мембране, обеспечивающих связывание поллютантов и их детоксификацию.

Список литературы

- Барсукова В. С. Физиолого-генетические аспекты устойчивости растений к тяжёлым металлам. Новосибирск: СО РАН, 1997. 63 с.
- Малёва М. Г., Некрасова Г. Ф. Содержание пигментов как тест-показатель действия тяжёлых металлов на высшие водные растения // Учёные записки НТГСПА. Материалы VI Всероссийского популяционного семинара. Отв. ред. Т. В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2004. С. 167—172.
- Малёва М. Г., Некрасова Г. Ф., Безель В. С. Реакция гидрофитов на загрязнение среды тяжёлыми металлами // Экология. 2004. № 4. С. 266—272.
- Серегин И. В. Фитохелатины и их роль в детоксификации кадмия у высших растений // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 283—300.
- Prasad M. N. V. Metallothioneins and metal binding complexes in plants // Heavy metal stress in plants. From molecules to Ecosystems / Ed. M. N. V. Prasad, J. Hagemeyer. Germany: Springer, 1999. P. 51—72.
- Rice-Evans C. A., Diplock A. T., Symons M. C. R. Techniques in free radical research. Amsterdam: Elsevier, 1991. 328 p.
- Shakterle T. R., Pollack R. L. A simplified method for the quantities assay of small amounts of protein in biological material // Analytical Bioch. 1973. Vol. 51. № 2. P. 654—655.
- Tukendorf A., Rauser W. E. Changes in glutathion and phytochelatins in roots of maize seedlings exposed to cadmium // Plant Science. 1990. Vol. 70. P. 155—166.
- Vogeli-Lange R., Wagner G. J. Relationship between cadmium, glutathion and cadmium-binding peptides (phytochelatin) in leaves of intact tobacco seedlings // Plant Science. 1996. Vol. 114. P. 11—18.

УГОДЬЯ МЕЛКОВОДИЙ ДНЕПРОВСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

В. И. Мальцев

Национальный аграрный университет

Украина, 03041 г. Киев, ул. Героев Обороны, 15. E-mail: maltsev@fm.com.ua

Каскад днепровских водохранилищ, существующий уже около полувека, характеризуется достаточно стабильным гидробиологическим режимом. Экосистемы водохранилищ обеспечивают воспроизводство рыбных стад, поддерживают существование биотопов многочисленных видов растений и их сообществ, а также животных, как типичных, так и находящихся под угрозой исчезновения (Зелёная книга..., 1987; Червона книга..., 1994, 1996; European Red List..., 1991). Некоторые участки долины Днепра получили статус Important Bird Areas (территории, важные для охраны птиц), а по долине Днепра проходит так называемый Днепровский Миграционный Коридор. В последнее время, в связи с развитием Национальной экосети Украины как части Пан-Европейской Экологической Сети (Pan-European Ecological Network, PEEN), долина Днепра получила статус транстерриториального Днепровского экологического коридора. Таким образом, днепровские водохранилища стали неотъемлемой частью природного комплекса Украины. Вместе с тем, в последние годы имеют место нарекания на якобы прогрессирующее снижение ценности водохранилищ в связи с зарастанием их мелководий и заболачиванием. При этом, вследствие экономического кризиса, более или менее серьёзного внимания оценкам масштабов смены статуса ландшафтных комплексов мелководий в последние полтора десятилетия не уделялось.

Целью нашей работы является разработка подходов к оценке ценности участков (акваторий) мелководий днепровских водохранилищ на основе объединения их по функциональной роли в угодья того или иного типа. Угодья нами понимаются в смысле Н. Ф. Реймерса (1990) «...как общее наименование любых участков территории, сравнительно однородных или объединённых какими-то признаками». Оценка ландшафтной структуры мелководий проводилась с использованием космических снимков спутника Landsat, выполненных в 1990 и в 2000 гг., с размером пикселя 30 м. Полевое дешифрирование и изучение высшей водной растительности днепровских водохранилищ проводили в летний период 2003 и 2004 гг. по общепринятым методикам (Катанская, 1981). Для оценки экологической роли мелководий водохранилищ разработана классификация их угодий. В её основу положена идея о состоянии мелководных ландшафтов, в частности, об их пребывании в условиях водохранилищ в озёрном (эвтрофноозёрном) либо болотном (эвтрофноболотном) состояниях (Мальцев, Карпова, 1999). Основные принципы классификации понятны из табл.

Таблица. Типы угодий мелководий днепровских водохранилищ и их экологическая роль в водоёме

Шифр и характеристика	Эдафические условия	Растительность: виды-доминанты	Массовые виды беспозвоночных	Экологическая роль
L: s Незаросшие мелководья	Пески, камни	Любые, степень зарастания <5%	Двустворчатые и жаберные брюхоногие моллюски, гаммариды	Места нагула рыб и их молоди
L: s/st Мелководья, заросшие воздушно-водной растительностью, в т.ч. её пионерными группировками	Пески, камни	Тростник обыкновенный, рогозы узко- и широколистный, сусак зонтичный, ежеголовник прямостоячий, стрелолист стреловидный	Двустворчатые и жаберные брюхоногие моллюски, гаммариды, фитофильные (фф) и донно-фитофильные (дф) хирономиды	Нерестилища фф рыб
L: s/d Мелководья, заросшие погруженной растительностью	Пески, камни	Погруженные рдесты, уруть колосистая	Фф и дф хирономиды, мшанки, гаммариды, иногда двустворчатые и жаберные брюхоногие моллюски	Нерестилища фф рыб; места нагула молоди рыб
L: s/f-d Мелководья, заросшие разреженными группировками растительности с плавающими листьями и погруженной	Пески, камни	Кувшинковые, погруженные рдесты, уруть колосистая	Жаберные брюхоногие моллюски, гаммариды, фф и дф хирономиды	Нерестилища фф рыб; места нагула молоди рыб
S: m/f-d Мелководья, заросшие плотными зарослями группировками растительности с плавающими листьями и погруженной	Илы	Кувшинковые, водяной орех плавающий, роголистник тёмнозелёный	Легочные моллюски, ложноконская пиявка, водные клопы	Нерестилища ранненерестующих фф рыб; места воспроизводства и нагула водоплавающих птиц
S: m/d Мелководья, заросшие плотными группировками погруженных растений	Илы, заиленный песок	Роголистник тёмнозелёный, иногда с урутью колосистой и лютиком водным	Легочные моллюски, ложноконская пиявка, фф хирономиды, водные клопы	Места воспроизводства и нагула водоплавающих птиц
S: r/st Мелководья, заросшие плотными группировками воздушно-водной растительностью (плавни)	Растительный детрит, илы	Рогозы, тростник с болотным разнотравьем или без него	Легочные моллюски, ложноконская пиявка, водные клопы	Места воспроизводства водоплавающих птиц

Примечание. L (lakes) — угодья, включающие экосистемы «озёрного» типа (с хорошим водообменом); S (swamps) — угодья, включающие экосистемы «эвтрофноболотного» типа (с затруднённым водообменом); s (sands) — минеральные (незаиленные) грунты (песок, камни); m (mud) — илы и сильно заиленные грунты; r (remainders) — растительный опад; st — stands — воздушно-водная растительность; d — demersed — погруженная растительность; f — floating — растительность с плавающими листьями.

Предложенный подход к оценке экологической роли и социально-экономической значимости мелководий водохранилищ позволяет свести всё многообразие фитоценозов мелководий к небольшому количеству типов угодий, с которыми связаны те или иные экологические функции. Так, угодья типа L: s/st (заросли воздушно-водной растительности на минеральных грунтах, действующие, либо потенциальные нерестилища) формируются и в зоне выклинивания подпора (вдоль русла), и в авандельтовой зоне, где имеет место экспансия растительности вниз по водохранилищу, и в средней его части (вдоль берегов). Объединяет их наличие достаточно интенсивного водообмена, препятствующего заилению. Подобные угодья могут формироваться и на участках, куда перемещается грунт, изъятый со дна во время дноуглубительных работ. В связи с этим можно утверждать, что, по крайней мере в настоящее время, прогрессирующее заболачивание и формирование обширных плавневых массивов на днепровских водохранилищах не ведёт к сколько-нибудь существенному ухудшению условий нереста и нагула фитофильных рыб за счёт перемещения нерестилищ и мест нагула на вновь сформированные угодья эвтрофноозёрного типа. Косвенно это подтверждается не снижающимися за последнее десятилетие уловами.

Угодья типа S: m/f-d отнесены нами к разряду эвтрофноболотных на основании анализа ситуации в летний период, когда наблюдается гиперразвитие ценозов с доминированием водяного ореха плавающего. Вместе с тем, в весенний и раннелетний период они либо практически свободны от погруженной растительности и растительности с плавающими листьями, либо зарастают разреженными зарослями рдеста курчавого. Таким образом, угодья этого типа можно считать пе-

реходными между эвтрофноозёрными и эвтрофноболотными, и к тому же не утратившими своего значения как нерестилища фитофильных рыб, по крайней мере ранненерестующих.

За последнее десятилетие в верховьях днепровских водохранилищ произошло замещение угодий эвтрофноозёрного типа эвтрофноболотными: L: s/st → S: r/st; L: s/d → S: m/d; S: m/f-d; L: s/f-d → S: m/f-d. При этом в авандельтовой зоне имеет место экспансия водной растительности на незаросшие акватории, что сопровождается следующими сменами типов угодий: L: s → L: s/d; L: s → L: s/st, а прибрежные мелководья в средней и нижней частях водохранилища, особенно вдоль правого берега, претерпели следующие изменения: L: s → L: s/d; L: s/f-d; L: s/d → L: s/f-d.

Выводы

1. В основу классификации угодий мелководий днепровских водохранилищ положена идея о состоянии мелководных ландшафтов, в частности, об их пребывании в условиях водохранилищ в озёрном (эвтрофноозёрном), либо болотном (эвтрофноболотном) состояниях.

2. В настоящее время, одновременно с крупномасштабным переходом угодий эвтрофноозёрного типа в верховьях водохранилищ в уголья эвтрофноболотного типа, что сопровождается, в частности, деградацией нерестилищ, имеет место формирование угодий озёрного типа на прибрежных мелководьях в средних и нижних частях водоёма. К тому же, уголья типа S: m/f-d не утратили своего значения как нерестилищ фитофильных рыб, по крайней мере ранненерестующих.

3. Заболоченные (эвтрофноболотные) массивы на водохранилищах представляют собой ценные водно-болотные уголья, поддерживающие существование, в частности, водных и околоводных видов птиц и млекопитающих.

Список литературы

Зелёная книга Украинской ССР: редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под общей ред. Ю. Р. Шеляга-Сосонко. Киев, 1987. 216 с.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.

Мальцев В. И., Карпова Г. А. Зарастание малых искусственных водоёмов Украины: экологическая типизация и способ визуальной оценки продуктивности высшей водной растительности // *Рибне господарство*. 1999. Вип. 51. С. 95—103.

Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.

Червона книга України: тваринний світ. К., 1994. 464 с.

Червона книга України: рослинний світ. К., 1996. 608 с.

European Red List of globally endangered species of animals and plants. New York, 1991. 167 p.

ФЛОРА ИСКУССТВЕННЫХ АКВАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

В. И. Матвеев, В. В. Соловьёва, А. А. Семёнов

Самарский государственный педагогический университет
443090 г. Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26

Важными составляющими поверхностных вод лесостепного и степного Поволжья, имеющими высокую хозяйственную значимость, являются искусственные водоёмы и водотоки: водохранилища, пруды и мелиоративные системы. Крупные водохранилища были объектами многолетних гидробиологических исследований В. А. Экзерцева, В. И. Матвеева, И. Д. Голубевой, В. Г. Папченкова, Т. Л. Шпак и других учёных. Целью настоящей работы явилось проведение анализа флоры таких искусственных аквальных экосистем, как малые, небольшие и средние водохранилища, пруды и Куйбышевский обводнительно-оросительный канал (КООК), поскольку они обеспечивают обогащение региональной флоры новыми заносными видами и служат дополнительными местообитаниями редких растений. До настоящего времени флористические сведения о них имели разобщённый характер (Соловьёва, Матвеев, 1987; Соловьёва, 1995; Матвеев, Семёнов, 2000; Соловьёва, 2003). Следует отметить, что в предшествующих работах приводился анализ флоры искусственных водоёмов, расположенных преимущественно в лесостепной зоне Самарской обл. За последние годы проведена инвентаризация флоры водных экосистем, созданных в долинах рек

степной зоны — Чагры, Каралык, Большой Глушицы, Чапаевки, Съезжей, Большой Иргиз. Эти исследования существенно дополнили современную флористическую сводку.

В результате обобщения флоры изучаемых экосистем было зарегистрировано 206 видов растений из 55 семейств и 126 родов, отдел *Magnoliophyta* содержит 199 видов, *Charophyta* и *Polypodiophyta* — по 1 виду, *Bryophyta* — 2 и *Equisetophyta* — 3 вида. Дальнейший анализ флоры мы приводим отдельно для водных растений (гидрофитов) или «водного ядра» флоры и комплекса прибрежных видов, включающих, кроме гелофитов и гигрогелофитов, заходящие в воду береговые растения — гигрофиты, гигромезофиты и мезофиты (Папченков, Соловьёва, 1995).

«Водное ядро» флоры содержит 39 видов из 21 рода и 16 семейств. Цветковые растения относятся к 17 родам и 35 видам, из них 14 видов принадлежат классу *Magnoliopsida* и 21 вид — *Liliopsida*. В целом, видовой состав настоящих водных растений изучаемой флоры содержит 61% гидрофитов Самарской обл. (Матвеев и др., 2001). Наибольшее число видов включает семейство *Potamogetonaceae* — 12, *Nymphaeaceae*, *Hydrocharitaceae* и *Lemnaceae* содержат по 3 вида, остальные семейства — по 1—2 вида. Сравнительный анализ «водного ядра» флоры показал, что искусственные водные экосистемы имеют более узкий родовой спектр по сравнению с пойменными озёрами (Матвеев, 1990) и реками (Бирюкова, 1992; Папченков, 1993) Самарской обл. Роды *Batrachium*, *Callitriche*, *Chara*, *Nuphar*, *Potamogeton*, *Utricularia* представлены здесь меньшим числом видов. В целом, «водное ядро» флоры изучаемых экосистем содержит 79,5% видового состава гидрофитов прудов и малых водохранилищ Среднего Поволжья (Папченков, 2001).

В «водном ядре» изученных водоёмов редко встречаются *Callitriche cophocarpa* Sendner, *C. palustris* L., *Fontinalis antipyretica* Hedw., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Potamogeton crispus* L., *P. friesii* Rupr., *P. pusillus* L., *P. trichoides* Cham. et Schlecht., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Najas major* All., *Stratiotes aloides* L., *Nymphaea candida* J. Presl, *Nymphaea alba* L., *Salvinia natans* (L.) All. Последние три вида являются редкими также для естественных водоёмов и водотоков Среднего Поволжья и рекомендованы для занесения в Красную книгу Самарской обл. (Матвеев и др., 2004). Такой вид, как *Zannichellia palustris* L., редко встречается в естественных водоёмах, но интенсивно распространяется в прудах и водохранилищах. Среди гидрофитов были отмечены виды редкие для территории Самарской обл. — это *Caulinia minor* All, *Ceratophyllum submersum* L, *Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch, *Riccia fluitans* L. и впервые отмечен для искусственных водных экосистем *Batrachium divaricatum* (Schrank) Vimm. Кроме того, обнаружен новый для флоры Самарской обл. гибридный вид — *Batrachium* × *felixii* Soó (= *B. circinatum* × *B. trichophyllum*) (Дамрин и др., 2003, Плаксина и др., 2005).

Во флоре искусственных водоёмов отмечено 7 адвентивных видов — *Bidens frondosa* L., *Elodea canadensis* Michx., *Erigeron canadensis* L., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz, *Impatiens grandulifera* Royle, *Xanthium strumarium* L., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.

Прибрежную флору слагают 167 видов из 40 семейств и 106 родов. К классу *Magnoliopsida* относится 115 видов растений, к *Liliopsida* — 49 видов. По числу видов преобладают семейства *Asteraceae* — 25 видов, *Poaceae* — 17, *Cyperaceae* — 15 и *Salicaceae* — 12 видов, 15 семейств представлены 1 видом. Положение семейства *Asteraceae* на первом месте в прибрежной флоре характерно для изучаемых водных экосистем. Далеко неводные растения этого семейства встречаются в пограничной (переходной, экотонной) зоне, отделяющей водные экосистемы от наземных. На искусственных водоёмах с непостоянным гидрологическим уровнем сезонного регулирования формируется широкая зона временного затопления с участием в растительном покрове заходящих в воду береговых видов растений (Потапов, 1959; Раменский, 1971; Папченков, 2001). «Прибрежная мелководная зона и береговая зона затопления являются тем местом, где водные макрофиты проникают на сушу, а растения суши — в водную среду» (Папченков, 2001, с. 41). Эта закономерность подтверждается нашими многолетними исследованиями. Включение во флору изучаемых объектов гигромезофитов и мезофитов, позволяет учесть специфику водоёмов и составить объективную картину не только о водной флоре (гидрофитов, гелофитов и гигрогелофитов), но и флоре водоёмов в целом (табл.).

Таблица. Экологический состав флоры искусственных аквальных экосистем (абсолютное число видов / в %)

Экотипы растений	Пруды	Водоохранилища	КООК	Экосистемы в целом
Гидрофиты	31 / 19	24 / 14	14 / 15	39 / 19
Гелофиты	17 / 11	14 / 9	9 / 9	17 / 8
Гигрогелофиты	13 / 8	12 / 7	8 / 8	15 / 7
Гигрофиты	53 / 33	47 / 28	31 / 33	61 / 30
Гигромезофиты и мезофиты	6 / 29	71 / 42	33 / 35	74 / 36
Всего видов	160	168	95	206

Наибольшее число видов содержит флора водохранилищ — 168 видов, что связано с постоянным гидрологическим режимом данных экосистем и обширной мелководной зоной периодически обсыхающей и вновь затопляемой, это объясняет содержание во флоре высокой доли заходящих в воду береговых растений — 70% (118 видов). Второе место занимают пруды, их флора насчитывает 160 видов, при этом «водное ядро» флоры составляет 19%, заходящие в воду береговые виды — 62%. Следует отметить, что гидрофиты прудов содержат 79% от состава настоящих водных растений искусственных водоёмов региона. Куйбышевский обводнительно-оросительный канал, не смотря на 164-километровую протяжённость в пределах области, характеризуется однообразием экологических условий, здесь «водное ядро» содержит всего 15% видов.

Сравнение флоры различных аквальных экосистем антропогенного происхождения с помощью коэффициента общности Жаккара (Василевич, 1969) показало, что наибольший коэффициент сходства водной флоры имеют пруды и водохранилища (66%), большинство из которых речного происхождения, что свидетельствует о генетической общности их флор.

Идентификация таксонов, указанных в работе и определение флористических находок проводились в лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод РАН, за что авторы выражают большую благодарность д.б.н. В. Г. Папченкову и к.б.н. Л. И. Лисицыной.

Список литературы

- Бирюкова Е. Г. Флора долин малых рек лесостепного Заволжья // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Самара: Самарский ун-т, 1992. С. 24—32.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. С. 11—124.
- Дамрин А. Г., Соловьёва В. В., Плаксина Т. И., Чибилёв А. А., Петрищев В. П. Ландшафтно-геоботанические особенности формирования геосистем малых водохранилищ (на примере Поляковского водохранилища) // Поволжский экологический журнал. № 2. 2003. С. 109—118.
- Матвеев В. И. Динамика растительности водоёмов бассейна Средней Волги: Монография. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. 192 с.
- Матвеев В. И., Семёнов А. А. Флора и растительность Куйбышевского обводнительно-оросительного канала // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 186—187.
- Матвеев В. И., Соловьёва В. В., Семёнов А. А. Гидрофиты Самарской области // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского Бот. об-ва. Т. 1. Барнаул: Изд-во АзБука, 2003. С. 369—370.
- Матвеев В. И., Соловьёва В. В., Саксонов С. В. Экология водных растений: Учебное пособие. Самара. Изд-во Самарского научного центра РАН. 2004. 231 с.
- Папченков В. Г. Речная флора Среднего Поволжья // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара: Изд-во «Самарский университет», 1993. С. 16—35.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Папченков В. Г., Соловьёва В. В. Анализ флоры прудов Среднего Поволжья // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 59—67.
- Плаксина Т. И., Гусева Л. В., Саксонов С. В., Соловьёва В. В. О двух новых видах для флоры Заволжья // Ботанич. журн. Т. 90. № 2. С. 275—277.
- Потапов А. А. Заращение водохранилищ при различном режиме уровней // Ботанич. журн. № 9. 1959. С. 1271—1278.
- Раменский Л. Г. Избранные труды. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 333 с.
- Соловьёва В. В., Матвеев В. И. Влияние антропогенного фактора на формирование флоры и растительности прудов г. Куйбышева // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев: КГУ, 1987. С. 114—133.
- Соловьёва В. В. Закономерности формирования растительного покрова малых искусственных водоёмов Самарской области под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 1995. 19 с.
- Соловьёва В. В. Гидрботаническая характеристика малых водохранилищ Самарской области // Краеведческие записки. Вып. 11. Самара, 2003. С. 194—202.

НИТРАТРЕДУКТАЗНАЯ АКТИВНОСТЬ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

В. А. Медведь, З. Н. Горбунова

Институт гидробиологии НАН Украины
Украина, 04210 г. Киев, просп. Героев Сталинграда, 12. E-mail: marlay@kots.kiev.ua

Высшие водные растения (ВВР) оказывают большое влияние на качество воды (Мережко, 1978; Лукина, Смирнова, 1988; Горлова, 1992; Голуб, Голуб, 2001). Они предотвращают загрязнение водоёмов поверхностными стоками, содержащими трудно окисляемые примеси, а также, имея хорошо развитую аэренхиму, обогащают воду кислородом. Одним из важных элементов изучения физиолого-биохимических особенностей высших водных растений является исследование их ферментных систем. Особый интерес представляют энзимы, участвующие в процессах трансформации неорганических форм азотных соединений, в частности нитратредуктазы. Она относится к классу оксидоредуктаз, которые катализируют окислительно-восстановительные процессы.

Задачей настоящей работы было определение активности нитратредуктазы (АНР) у наиболее распространённых видов водной растительности и сопоставление этих данных с содержанием в воде растворённых форм неорганического азота. Объектами исследований служили ВВР, которые на протяжении всей вегетации имеют наибольший контакт с водной толщей: рдест пронзённолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.), рдест злаковый (*Potamogeton gramineus* L.), рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus* L.), рдест туполистный (*Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch), элодея канадская (*Eloдея canadensis* Michx.), наяда морская (*Najas marina* L.), лютик водный (*Batrachium aquatile* (L.) Dumort.), роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum* L.), ряска тройчатая (*Lemna trisulca* L.), многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.), вольфия бескорневая (*Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm.). В опытах также использовали аквариумные культуры валлиснерии спиральной (*Vallisneria spiralis* L.) и наяды гваделупской (*Najas guadelupensis* L.). АНР — КФ.1.6.6.2. определяли согласно руководству (Методы..., 1972), а содержание нитритов, нитратов и аммонийного азота — общепринятыми методами (Унифицированные..., 1984).

Исследования показали (табл. 1), что активность фермента у водных растений, как и у микрородослей (Мережко, 1978), изменяется в довольно широких пределах не только у разных таксонов, но и у видов в пределах даже одного рода. Максимальными величинами активности фермента характеризовались рдест пронзённолистный (0,182—5,970 мкгNO₂/ч·г·СМ), лютик водный (1,868—2,080 мкгNO₂/ч·г·СМ), наяда морская (1,610—2,170 мкг NO₂/ч·г·СМ), которые выдерживают значительные антропогенные нагрузки (Best, 1980; Aulio, Salin, 1982; Blasco, Gonway, 1982; Макрофиты..., 1993). Средними уровнями активности фермента (0,195—0,924 мкгNO₂/ч·г·СМ) характеризовались рдест туполистный, р. злаковый, элодея канадская, наяда гваделупская и валлиснерия спиральная. Эти виды в массе развиваются мезо-евтрофных и олиго-мезотрофных водоёмах, и при усилении антропогенного евтрофирования они исчезают (Best, 1980; Aulio, Salin, 1982; Blasco, Gonway, 1982; Макрофиты..., 1993). Наименьшая АНР отмечена у многокоренника обыкновенного и вольфии бескорневой (0,109—0,218 и 0,143—0,286 мкгNO₂/ч·г·СМ). Учитывая, что массового развития эти растения достигают в основном в водоёмах с высоким содержанием азотистых веществ (Best, 1980; Aulio, Salin, 1982; Blasco, Gonway, 1982; Макрофиты..., 1993), зарегистрированные уровни активности фермента, очевидно, обусловлены низким содержанием в воде нитратов (0,05 мгN/дм³) и довольно высоким — аммонийного азота (0,145 мгN/дм³).

Таблица 1. Активность нитратредуктазы в клетках высших водных растений

Вид растения	АНР, мкг NO ₂ /ч·г сырой массы (СМ)
Лютик водный	1,868—2,080 (1,974)
Наяда морская	1,610—2,170 (1,613)
Рдест пронзённолистный	0,182—5,970 (1,357)
Роголистник погруженный	0,364—1,149 (0,838)
Ряска тройчатая	0,560—0,780 (0,670)
Наяда гваделупская	0,260—0,924 (0,520)
Рдест туполистный	0,429—0,600 (0,514)
Элодея канадская	0,065—0,805 (0,435)
Валлиснерия спиральная	0,195—0,726 (0,460)
Рдест злаковый	0,364—0,550 (0,457)
Рдест гребенчатый	0,143—0,390 (0,338)
Вольфия бескорневая	0,143—0,286 (0,214)
Многокоренник обыкновенный	0,109—0,218 (0,163)

Примечание. В скобках представлены средние величины АНР.

Широкую амплитуду изменения активности фермента у исследованных растений, с одной стороны, можно объяснить их видовой специфичностью, которая была отмечена у них при исследовании энзимов из группы оксидоредуктазы (каталаза, пероксидаза и фенолоксидаза) (Мережка и др., 1977; Лукина, Смирнова, 1988), с другой — гидрохимическими условиями среды. Большая амплитуда величины активности фермента свидетельствует о наличии у исследованных видов водных растений индуктивных способностей в активации фермента в зависимости от концентрации субстрата (нитратного азота). Известно, что ВВР различного таксономического ранга проявляют неодинаковую устойчивость к повышенному содержанию в воде биогенных элементов (Кокин, 1982). Форма последних в водоёме (аммонийный, нитратный, органический азот), в свою очередь, также оказывает влияние на активность нитратредуктазы (Макрофиты..., 1993).

Подтверждением сказанному могут быть результаты исследований нитратредуктазной активности у рдеста пронзённолистного, роголистника погруженного и элодеи канадской из водоёмов с разным содержанием в воде растворённого неорганического азота (табл. 2).

Таблица 2. Активность нитратредуктазы у рдеста пронзённолистного, роголистника погруженного и элодеи канадской и содержание в воде разных форм растворённого неорганического азота

Дата	Водоём	АНР, мкг NO ₂ /ч·г СМ	NH ₄ ⁺ , мг N/дм ³	NO ₂ ⁻ , мг N/дм ³	NO ₃ ⁻ , мг N/дм ³
Рдест пронзённолистный					
31.05.	Озеро у ст. метро Оболонь	1,97	0,13	0,0522	1,075
05.06.	Оболонский залив*	0,56	0,31	0,032	0,262
17.06.	Оболонский залив*	1,08	0,40	0,0065	0,738
Элодея канадская					
31.05.	Озеро у ст. метро Оболонь	0,79	0,13	0,0522	1,075
17.06.	Оболонский залив*	0,36	0,40	0,0065	0,738
26.06.	Оболонский залив*	0,45	следы	0,004	0,325
Роголистник погруженный					
05.06.	Оболонский залив*	0,43	0,31	0,032	0,262
17.06.	Оболонский залив*	0,79	0,40	0,0065	0,738

Согласно данным, нагрузка водоёма соединениями азота, в частности его нитратной и аммонийной формой, отражается на показателях активности фермента у растений. При сравнимых уровнях нитратного азота в среде (0,738 и 1,075 мгN/дм³) АНР у рдеста пронзённолистного и элодеи канадской была выше при более низком содержании аммонийного азота (0,130 мгN/л), что согласуется с данными (Stevenson et al., 1981) о регуляции активности этого фермента у растений уровнем в среде N-NH₄⁺. Между активностью нитратредуктазы и содержанием нитратов в воде отмечена прямая корреляция ($r = 0,67$, $P = 95\%$). Их связь усиливается при расчёте коэффициента корреляции между этими показателями для каждого таксона отдельно. Например, для рдеста пронзённолистного — $r = 0,97$, $P = 99\%$, элодеи канадской — $r = 0,71$, $P = 0,95$, роголистника погруженного — $r = 1,0$, $P = 0,99\%$, что свидетельствует о видовой специфичности активности фермента ВВР в отношении концентрации этой формы неорганического азота в воде. В то же время с содержанием в воде аммонийного азота достоверной связи нами не отмечено ($r = -0,20$).

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о неодинаковом участии исследуемых видов водных растений в азотном обмене и, в частности, ассимиляции нитратного азота. Уровни АНР этих гидробионтов могут служить условной оценкой их вклада в трансформацию нитратного азота.

Список литературы

- Голуб В. Н., Голуб Н. П. Влияние некоторых декоративных макрофитов на качество воды в малых реках // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Междунар. науч. конференция, Тольятти, 23—27 апр., 2001. Тольятти, 2001. С. 59.
- Горлова Р. Н. Макрофиты — индикаторы водоёма // Водные ресурсы. 1992. № 6. С. 59—73.
- Кокин К. А. Экология высших водных растений. М.: МГУ, 1982. 160 с.
- Кретович В. Л. Усвоение и метаболизм азота у растений. М.: Наука, 1987. 486 с.
- Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 188 с.
- Макрофиты — индикаторы изменения природной среды / Под ред. С. Гейны, К. М. Сытника. К.: Наук. думка, 1993. С. 432.
- Медведь В. А. Роль водорослей в ассимиляции нитратного азота // V Всерос. конферен. по водным растениям. «Гидробиотаника 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 53—54

- Мережко А. И. Эколого-физиологические особенности высших водных растений и их роль в формировании качества воды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. К, 1978. 46 с.
- Мережко А. И., Якубовский К. Б., Смирнова Н. Н. Изменение активности оксидоредуктаз высших водных растений в течение вегетационного периода // Высшие водные и прибрежно-водные растения: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Борок, 7—9 сентября 1977 г.). К.: Наук. думка, 1977. С. 74—76.
- Методы биохимических исследований растений / Под ред. А. И. Ермакова. Л.: Колос, 1972. С. 61—62.
- Унифицированные методы анализа вод СССР / Под ред. Ю. Ю. Лурье. М.: Химия, 1984. 376 с.
- Aulio K., Salin M. Enrichment of copper, zinc, manganese and iron in five species of pondweeds (*Potamogeton* spp.) // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1982. 29. № 3. P. 320—325.
- Best E. Effects of nitrogen on the growth and nitrogenous — compounds of *Ceratophyllum demersum* // Agreat. Bot. 1980. 8. № 2. P. 197—206.
- Blasco D., Gonway H. L. Effect of ammonium on the regulation of nitrate assimilation on natural phytoplankton populations // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1982. 61. № 2. P. 187—197.
- Stevenson J. C., Boynton W. R., Kemp W. M., Marbury D., Kaumeyer K., Metz J., Jenkins M., Shenton M., Twilley R. Nitrogen cycling in brackish submerged macrophytic communities // Estuaries. 1981. 4. № 3. P. 301.

РОЛЬ АЛКАЛОИДОВ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ АЛЬГОСООБЩЕСТВ

В. А. Медведь, Н. И. Кирпенко, О. В. Баланда, З. Н. Горбунова

Институт гидробиологии НАН Украины
Украина, 04210 г. Киев, просп. Героев Сталинграда, 12. E-mail: marlay@kots.kiev.ua

Известно, что в зарослях высших водных растений (ВВР) численность бактериопланктона (Пугач, 1976; Олейник, Якушев, 1985) и видовое разнообразие фитопланктона (Пугач, 1976) значительно выше, чем на чистоводье. Это вызвано не только трофическими и световыми условиями, но и влиянием метаболитов водных растений на сопутствующие гидробионты. Различные органические вещества попадают в воду как в результате метаболизма ВВР при их жизни, так и постлестально, после разложения отмершей биомассы.

Среди макрофитов, продуцирующих метаболиты алкалоидной природы, наиболее характерным является многолетнее водное растение семейства кувшинковых (*Nymphaeaceae* Salisb.) кубышка жёлтая (*Nuphar lutea* (L.) Smith) (Макрофиты..., 1993). Она является одним из доминирующих компонентов биогеоценозов мелководий природных и искусственных водоёмов. В местах массового произрастания этого растения в воде обнаружены свободные алкалоиды и их соли (до 0,5 мг/л), при этом в фитопланктоне преобладали в основном представители диатомовых и зелёных водорослей, а количество синезелёных было незначительным и представлено лишь отдельными клетками *Oscillatoria limosa* Ag. и *Lyngbya* sp. (Баланда и др., 2004).

Ранее полученные экспериментальные данные по изучению биологической активности комплекса алкалоидов *Nuphar lutea* свидетельствуют о том, что выделенное вещество активно не только по отношению к животным организмам, но и к водорослям (Баланда и др., 2004). Оно, как и метаболиты макрофитов фенольной природы (Сакевич и др., в печати), оказывает существенное влияние на функционирование микроводорослей, в частности на их рост, фотосинтетическую и нитратредуктазную активность.

Для выяснения влияния выделенного комплекса алкалоидов на структуру альгосообщества были проведены опыты на природных популяциях водорослей. Пробы альгологического материала отбирали на верхнем участке Каневского водохранилища. Основу численности и биомассы фитопланктона составляли синезелёные водоросли с доминированием *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. и *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. В образцы воды с водорослями помещали вещества алкалоидной природы из биомассы природных популяций *Nuphar lutea*, выделенные методом экстрагирования (Методы..., 1987), в количестве 2,5—25,0 мг/л и экспонировали на рассеянном свете.

Исследования показали, что за время экспозиции изменилось количество клеток как синезелёных водорослей, так и представителей других систематических групп, во всех вариантах опыта, что, по-видимому, связано с избирательным негативным действием экзогенных алкалоидов на жизнедеятельность водорослей планктона. Его общая численность уменьшилась за счёт изменения в первую очередь количества *Cyanophyta* (123400—329600 против 672000 тыс.кл./л в контроле) и *Bacillariophyta* (0—180 против 880 тыс.кл./л в контроле). Скачкообразное изменение численности зелёных водорослей в опытных вариантах было связано с выпадением из сообществ одних видов и

развитием других — преимущественно жгутиковых. Новые виды этих гидробионтов не появлялись, наоборот, происходило их уменьшение до 6—7 против 15 в контроле. Количество клеток синезелёных водорослей уменьшалось соответственно увеличению концентрации внесённого БАВ. При этом характер изменения численности клеток доминирующих видов планктона под влиянием алкалоида *Nuphar lutea* неодинаков, что так же свидетельствует о видовой специфичности биологической активности этого БАВ по отношению к синезелёным водорослям.

Таким образом, динамика видового состава и количественных показателей развития фитопланктона свидетельствует о существенном метаболитном влиянии алкалоидов корневища *Nuphar lutea* на развитие водорослей. Это вещество, как и алкалоид выделенный из биомассы цианобактерий (Карпенко, Медведь, 2004), обладает значительной биологической активностью и характеризуется видовой специфичностью по отношению к исследованным планктонным водорослям. Под его влиянием происходит изменение в структуре альгосообщества и видовом разнообразии. При этом наиболее стойкими по отношению к этому веществу являются зелёные водоросли, а наиболее чувствительными — синезелёные водоросли. Это объясняет тот факт (Баланда и др., 2004), что в обрастающих *N. lutea* в основном встречаются *Cocconeis placentula* Ehr., *Scenedesmus quadricauda* Chod., *Oedogonium* sp., *Fragilaria* sp., а синезелёные водоросли — редко и чаще всего представлены *Lyngbya* sp. и *Oscillatoria limosa* Ag. Учитывая (Усенко и др., 2003), что в состав экзогенных метаболитов *N. lutea* входят вещества фенольной природы (до 1,0—1,5 мг/л), оказывающие ингибирующее действие на гидробионты, отмеченное нами угнетение развития водорослей при попадании в воду экстрактивных веществ из этого высшего водного растения (Баланда и др., 2003) осуществляется комплексом его экзогенных соединений алкалоидной и фенольной природы.

Список литературы

- Баланда О. В., Кирпенко Н. И., Медведь В. А., Шевченко Т. Ф., Горбунова З. Н., Бондаренко Л. М. Реакция фитопланктона на экзометаболиты макрофитов // Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация. (28 мар.—1 апр. 2003 г. Одесса).
- Баланда О. В., Медведь В. А., Сакевич А. И. Алкалоиды *Nuphar lutea* (L.) Smith и их влияние на жизнедеятельность цианобактерий и водорослей // Гидробиол. журн. 2004. № 4. С. 106—118.
- Кирпенко Н. И., Медведь В. А. Влияние алкалоидов цианобактерий на функциональную активность высших водных растений // Первичная продукция водных экосистем. Матер. междуна. конф. 11—16 октября 2004 г. Борок, Россия. Ярославль, 2004. С. 42—43.
- Макрофиты — индикаторы изменения природной среды / Под ред. С. Гейны, К. М. Сытника. К.: Наук. думка, 1993. С. 432.
- Методы биохимических исследований растений / Под ред. А. И. Ермакова. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
- Олейник Г. Н., Якушин В. И. Изучение деструкции органического вещества высших водных растений на лабораторных моделях водотоков // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21. № 1. С. 20—27.
- Пугач В. І. Розвиток фітопланктону в заростях вищих водних рослин на мілководдях Кременчуцького водоймища // Гідробіол. дослідження водойм України: Матер. наук. конф. К.: Наук. думка, 1976. С. 39—40.
- Сакевич А. И., Кирпенко Н. И., Медведь В. А., Усенко О. М., Горбунова З. Н. Влияние полифенолов высших водных растений на функциональную активность планктонных водорослей // Гидробиол. журн. (в печати).
- Усенко О. М., Сакевич А. И., Паламарчук В. Д. Влияние фенольных кислот гидрофитов на развитие планктонных водорослей // Альгология. 2003. 13. № 1. С. 26—33.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ВОДОЁМОВ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

О. А. Мочалова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000 г. Магадан, ул. Портовая, 18. E-mail: mochalova@ibpn.kolyma.ru

Состав и распределение водных и прибрежно-водных сосудистых растений в Магаданской обл. изучены недостаточно (Хохряков, 1987; Беркутенко, Сазанова, 1992; Мочалова, 2000, 2001). Отдельные сведения по их видовому составу рассеяны в «определителях», «флорах» и статьях со списками конкретных флор. На основании полевых исследований последнего десятилетия и просмотра основных родов водной флоры в гербарных фондах Института биологических проблем Севера (МАГ), Ботанического института (ЛЕ), Биологического ф-та МГУ (МВ) и Главного Ботанического сада (МНА) приведены сведения о распространении водных сосудистых растений на

территории Магаданской обл. Эти данные будут пополняться, поскольку изученность водоёмов в области, в особенности на Охотско-Колымском водоразделе, минимальна.

По районированию, принятому в сводке по флоре Дальнего Востока (Сосудистые..., 1985), рассматриваемая территория относится к 2 флористическим районам: Охотскому (его северная и частично центральная часть), включающему северное побережье Охотского моря в пределах Магаданской обл. (далее Охотия), и Колымскому, в который входит бассейн верхнего и частично среднего течения р. Колымы (далее Колыма). Граница между этими районами проходит по водоразделу рек Охотского бассейна и бассейна р. Колымы.

Объём понятия «флоры водоёмов» разными исследователями рассматривается по-разному, однако большинство авторов разделяет флору водоёмов на истинно водную и на прибрежно-водную. Нами рассматривается распространение в Магаданской обл. видов собственно водной флоры — гидрофитов, а также тех гелофитов, которые в регионе достаточно часто произрастают как погруженные в воду растения (список водных сосудистых растений, включающий в себя остальные гелофиты и гигрогелофиты, будет содержать на 20—25 видов больше).

Водная флора в Магаданской области представлена 62 видами сосудистых растений, большая часть из которых (48 видов) произрастает как в континентальных колымских районах, так и на охотском побережье. В составе гидрофильной флоры области преобладают бореальные виды с циркумполярным ареалом. По частоте встречаемости в регионе преобладают (обычны) *Sparganium hyperboreum*, *Potamogeton perfoliatus*, *Ranunculus gmelinii*, *Batrachium trichophyllum*, *Utricularia macrorhiza*, *Hippurus vulgaris*. Очень редки *Potamogeton alpinum*, *P. maackianus*, *P. pectinatus*, *P. praelongus*, *P. subsibiricus*, *Ceratophyllum demersum*, *Elatine sphathulata*, встречающиеся только в 1—3 местонахождениях в регионе (см. табл.).

Таблица. Состав и распространение видов водной флоры Магаданской области

Вид	Обилие		Вид	Обилие	
	Ох	Ко		Ох	Ко
<i>Equisetum fluviatile</i> L. *	3	4	<i>Carex lyngbyei</i> Hornem. subsp. <i>cryptocarpa</i> (C. A. Mey.) Hult. *	4	2
<i>E. palustre</i> L. *	2	4	<i>Calla palustris</i> L.	2	1
<i>Isoetes echinospora</i> Dur. var. <i>asiatica</i> Makino	1	1	<i>Lemna trisulca</i> L.	1	2
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	2	3	<i>L. turionifera</i> Landolt	-	1
<i>S. emersum</i> Rehm.	?	1	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	1	1
<i>S. glomeratum</i> (Laest.) L. Neum.	1	2	<i>Nymphaea tetragona</i> Georgi	2	3
<i>S. gramineum</i> Georgi	-	1	<i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC.	1	2
<i>S. hyperboreum</i> Laest.	4	4	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	1	-
<i>S. natans</i> L.	1	1	<i>Thacla natans</i> (Pall. ex Georgi) Deyl et Sojak *	1	3
<i>Zostera marina</i> L.	3	-	<i>Ranunculus gmelinii</i> DC. *	3	4
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	-	1	<i>R. hyperboreus</i> Rottb. *	3	2
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	3	2	<i>R. pallasii</i> Schlecht.	3	-
<i>P. borealis</i> Rafin.	3	1	<i>R. reptans</i> L. *	2	3
<i>P. compressus</i> L.	1	1	<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach	1	1
<i>P. friesii</i> Rupr.	-	?	<i>B. eradicatum</i> (Laest.) Fries	2	1
<i>P. gramineus</i> L. s.l.	2	3	<i>B. kaufmannii</i> (Clerc) V. Krecz.	1	-
<i>P. maackianus</i> A. Benn.	1	-	<i>B. setosissimum</i> (A. Khokhr.) A. Khokhr.	1	1
<i>P. natans</i> L.	1	2	<i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Bosch	4	4
<i>P. pectinatus</i> L.	1	-	<i>Subularia aquatica</i> L.	1	-
<i>P. perfoliatus</i> L.	4	4	<i>Callitriche hermaphrodita</i> L.	2	2
<i>P. praelongus</i> Wulf.	1	1	<i>C. palustris</i> L.	4	3
<i>P. pusillus</i> L.	1	2	<i>Elatine sphathulata</i> Gorski	-	1
<i>P. richardsonii</i> (A. Benn.) Rydb.	3	2	<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	2	2
<i>P. sibiricus</i> A. Benn.	-	1	<i>M. verticillatum</i> L.	2	3
<i>P. subsibiricus</i> Hagsts.	-	1	<i>Hippuris lanceolata</i> Retz.	2	-
<i>P. tenuifolius</i> Rafin.	3	4	<i>H. tetraphylla</i> L.	1	-
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	2	2	<i>H. vulgaris</i> L.	4	4
<i>Alopecurus alpinus</i> Smith *	2	3	<i>Limosella aquatica</i> L.	2	2
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anderss. *	3	2	<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	3	3
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult. *	2	4	<i>U. macrorhiza</i> Le Conte	3	4
<i>Carex concolor</i> R. Br. *	3	3	<i>U. minor</i> L.	2	3

Примечание. Цифрами обозначена частота встречаемости видов по 5-бальной глазомерной шкале: 4 — обычно, 3 — нередко, 2 — редко, 1 — очень редко (массовые виды «5» среди водных растений в области не известны). Звёздочкой «*» отмечены виды водной флоры, относящиеся к гелофитам или гигрогелофитам, которые в регионе часто произрастают как погруженные в воду растения. Жирным шрифтом выделены редкие и охраняемые водные растения, включённые в список редких растений Магаданской области (Беркутенко, 1987; Харкевич, 1988).

Солёные и солоноватые водоёмы в Магаданской обл. существуют только на Охотском побережье, их площади незначительны. Они встречаются преимущественно во внутренних частях лиманов и в устьях рек, где развиты бедные по флористическому составу заливные низкотравные осоково-злаковые лужайки, маршевые болота (доминируют *Puccinellia phryganodes*, *Carex subspathacea*) и солоноводные озёрки и мочажины (*Hippurus lanceolata*, *H. tetraphylla*, *Ranunculus gmelinii*, *Potamogeton borealis*). Пресноводные водоёмы — реки, ручьи, озёра, долинны водоёмы, водно-болотные комплексы — характеризуются более разнообразным составом водной флоры. Основные рефугиумы водной и прибрежно-водной флоры расположены в Охотии в бассейне р. Кава и на оз. Чистом, а на Колыме — в пределах Сеймчано-Буюндинской впадины, особенно в приустьевой части рек Коркодон, Балыгычан (Балыгычанская низменность) и на р. Булун.

Флора горно-ледниковых озёр бедна, обычны *Sparganium angustifolium*, *S. hyperboreum*, а по берегам — *Alopecurus aequalis* и изредка *Callitriche hermaphrodita*. Парциальная флора (ПФ) термокарстовых озёр, являющихся самыми распространёнными в регионе непроточными водоёмами, также бедна и однообразна, преобладают *Hippurus vulgaris* и *Sparganium hyperboreum*, реже, спорадически встречаются *S. glomeratum*, *S. natans*, *Utricularia macrorhiza*, *U. minor*, *Eleocharis acicularis*. По берегам озёр, обычно сплавинного типа, нередко *Carex rariflora*, *C. rhynchophysa*, *C. concolor*, *Comarum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Menyanthes trifoliata*, *Cicuta virosa*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Equisetum fluviatile* и др.

Богаты и разнообразны ПФ озёр с большими по площади акваториями (более 1—2 км²), располагающихся на внепойменных равнинных участках разного ландшафтного положения. В озёрах с песчано-галечными грунтами количество реликтовых видов в несколько раз превышает их количество в озёрах с торфяными или илисто-глинистыми грунтами.

В Охотии крупные озёра являются основными рефугиумами для редких водных растений, к примеру, в оз. Чистом, где преобладают песчано-галечные грунты, растут *Isoetes echinospora* var. *asiatica*, *Sagittaria natans*, *Nymphaea tetragona*, *Nuphar pumila*, *Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia macrorhiza*, *U. intermedia* и др. В колымских районах крупные озёра также богаты водными растениями, но по их обилию они уступают старичным озёрам. В старичных, долинных озёрах и старичных протоках повсеместно обычны *Sparganium angustifolium*, *S. hyperboreum*, *Potamogeton tenuifolius*, *Utricularia macrorhiza*, *Myriophyllum verticillatum*, *Nymphaea tetragona*. Старичные озёра в бассейне р. Колымы являются основными рефугиумами водной флоры, в них отмечены очень редкие в регионе *Lemna turionifera*, *Potamogeton compressus*, *P. sibiricus*, *Sparganium emersum*. В Охотии распространение редких водных растений по долинным водоёмам носит спорадичный, локальный характер.

Разнообразна и практически не изучена флора небольших лесных озёр (в основном мезотрофных), расположенных на надпойменных террасах во внешней части долин крупных рек. На Колыме в них произрастают много редких в области видов: *Sagittaria natans*, *Nuphar pumila*, *Lemna trisulca*, *L. turionifera*, *Potamogeton compressus*, *P. natans*, *Persicaria amphibia* и др. Сплавинные берега этих озёр или осоковые (*Carex rhynchophysa*, *C. concolor*, *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*), или травянистые, осоково-травянистые (*Calamagrostis langsdoerffii*, *C. neglecta*, *Rorippa barbareifolia*, *Pedicularis oederi*, *Equisetum fluviatile*, *Senecio congestus*, *Chamaedaphne calyculata*, *Naumburgia thyrsoflora* и др.).

В крупных реках, текущих по низменностям и равнинам, по руслам растут *Potamogeton perfoliatus* s.l., *P. tenuifolius*, в затонах и на мелководьях нередко *Batrachium trichophyllum*, *Sparganium hyperboreum*, *Utricularia macrorhiza*, более редки — *Batrachium eradicatum*, *Potamogeton gramineus* s.l. В быстротекущих реках и ручьях, являющихся наиболее распространёнными водотоками в регионе, по руслам водные растения практически отсутствуют. На мелководьях около берегов встречаются *Batrachium trichophyllum*, *Sparganium hyperboreum* и несколько реже *Potamogeton perfoliatus*, *P. tenuifolius*.

Список литературы

- Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Препринт. Магадан, 1987. 74 с.
 Беркутенко А. Н., Сазанова Н. А. О находке *Isoetes maritima* (Isoëtaceae) в Магаданской области // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 115—117.
 Мочалова О. А. Особенности парциальных флор водоёмов северного побережья Охотского моря // Гидробиотаника 2000: V Всероссийская конференция по водным растениям: Тез. докл. Борок 10—13 октября. Борок, 2000. С. 191—192.
 Мочалова О. А. Род *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae) в Магаданской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 74—80.

- Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 1. Л., 1985. 398 с.
Харкевич С. С. Полушник морской // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 484.
Хохряков А. П. Флористические особенности долины р. Кава (Северная Охотия) // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области: Сб. науч. тр. Владивосток, 1987. С. 38—43.
-

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛАГУННЫХ ОЗЁР ЭСТОНИИ

Х. Мязметс

Centre for Limnology
Estonia, 61101 Tartumaa, Rannu. E-mail: helle@zbi.ee

Неотектоническое повышение земной коры в Северо-Западной Эстонии приводит к возникновению и исчезновению галотрофных лагунных озёр. По данным Отт и Кыйв (Ott, Kõiv, 1999) их около 120 (около 10% из наших озёр). В 2003—2004 было проведено комплексное изучение четырёх лагун (Л) и 16 лагунных озёр (ЛО). Поскольку эти озёра довольно обширны по площади, обследована только часть растительности водоёмов.

Солёность ЛО низкая; по шкале Б. Ф. Свириденко (2000) они пресноводные или условно пресноводные. Самые мелководные (до 1 м) озёра на известковой плите. Граница воды там часто окаймлена *Cladium mariscus* (L.) Pohl. и *Carex* spp., а гидрофитами (*Chara aspera* Deth. ex Willd., *Utricularia vulgaris* L.) заселено 10—40%. Здесь обитает редкий вид *Hydrocotyle vulgaris* L. Немного глубже на глинистых и песчаных грунтах растут *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L. и *Schoenoplectus tabernaemontani* (C. C. Gmel.) Palla. Нередко встречается и *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla. В старых с заиленными грунтами озёрах довольно обширны заросли *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.

Площади, занятые этими макрофитами в ЛО, составляют 50—90%. На первом месте среди гидрофитов — харовые водоросли, в частности доминирующая на мелководье *Chara aspera*. Обыкновенны *Ch. tomentosa* L. и *Ch. contraria* A. Br. ex Kütz. При высокой солёности *Ch. canescens* Desv. et Lois. встречается в ЛО иногда в карликовой форме. Самый обыкновенный элодеид ЛО — *Potamogeton pectinatus* L., встречаются также *P. gramineus* L., *P. rutilus* Wulfg., *P. filiformis* Pers., *P. pusillus* L. и *Zannichellia palustris* L. При изучении флоры ЛО выявлен ряд новых местонахождений редкого растения — *Najas marina* L. subsp. *intermedia* (Wulfg.) Casp. Хотя флора большинства ЛО кальцифильная, найден ацидофильный вид — *Juncus bulbosus* L. В настоящее время влияние человека на исследованные нами ЛО сравнительно небольшое, а часть из них находится в заповедниках.

Работы поддержана грантом SF № 0362482s03.

Список литературы

- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.
Ott I., Kõiv T. Estonian small lakes: Special features and changes. Tallinn, 1999. 128 p.
-

МЕЖГОДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ У *POTAMOGETON PERFOLIATUS* L. В ЧУДСКОМ ОЗЕРЕ

Х. Мязметс, Л. Фрейберг, Т. Мелс, М. Халдна

Centre for Limnology
Estonia, 61101 Tartumaa, Rannu. E-mail: helle@zbi.ee

Судя по постоянному господству рдеста пронзённолистного в открытой части Чудского озера в течение последних 40 лет, состояние этого вида там стабильное. Целью нашей работы было выяснение естественных межгодовых различий погруженной растительности: а) для оценки состоятельности выводов однократного наблюдения; б) для выявления возможных направлений изменений; в) для выявления связей с факторами среды. В 1999—2002 гг. с помощью аквалангиста были собраны образцы погруженных растений на 10 станциях с фиксированными координатами;

сборы проводили во второй половине июня. Маршрутом охвачено около 80 км; на каждой станции отбирали по два образца: один в краевой части зарослей растений, второй — в середине. Глубина варьировала в пределах 0,5—2,5 м, прозрачность воды 0,8—3,4 м. Кроме *Potamogeton perfoliatus* L. в сообществе присутствовали *P. pectinatus* L., *P. praelongus* Wulf., *Myriophyllum spicatum* L., *Fontinalis antipyretica* Hedw. var. *gracilis* (Lindb.) Schimp. В 2000—2002 гг. уровень воды постоянно был ниже среднего многолетнего. В это время в южной 20 км части маршрута, почти пустой в 1999 г., появились густые заросли *P. perfoliatus*. Одной из причин этого могла быть смена при низком уровне грунта, частично заиленного в 1999 г. В 2000 г. на самой южной станции заросли *P. perfoliatus* сменили ценозы *P. praelongus*. В 1999 г. по всему маршруту была обильна *Lemna trisulca* L. (позднее не обнаружена), а также *Cladophora glomerata* (L.) Kütz., обильно развитая на рдестах на северных станциях в 2000 г. (в 2001 г. она отмечалась в меньших количествах). Чрезвычайно густой слой эпифитона покрывал рдесты в 2002 г. На станциях с обильной *Cladophora* на следующий год растения *P. perfoliatus* цветков не завязывали. Существенно ($p=0,0034$) и постоянно в тканях *P. perfoliatus* повышалось отношение азота (N) и фосфора (P): среднее молярное N/P в 1999—2002 гг. изменилось с 17,8 до 25,2. Для подтверждения цикличности этих процессов период наблюдений недостаточен. Высокое содержание N в *P. perfoliatus* указывает на возможность поступления его из разлагающейся массы *Gloeotrichia echinulata* (J. S. Smith) P. Richter, не потребляемой зоопланктоном (Laugaste et al., 2001; Haberman, 2001), так как другие исследователи констатируют уменьшение N в озере, способствующее цветению азотофиксирующих синезелёных водорослей (Kangur et al., 2003; Nöges et al., 2002). Анализ факторов среды (средняя температура воды в мае, сумма температур от ледохода до времени отбора проб, средний уровень воды с начала года до времени сбора, содержание N и P в воде в июне) и показатели *P. perfoliatus* (биомасса, % N и P, молярное N/P) методом канонической корреляции выявил зависимость последних от первых. Из характеристик водной среды наиболее важными были средняя температура воды в мае и содержание P в воде в июне. Так как химические параметры воды сами зависят от уровня воды и температуры (Kangur et al., 2003), независимое влияние содержания P в воде на *P. perfoliatus* доказали ANOVA-анализом.

Наши работы поддержаны грантами SF № 0370206s98, 0362483s03 и ETF № 4986.

Список литературы

- Haberman J. Zooplankton. In: Pihu, E., Haberman, J. (Eds.) Lake Peipsi. Flora and Fauna. Tartu, 2001. P. 50—68.
 Kangur K., Möls T., Milius A., Laugaste R. Phytoplankton response to changed nutrient level in Lake Peipsi (Estonia) in 1992—2001. Hydrobiol. 2003. P. 506—509, 265—272.
 Laugaste R., Nöges T., Nöges P., Jastremskij V., Milius A. Ott I. Algae // Pihu, E., Haberman, J. (Eds.). Lake Peipsi. Flora and Fauna.. Tartu, 2001. P. 31—49.
 Nöges T., Blinova I., Jastremski V., Laugaste R., Loigu E., Skakalski B., Tönno I. Reduced nitrogen loading enhance cyanobacterial blooms in Lake Peipsi // 2nd Int. Conf. Sustainable Management of Transboundary Waters in Europe. (Poland, Miedzydroje, 21—24 Apr. 2002). 2002. Lectures and Posters. P. 397—401.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ МШИЧИНСКОГО ЗАЛИВА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. Д. Немцева

Дарвинский государственный природный заповедник
 162723 Вологодская обл., Череповецкий р-н, п/о Плосково, д. Борок

Мшичинский залив — часть Моложского плёса Рыбинского водохранилища, отделённый от него системой островов. До затопления он представлял собой низину, занятую сельхозугодьями д. Мшичино и окружённую сосновыми или смешанными лесами. По этой низине протекал Мшичинский ручей. Площадь залива при наполнении водохранилища до проектной отметки — 5 км², длина береговой линии — 8 км, глубина — 3 м, ширина — 2—2,5 км. Ботанические исследования в Мшичинском заливе начаты в 1946 г., когда были заложены постоянные профили для изучения влияния водохранилища на исходные растительные сообщества и формирование прибрежно-водной и водной растительности. Наиболее резкие смены растительного покрова и древостоя происходили в первые годы после заполнения водохранилища до проектного уровня. Главные лесообразующие породы — *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pubescens* — в зоне затопления и даже в зоне подтопления

полностью погибли к 1950 г. В затопленных лесах массово развивались водные растения — плавающие, прикрепляющиеся и укореняющиеся. Ивняки из *Salix cinerea*, *S. nigricans*, *S. phylicifolia* сохранили способность продолжать рост и развитие даже при продолжительном затоплении. Злаковые и злаково-разнотравные луга в зоне затопления к 1949 г. сменились группировками из *Poa palustris*, *Carex vesicaria* и гигрогелофитов, в зоне подтопления — группировками из мелкоосочников и ситников. К 1950 г. растительность в Мшичинском заливе имела поясное расположение.

В верхнем и среднем поясах зоны временного затопления ценозы располагались таким образом: пояс мелкоосочников и ситников; пояс крупноосочников (*Carex vesicaria*, *C. rostrata*) с участием *Poa palustris* и *Alopecurus aequalis*; пояс *Typha latifolia* с участием *Alopecurus aequalis* и *Alisma plantago-aquatica*; пояс гелофитов и гигрогелофитов (*Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Oenanthe aquatica*, *Alisma plantago-aquatica* и др.). В нижнем поясе на глубине от 1,5 до 3 м изредка встречались *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. natans*. В 1953 и 1955 гг. в связи с высоким уровнем водохранилища на протяжении всего вегетационного сезона выпали пояс мелкоосочников и пояс *Typha latifolia*, их сменили крупноосочники, группировки *Alopecurus aequalis* и *Agrostis stolonifera*. С 1956 г. в верхнем поясе зоны временного затопления появилась и начала активно распространяться *Salix cinerea*. В 1957—59 гг. пояс крупноосочников распространился в сторону суши, там же продолжался интенсивный рост *Salix cinerea*. В поясе, лежащем ниже крупноосочников, доминантами стали исключительно гелофиты и гигрогелофиты — *Agrostis stolonifera*, *Alopecurus aequalis*, *Alisma plantago-aquatica*, *Persicaria amphibia*, *Rorippa amphibia*, *Sparganium emersum*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*, *Eleocharis palustris* и др. С 1957 г. в Мшичинском заливе начал появляться *Phalaroides arundinacea*. Впоследствии он стал активно вытеснять крупноосочники, став фоновым видом. В начале 70-х годов в заливе появился *Phragmites australis*, который к настоящему времени занимает на побережьях залива обширные площади, вытесняя *Phalaroides arundinacea* и крупноосочники. С середины 70-х годов в зоне временного затопления Мшичинского залива сформировались 4 пояса растительности, существующие по настоящее время.

1-й пояс (от верхней границы затопления). В годы с высоким уровнем залива заливается на глубину до 36 см, в годы с низким или средним уровнем не заливается или частично подтапливается. Растительность представлена ивняками из *Salix cinerea*, *S. nigricans*, *S. phylicifolia* и крупноосочниками. В годы с высоким уровнем в эти группировки внедряются гигрогелофиты и гелофиты, в маловодные годы — луговые, рудеральные (синантропные) виды и виды-временники.

2-й пояс в годы с различным уровнем заливается на глубину от 12 до 67 см. В нём преобладают группировки гигрогелофитов; гелофиты присутствуют в умеренном количестве, но в годы с высоким уровнем могут доминировать. В маловодные годы в этом поясе небольшими участками могут встречаться луговые виды и виды-временники.

3-й пояс в годы с различным уровнем заливается на глубину от 67 до 122 см. В нём преобладают группировки гелофитов и гидрофитов, проективное покрытие и жизненное состояние которых зависит от гидрологических условий года. В маловодные годы (1952, 1972, 1973, 1992, 2003 гг.) он почти полностью обсыхает, и образовавшиеся отмели покрываются семенными всходами гигрогелофитов, видов-временников и синантропных видов, общее проективное покрытие которых на разных участках к концу вегетационного периода составляет от 17 до 74%.

4-й пояс с глубиной воды от 120 до 250 см. В нём встречаются исключительно виды-гидрофиты, проективное покрытие которых и распределение по глубине произрастания зависит от гидрологических условий года.

На островах, которые расположены в Мшичинском заливе и частично заливаются в годы с высоким уровнем водохранилища, сохранились березняки, напочвенный покров в которых сформирован *Carex vesicaria*, *Calamagrostis epigeios*, *C. canescens*, *C. neglecta* и гигрогелофитами.

Список литературы

- Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ. Вып. 11. 1966.
- Кутова Т. Н. Растительность Мшичинского залива // Труды Дарвинского государственного заповедника. Вып. XII. 1974.
- Кутова Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского государственного заповедника. Вып. IV. 1957.
- Леонтьев А. М. Об изменениях растительности под влиянием первых лет затопления и подтопления Рыбинским водохранилищем // Труды Дарвинского гос. заповедника. Вып. III. 1956.
- Экзерцев В. А., Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1970.

ОСОБЕННОСТИ ЗАРАСТАНИЯ МЕЛКОВОДИЙ НА РАЗНЫХ УЧАСТКАХ ШЕКСНИНСКОГО ПЛЁСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. А. Пакляшова¹, В. Г. Папченков²

¹ Череповецкий государственный университет. E-mail: PNA_super@list.ru

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: papch@mail.ru

Существенное влияние на формирование высшей водной растительности Рыбинского водохранилища оказывает гидрологический режим, который в данном водоёме характеризуется периодическим, резким колебанием уровня воды. Кроме этого, формирующее влияние на водную растительность оказывает ветро-волновое воздействие, по-разному сказывающееся на сложении растительности открытых и защищённых участков мелководной зоны. Целью нашей работы было выявление характера зарастания различных мелководных участков Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища. Для реализации поставленной цели необходимо было решить следующие задачи: 1. Провести картирование различных типов мелководий Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища. 2. Установить видовой состав характерных для них водных и прибрежно-водных сообществ. 3. Оценить и проанализировать фитоценоотическое разнообразие растительного покрова. 4. Изучить закономерности распределения растительных сообществ по профилю разных типов мелководий Шекснинского плёса.

Основу данной работы составляют схематические профили-трансекты, заложенные на мелководьях Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища, и выполненные в период с июня по сентябрь 2004 г. картосхемы распределения на них растительных сообществ. Опираясь на известные классификации (Бородич, Ляхов, 1983; Мельникова, 1967), все исследованные нами участки мы разделили на три группы: 1) мелководья по заливам (14 из 22 изученных участков), 2) заостровные мелководья (3 участка), 3) открытые мелководья (5 участков). Первая группа включает: 1) защищённые от ветра мелководья с песчаным дном — заливы по р. Суда (Неверов Бор, Леонтьевка), по р. Пача (Рошино), по р. Городец (с. Городище); 2) защищённые от ветра мелководья с илистым дном — заливное мелководье по р. Кондоша у д. Большая Дора, урочище Солово, заостровное мелководье у о. Змеиный, заливы по р. Чёрная (д. Костяевка и д. Городище), заливное мелководье у д. Новинка; 3) мелководные участки, подверженные влиянию волн — залив по р. Шексне. Вторая — 1) заостровные мелководья, защищённые от ветра (мелководные участки за о. Раменье, и о. Неизвестный); 2) проточные заостровные участки в районе с. Дор. Третья группа — открытые мелководья близ д. Большая Дора, с. Городище, пос. Мякса.

Заливные мелководья, расположенные большей частью на правой стороне Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища, характеризуются высокой степенью зарастания. Растительный покров здесь в целом достаточно разнообразен. Особенно выделяются в этом отношении заливы по рекам Пача (д. Рошино), Чёрная (д. Костяевка) и заливам возле д. Большая Дора и с. Дор. Для закрытых от действия волн местообитаний с илистым дном и пологим его уклоном характерно поясное распределение водной растительности. Количество поясов бывает различным, часто наблюдается выпадение некоторых зон. Поясное распределение макрофитов в заливах Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища обычно имеет следующий вид.

Первый пояс на глубинах до 10 см образуют группировки гигрофитных и гигромезофитных растений. Он состоит из зарослей щучки дернистой *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., пырея ползучего *Elytrigia repens* (L.) Nevski, череды трёхраздельной *Bidens tripartita* L., хвоща полевого *Equisetum arvense* L., звездчатки длиннолистной *Stellaria longifolia* Muehl. ex Willd., двухкосточника тростниковидного *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch.

Второй пояс — пояс гигрогелофитов, или, как часто его называют, пояс осочников, — не всегда выражен. Но местами он хорошо развит и тянется лентой вдоль берега на глубинах 20—25 см. Основные виды его составляющие: осока острая *Carex acuta* L., осока вздутоносая *C. rhynchophyza* С. А. Mey., осока пузырчатая *C. vesicaria* L. Обширные заросли нередко образует жерушник земноводный *Rorippa amphibia* (L.) Bess.

За поясом осок, а при его выпадении — непосредственно за первым поясом, следует третий, сложенный воздушно-водным разнотравьем, которое включает низкотравные (частуха подорожниковая *Alisma plantago-aquatica* L., сусак зонтичный *Butomus umbellatus* L., стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia* L.) и высокотравные гелофиты (камыш озёрный *Scirpus lacustris* L., тростник южный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., манник большой *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.).

Четвёртый пояс образуют настоящие водные растения. Он приурочен к глубинам 50—200 см и состоит из зарослей рдеста пронзённolistного *Potamogeton perfoliatus* L., рдеста блестящего *P. lucens* L., рдеста злакового *P. gramineus* L., горца земноводного *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, ряски малой *Lemna minor* L., водокраса обыкновенного *Hydrocharis morsus-ranae* L., пузырчатки обыкновенной *Utricularia vulgaris* L. К настоящему времени состав погружённой растительности заливов значительно обеднён: почти совсем исчезли группировки роголистника тёмно-зелёного *Ceratophyllum demersum* L. и урути мутовчатой *Myriophyllum verticillatum* L.

Такое же поясное зарастание мелководий наблюдается и в закрытых, или глухих заливах.

На заостровных мелководьях, защищённых от волнобоя, условия для развития водной растительности также благоприятные. Растительный покров этих биотопов пятнистый, нарушенный, в нём преобладают заросли прибрежно-водных растений. Несмотря на большую пестроту ассоциаций, в их распределении можно проследить некоторую поясность. По кромке воды расположены сообщества осок пузырчатой, вздутой или острой (*C. vesicaria*, *Carex rostrata*, *C. acuta*), в их составе встречаются двукисточник тростниковый *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., ситняг болотный *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. Местами отмечаются заходящие сюда из соседнего пояса куртины рогоза узколистного *Typha angustifolia* L., тростника южного *Phragmites communis* Trin., манника большого *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. В следующем поясе повсеместно доминируют смешанные группировки жерушника земноводного, полевицы побегообразующей *Agrostis stolonifera* L., рдеста злакового, частухи подорожниковой. Заросли этих растений очень непостоянны по составу и структуре. Обилие доминантов на разных участках также колеблется. Наконец, пояс водных растений состоит из отдельных пятен горца земноводного, рдеста пронзённolistного, стрелолиста обыкновенного, камыша озёрного, сусака зонтичного.

На открытых участках Шекснинского плёса зарастание литорали идёт слабо, растительность распределена фрагментарно, представлена куртинами сусака, горца земноводного, частухи подорожниковой, манника большого, манника наплывающего *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., полевицы побегообразующей, ситняга болотного, двукистника тростниковидного, стрелолиста обыкновенного (например, мелководья п. Мяксы, с. Городище, д. Б. Дора) или совсем отсутствует. Сильное волнение оказывает непосредственное отрицательное действие на растительность и способствует разрушению береговой зоны. Так, обрывистый берег о. Змеиный совершенно лишён прибрежно-водных растений.

Итак, большая часть литорали Шекснинского плёса подвержена действию прибоя и лишена растительности. Растительность сосредоточена в основном в заливах, на закрытых мелководных участках и на устьевых участках рек. На открытых участках зарастание происходит менее интенсивно. Это объясняется как морфологическими особенностями литорали, так и влиянием ряда других факторов. К ним относится уровневый режим водохранилища, характер грунтов, ветроволновая активность и, в значительно меньшей степени, антропогенное загрязнение водоёма. Большой процент зарастания мелководий в Шекснинском плёсе обусловлен вхождением в него обширного мелководного залива по р. Кондаша и многочисленных более мелких заливов, отчлeнённых от основной акватории плёса.

На мелководьях Шекснинского плёса в целом наиболее развита прибрежно-водная растительность с доминированием зарослей *Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, *Carex acuta*. На открытых пространствах водной поверхности разрастаются *Rorippa amphibia* и *Persicaria amphibia*. Особенно значительные площади на Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища занимают группировки последнего вида. Сообщества горца земноводного можно встретить по заливам и узким протокам, наиболее обширные заросли вид образует на мелководьях среди островов (например, о. Раменье). В то же время в мелководной зоне Шекснинского плёса отсутствуют такие обычные водные растения, как кубышка *Nuphar* spp., кувшинка *Nymphaea* spp., телорез *Stratiotes aloides* L.; сравнительно редко нами отмечался камыш озёрный.

Список литературы

- Бородич Н. Д., Ляхов С. М. Зообентос // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 139—146.
Мельникова Г. Л. Исследование режима мелководий равнинных водохранилищ лесной зоны: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1967. 22 с.

ОСОБЕННОСТИ ЗАРАСТАНИЯ ВОДОЁМОВ И ВОДОТОКОВ КАНДАЛАКШСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н. Г. Панарина, А. Е. Панарин

Кандалакшский государственный природный заповедник
Мурманская обл., г. Кандалакша, ул. Линейная, д. 35. E-mail: n_panarina@com.mels.ru

Работа является результатом многолетних исследований флоры и растительности островных водоёмов Кандалакшского залива Белого моря, проведённых на территории Кандалакшского государственного природного заповедника в 1986—2004 гг. В процессе работы обследовано 60 пресных, 3 солоноватых озера и 8 ручьёв, расположенных на 10 островах и Ковдском п-ове. Характеристика основных типов водоёмов приводилась ранее (Хренова, Панарин, 2001). В состав изучаемой флоры включены все произрастающие в воде и по её урезу гидроморфные, геломорфные и гигрогеломорфные виды сосудистых растений, мхов и харовых водорослей пресных и некоторых солоноватых водоёмов и водотоков заповедника.

Обработка геоботанических данных проводилась на основе доминантно-детерминантного подхода к выделению ассоциаций водной растительности (Папченков, 2001, 2003). Изученные водоёмы мы относим к эвтрофным, мезотрофным, мезо-олиготрофным и дистрофным, а также рассматриваем солоноватые эвтрофные, временные водоёмы и ручьи. Число изученных водных объектов разных типов показано ниже (табл. 1).

Таблица 1. Распределения изученных водоёмов разной трофности в заповеднике

Острова	Типы водоёмов								Всего
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
Великий	4	5	5	12	1	-	1	5	33
Ковдский мыс	-	5	-	-	-	2	-	-	7
Олений	2	3	1	3	2	-	-	3	14
Телячий	-	-	-	2	-	-	-	-	2
Лодейный	1	3	-	1	-	1	-	-	6
Б. Власов	1	-	-	1	-	-	2	-	4
Ламбин	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Ряжков	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Анисимов	-	-	-	-	1	-	-	-	1
М. Демьениха	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Б. Толоконница	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Всего по Кандалакшскому заливу	8	16	6	20	5	3	5	8	71

Примечание. I — мезо-олиготрофные; II — мезотрофные; III — мезо-дистрофные глубокие; IV — мезо-дистрофные мелкие; V — дистрофные; VI — солоноватые эвтрофные; VII — пересыхающие водоёмы; VIII — ручьи.

В зарастании водоёмов и водотоков заповедника участвуют 64 вида растений, принадлежащих 28 родам, 22 семействам и 4 отделам. Большая часть представлена цветковыми растениями, насчитывающими 54 вида, 20 родов, 16 семейств, что составляет 84,3%, 71,4%, 72,7%, соответственно. На долю однодольных приходится 37 (57,8%) видов, 10 (35,7%) родов, 7 (31,8%) семейств. На долю двудольных — 17 (26,6%) видов, 10 (35,7) родов, 9 (40,9%) семейств. Таким образом, по числу видов доминируют представители класса однодольных, по числу семейств — двудольных. Одним видом представлен отдел *Equisetophyta*, присутствующий только во флоре о. Великого и о. Оленьего; 2 видами, 2 родами, 2 семействами — отдел *Charophyta*; 7 видами, 4 родами, 3 семействами — отдел *Bryophyta*. Специфичность флоры водоёмов заповедника с одной стороны обусловлена спецификой островных экосистем, территориальной изоляцией, а с другой — отсутствием хозяйственной деятельности на его территории в настоящее время. Эти факторы в значительной степени препятствуют интенсивному расселению аллохтонных элементов. Фактором, сдерживающим распространение космополитных видов на территории Мурманской области, являются также климатические условия. Крупные острова характеризуются высоким разнообразием местообитаний, их ландшафты сходны с материковыми. Кроме этого в прошлом на этих островах имели место вырубки лесов и другая деятельность человека. Возможно, многие виды были занесены человеком.

Во флоре изученных водоёмов и водотоков, в целом преобладают представители семейств *Cyperaceae* и *Potamogetonaceae*. Среди родов — *Carex* (12 видов) и *Potamogeton* (10 видов).

Синтаксономический состав высшей водной растительности довольно разнообразен. Он определяется разнотипностью островов и многообразием изученных водоёмов. Всего выделено 73 ассоциации 45 формаций. Из них настоящая водная (гидрофитная) растительность представлена 34 ассоциациями, принадлежащим к 23 формациям. Воздушно-водная (гелофитная) растительность сформирована 20 ассоциациями 9 формаций. Гигрогелофитная растительность представлена 22 ассоциациями 13 формаций. С уменьшением площади островов снижается видовое и фитоценотическое разнообразие растительного покрова, что связано с большей однородностью рельефа, снижением числа и типов водных объектов, обеднением их гидрологического режима (табл. 2).

Таблица 2. Синтаксономическое разнообразие водоёмов разных островов

Классы формаций	Острова										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
I	21/24	15/21	8/13	2/2	8/8	2/2	1/1	-	1/1	-	-
II	7/16	3/3	4/11	1/1	1/1	4/4	1/1	-	1/1	-	1/1
III	11/20	10/13	9/13	5/6	7/15	8/9	4/4	3/3	4/4	1/1	1/1
Всего	39/60	28/37	21/37	8/9	16/24	14/15	6/6	3/3	3/4	1/1	2/2

Примечание. 1 — о. Великий; 2 — Ковдский п-ов; 3 — о. Олений; 4 — о. Телячий; 5 — о. Лодейный; 6 — Бережной Власов; 7 — Ряжков; 8 — Ламбин; 9 — Анисимов; 10 — Большая Толоконница 11 — Малая Демьениха. В числителе число формаций, в знаменателе число ассоциаций.

Уменьшение видового и фитоценотического разнообразия прослеживается в ряду разнотипных водоёмов: мезо-трофные, мезо-олиготрофные, мезо-дистрофные мелкие, ручьи, солончатые водоёмы, мезо-дистрофные глубокие, дистрофные, пересыхающие. Среди водоёмов разных типов наибольшим синтаксономическим разнообразием выделяются мезотрофные и мезо-олиготрофные озёра. Не намного от них отстают мелкие мезо-дистрофные озёра (табл. 3). В этих водоёмах складываются наиболее благоприятные условия существования для развития растительности. Минимальным синтаксономическим разнообразием характеризуются дистрофные и пересыхающие водоёмы.

Таблица 3. Синтаксономическое разнообразие разных типов водоёмов

Классы формаций	Типы водоёмов							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I	11/11	17/20	5/8	10/17	2/3	2/2	—	5/5
II	4/10	6/9	1/1	2/6	—	1/1	2/2	2/2
III	4/4	8/14	5/7	6/10	3/3	5/6	5/5	5/5
Всего	19/25	31/43	11/16	17/32	5/6	8/9	7/7	12/12

Примечание. I — мезо-олиготрофные; II — мезотрофные; III — мезо-дистрофные глубокие; IV — мезо-дистрофные мелкие; V — дистрофные; VI — солончатые эвтрофные; VII — пересыхающие водоёмы; VIII — ручьи. В числителе число формаций, в знаменателе число ассоциаций

В характере зарастания изученных водных объектов играют роль эндогенные и экзогенные процессы, которые в разных типах водных объектов сочетаются в различной степени. В процессе зарастания солончатых и отдельных участков мезо-олиготрофных водоёмов, русел ручьёв, которые постоянно обновляются, наблюдается преобладание сингенетических процессов над эндоэкогенетическими. Зарастание мезотрофных и мезо-олиготрофных озёр идёт интенсивно. В них хорошо прослеживаются растительные зоны. Здесь ведущую роль играют эндодинамические смены фитоценозов, которые идут в условиях торфонакопления. В мезо-дистрофных глубоких озёрах сукцессионные процессы замедлены. В мезо-дистрофных мелких водоёмах растительные зоны отсутствуют, распределение растительности фрагментарное. В дистрофных водоёмах водная растительность не развита.

Существенную роль в процессах зарастания играют некоторые млекопитающие (ондатра, косвенную — норка) и водоплавающие птицы. Их жизнедеятельность ведёт к понижению видового разнообразия ценозов и исчезновению в ряде озёр сообществ некоторых редких синтаксонов (*Nymphaetum borealis*); деградации растительных сообществ; распространению на территории заповедника видов-пришельцев.

Классификационная схема растительности островных водоёмов и водотоков Кандалакшского залива

Тип растительности. Водная растительность — *Aquiphytosa*.

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

1. Группа формаций макроводорослей — *Aquiphytosa macroalgaceae*. 1. *Формация харовых водорослей* — *Charophyteta*.
2. Группа формаций водных мхов — *Aquiphytosa muscosa*. 2. *Формация сфагнома тонкозаостренного* — *Sphagneta cuspidate*. 3. *Формация варнсторфиевы* — *Warnstorfieta exannulatae*. 4. *Формация скорпидия скорпидионовидного* — *Scorpidieta scorpioidi*. 5. *Формация фонтиналиса противопожарного* — *Fontinalieta antipyreticae*.
3. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды — *Aquiherbosa genuina demersa natans*. 6. *Формация пузырчатки малой* — *Utricularietum minoris*. 7. *Формация пузырчатки обыкновенной* — *Utricularieta vulgaris*. 8. *Формация пузырчатки средней* — *Utricularieta intermedia*.
4. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов — *Aquiherbosa genuina demersa radicans*. 9. *Формация рдеста Берхтольда* — *Potameta berchtoldii*. 10. *Формация рдеста гребенчатого* — *Potameta pectinati*. 11. *Формация рдеста длиннейшего* *Potameta praelongi*. 12. *Формация рдеста пронзенolistного* — *Potameta perfoliati*. 13. *Формация рдеста тонколистного* — *Potameta tenuifolii*. 14. *Формация рдеста тупolistного* — *Potameta obtusifolii*. 15. *Формация рупии коротконожковой* — *Ruppieta brachyri*. 16. *Формация урути очередноцветковой* — *Myriophylleta alterniflori*. 17. *Формация урути сибирской* — *Myriophylleta sibiricum*.
4. Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями — *Aquiherbosa genuina radicans foliis natantibus*. 18. *Формация кубышки желтой* — *Nuphareta luteae*. 19. *Формация кувшинки северной* — *Nymphaeta borealis*. 20. *Формация кувшинки Сундвика* — *Nymphaeta sundvikii*. 21. *Формация рдеста альпийского* — *Potameta alpini*. 22. *Формация рдеста плавающего* — *Potameta natantis*.
5. Группа формаций гидрофитов свободно плавающих на поверхности воды — *Aquiherbosa genuine natans*. 23. *Формация ряски малой* — *Lemnieta minoris*.
- Б. Группа классов. Прибрежно-водная растительность — *Aquiherbosa genuine vadosa*.
- II. Класс формаций. Воздушно-водная (гелофитная) растительность — *Aquiherbosa helophyta*.
6. Группа формаций низкотравных гелофитов — *Aquiherbosa helophyta humilis*.
24. *Формация ежеголовника всплывшего* — *Sparganieta emersi*. 25. *Формация ежеголовника малого* — *Sparganieta minimi*. 26. *Формация ежеголовника малоплодного* — *Sparganieta oligocarpi*. 27. *Формация ежеголовника северного* — *Sparganieta hyperborei*. 28. *Формация ежеголовника узколистного* — *Sparganieta angustifolii*. 29. *Формация хвоща приречного* — *Equiseteta fluvialis*. 30. *Формация частухи подорожниковой* — *Alismateta plantago-aquaticae*.
7. Группа формаций высокотравных гелофитов — *Aquiherbosa helophyta procera*. 31. *Формация камыша озёрного* — *Scirpeta lacustris*. 32. *Формация тростника южного* — *Phragmiteta australis*.
- III. Класс формаций. Гигрогелофитная растительность — *Aquiherbosa hygrophelophyta*.
33. *Формация вахты трёхлистной* — *Menyantheta trifoliatae*. 34. *Формация кизляка кистецветного* — *Naumburgieta thyrsoflorae*. 35. *Формация клубнекамыша морского* — *Bolboschoeneta maritimi*. 36. *Формация осоки вздутой* — *Caricetum rostratae*. 37. *Формация осоки водяной* — *Cariceta aquatilis*. 38. *Формация осоки волосистоплодной* — *Cariceta lasiocarpi*. 39. *Формация осоки острой* — *Caricetum acutae*. 40. *Формация осоки пузырчатой* — *Caricetum vesicariae*. 41. *Формация осоки топяной* — *Cariceta limosae*. 42. *Формация сабельника болотного* — *Comareta palustre*. 43. *Формация ситняка одночешуйного* — *Eleocharieta uniglumis*. 44. *Формация хвостника обыкновенного* — *Hippurideta vulgaris*. 45. *Формация хвостника четырёхлистного* — *Hippurideta tetraphyllae*.

Список литературы

- Панченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМПМУБиНТ, 2001. 214 с.
- Панченков В. Г. Доминантно-детерминантная классификация водной растительности // Гидробиотика: методология, методы. Матер. Школы по гидробиотике (п. Борок, 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003а. С. 126—131.
- Хренова Н. Г., Панарин А. Е. Обзор флоры и растительности основных типов водоёмов в Кандалакшском заповеднике // Труды Беломорской биологической станции: [том VIII]; Матер. VI Междун. конф. 10 августа 2001 г.: Сборник статей. М.: Русский ун-т, 2002. С. 211—220.

ХАРАКТЕР ЗАРАСТАНИЯ ОЗ. НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В. Г. Папченков¹, И. Е. Ремизов²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: papch@mail.ru

² Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова
150057 г. Ярославль, пр-д Матросова, 9, биологический ф-т. E-mail: remizov_v@mail.ru

Как показали материалы картирования растительного покрова озера (см. рис.), наиболее зарастающей является южная его часть. Здесь господствуют сообщества рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.), занимающие около 80% площади, покрытой воздушно-водными растениями, примерно 15% площадей занимает тростник (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), около 5% в сумме — манник большой (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.), камыш озёрный (*Scirpus lacustris* L.), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.), хвощ приречный (*Equisetum fluviatile* L.) и другие низкотравные гелофиты. Вполовину меньше, по отношению к гелофитам, площади, занятые гидрофитами. Около 18% их приходится на долю сообществ кубышки жёлтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith), образующие обширные, высокопродуктивные заросли при впадении в озеро р. Сары и по обе стороны от мыса, образованного наносами реки (см. рис.).

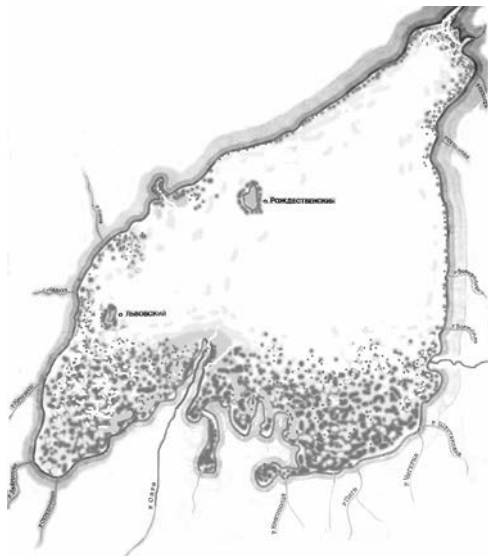


Рис. Картограмма зарастания оз. Неро в 2004 г. Тёмно-серый цвет — гелофиты, серый — гидрофиты с плавающими листьями, светло-серый — погруженные гидрофиты

Примерно 80% сообществ гидрофитов образуют погруженные растения с явным преобладанием зарослей рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.) и урути мутовчатой (*Myriophyllum verticillatum* L.). Около 2% площадей занимают сообщества, сформированные ряской маленькой (*Lemna minor* L.), многокоренником обыкновенным (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.) и водокрасом обыкновенным (*Hydrocharis morsus-ranae* L.). Здесь заметную роль в зарастании занимают также *Lemna trisulca* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Elodea canadensis* Michx., *Potamogeton lucens* L., *P. compressus* L., *P. natans* L., *Nymphaea candida* J. Presl. Их дополняют разнообразные гидрофиты и гидрогелофиты, обильные на распространённых в этих местах сплавинах. Среди последних особенно обильны вех

ядовитый (*Cicuta virosa* L.), щавель прибрежный (*Rumex hydrolapathum* Huds.), а также рогоз широколистный (*Typha latifolia* L.).

Все эти растения в том или другом количестве встречаются и в других частях озера. Но обращает на себя внимание высокое обилие в северной части водоёма горца земноводного, образующего обширные чистые заросли, и сообществ хвоща приречного. Широкое распространение вдоль западного берега водяного риса широколистного (*Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf), клубнекамышья широкоплодного (*Bolboschoenus laticarpus* Marhold et al.) и клубнекамышья Кожевникова (*B. koshevnikowii* (Litv.) A. E. Kozhevnikov).

В целом сообществами высших водных растений занято около 14,8 км² акватории озера (см. табл.). Из них 8,46 км² занимают сообщества прибрежно-водных растений, 0,96 км² приходится на долю сообщества растений с плавающими листьями и 5,38 км² — на долю сообществ погруженных растений. Степень зарастания озера в пределах 25,6—27,2%. Первая величина получится, если брать, площадь акватории озера, согласно последним данным (Бикбулатов и др., 2003), равной 57,7 км², вторая — при условии расчётов, исходящих из площади 54,4 км², которая принята в «Гидрологических ежегодниках». При этом примерно на 15% акватория озера занята прибрежно-водными растениями, на 1,7% — растениями с плавающими листьями и на 9% погруженными в воду видами. Следует отметить, что по нашим данным 2002—2003 г. распространение погруженных растений на озере было заметно меньшим, что особенно хорошо видно по характеру зарастания центральной части водоёма — в этом, 2004 г. пятен зарослей рдеста пронзеннолистного стало в 3—5 раз больше, чем в предыдущие годы. Вполне возможно, что это начало нового цикла интенсивного зарастания озера, которое уже неоднократно наблюдалось прежде (Довбня, 1991).

Таблица. Занимаемые площади и продуктивность сообществ макрофитов на оз. Неро в 2004 г.

Формации, группы и классы формаций	Площадь	Абсолютно сухая надземная биомасса		Чистая первичная продукция	
	км ²	г/м ²	т	коэффициент	т * год
<i>Ceratophylleta demersi</i>	0,62	0,29	179,8	2,5	449,5
Группа I, всего:	0,62		179,8		449,5
<i>Batrachietta trichophylli</i>	0,01	0,42	4,2	2,5	10,5
<i>Elodeeta canadensis</i>	0,48	0,49	235,2	2,5	588
<i>Myriophylleta verticillati</i>	1,60	0,43	688	2,5	1720
<i>Potameta perfoliati</i>	2,62	0,58	1519,6	2,5	3799
<i>Stratioteta aloides</i>	0,06	0,40	24	2,5	60
Группа II, всего:	4,76		2471,0		6177,5
<i>Nuphareta luteae</i>	0,80	0,75	600	2,5	1500
<i>Nymphaeta candidae</i>	0,01	0,72	7,2	2,5	18
<i>Persicarieta amphibii</i>	0,05	0,22	11	2,5	27,5
<i>Potameta natantis</i>	0,02	0,25	5	2,5	12,5
Группа III (в целом), всего:	0,88		623,2		1558
Группа IV (в целом), всего:	0,08	0,14	11,2		28,0
Гидрофитная растительность, всего:	6,34		3285,2		8213,0
<i>Butometa umbellati</i>	0,02	0,53	10,6	2,3	24,38
<i>Equiseteta fluviatilis</i>	0,03	0,42	12,6	2,3	28,98
<i>Sagittarieta sagittifoliae</i>	0,003	0,20	0,6	2,3	1,38
<i>Sparganieta erecti</i>	0,01	0,69	6,9	2,3	15,87
Группа V всего:	0,06		30,7		70,61
<i>Glycerieta maximae</i>	0,01	1,16	11,6	2,0	23,2
<i>Phragmiteta australis</i>	3,21	1,32	4237,2	1,2	5084,6
<i>Scirpeta lacustris</i>	0,03	0,70	21,0	1,2	25,2
<i>Typheta angustifoliae</i>	5,07	0,95	4816,5	1,1	5298,2
<i>Zizanieta latifoliae</i>	0,01	1,20	12,0	1,2	14,4
Группа VI всего:	8,33		9098,3		10445,6
Гелофитная растительность, всего:	8,39		9129,0		10516,2
<i>Bolboschoeneta maritimi</i>	0,02	0,50	10,0	2,0	20
<i>Bolboschoeneta koshevnikovii</i>	0,01	0,48	4,8	2,0	9,6
<i>Eleocharieta palustri</i>	0,01	0,13	1,3	2,0	2,6
<i>Cariceta acutae</i>	0,03	0,46	13,8	2,0	27,6
Гигрогелофитная растительность, всего:	0,07		29,9		59,8
Прибрежно-водная растительность, всего:	8,46		9158,9		10576,0
Водная растительность, всего:	14,80		12444,1		18789,0

Примечание. Группа I — гидрофиты, свободно плавающие в толще воды; группа II — погруженные укореняющиеся гидрофиты; группа III — укореняющиеся гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями; группа IV — гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды; V — низкотравные гелофиты, VI — высокотравные гелофиты.

Подсчёт запасов биомассы и чистой продукции макрофитов показал, что запасы абсолютно сухой надземной биомассы высших растений в озере равны 12,4 тыс. т при чистой годовой продукции 18,9 тыс. т. Основными продуцентами являются сообщества гелофитов, чистая надземная годовая продукция которых составляет 56,0% от продукции всех макрофитов при 43,7% продукции сообществ гидрофитов и 0,3% продукции гигрогелофитов. Среди формаций в этом плане выделяются сообщества рогоза узколистного — 28,2%, тростника южного — 27,1%, рдеста пронзённолистного — 20,2%, урути мутовчатой — 9,2% и кубышки жёлтой — 8,0%. Сопоставляя полученные данные с материалами И. В. Довбни (1995), которой по материалам картирования 1989 г. были также подсчитаны площади, занимаемые основными доминантами фитоценозов, запасы их биомассы и чистая годовая продукция, можно отметить следующие изменения, произошедшие за 15 лет. Общая площадь зарастания возросла с 11,2 до 14,8 км². Однако при этом площади, занятые рядом основных продуцентов стали меньше. Так, с 5,53 до 5,07 км² сократилась площадь сообществ рогоза узколистного, с 2,75 до 2,62 км² — рдеста пронзённолистного, с 1,39 до 0,80 км² — кубышки. В тоже время площади, занятые тростником увеличилась с 1,33 до 3,21 км², урути — с 0,01 до 1,6 км², роголистника — с 0,02 до 0,62 км². Соответственно возросли и запасы биомассы и годовая продукция макрофитов: первая с 8,7 до 12,4 тыс. т, вторая — с 10,5 до 18,8 тыс. т. Усиление позиций тростника, урути и роголистника свидетельствует об активном развитии болотообразовательного процесса на мелководьях озера, который особенно ярко проявляется в южной и восточной части водоёма.

Список литературы

Бикбулатов Э. С., Бикбулатова Е. М., Литвинов А. С., Поддубный С. А. Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. 192 с.

Довбня И. В. Высшая водная растительность оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Ч. 1. Рыбинск, 1991. С. 62—73.

Довбня И. В. Продукция гидрофильной растительности озера Неро // Информ. бюл. ИБВВ РАН. 1995. № 98. С. 13—16.

ОСОБЕННОСТИ ЗАРАСТАНИЯ СТАРИЦ РЕКИ СУРЫ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЭВОЛЮЦИИ ВОДОЁМОВ

Е. А. Петрова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. E-mail: elena-a-petrova@mail.ru

В сурской пойме располагаются многочисленные озёра-старицы, особенно на участке ниже течения реки, где проводились наши исследования в период с 2000 по 2004 гг. В данной работе по характеристике стадий эволюции сурских стариц мы придерживаемся схемы развития пойменных водоёмов, разработанной Е. В. Печенюк (2001).

Инициальная стадия. Характерной особенностью русла р. Суры является крайне слабое развитие высшей водной растительности по всей протяжённости реки. Причинами являются высокая мутность воды, подвижность грунтов вследствие их постоянной эрозии как у берегов, так и на стрежне под влиянием больших скоростей течения (Душин и др., 1983). На р. Суре нами изредка отмечались у берега небольшие куртины *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Carex acuta* L. Небольшой участок р. Суры у г. Пензы был обследован И. И. Спрыгиным (Пензенская правда, 1993). Он отмечал, что растения в прибрежной части встречаются отдельными небольшими моновидовыми зарослями, чаще других попадаются куртинки *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris* L., *Equisetum fluviatile* L. В местах со слабым течением и среди зарослей прибрежных ив И. И. Спрыгиным были отмечены небольшие пятна *Nuphar lutea* (L.) Smith и скопления *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Таким образом, растительность в русле р. Суры в виде небольших отдельных куртин приурочена к затишным и мелководным участкам. После создания Чебоксарского водохранилища устьевой участок р. Суры оказался в зоне подпора, в связи с чем замедлилась скорость течения реки и усилилось зарастание русла.

Стадия придаточных водоёмов. Был исследован рукав р. Суры (Алатырский район Чувашской Республики — ЧР), образование которого относится, исходя из сравнения картографического материала, к 60—70 гг. прошлого столетия. В этом водоёме отмечены поясные заросли *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton pectinatus* L., вдоль обоих берегов, но особенно начало формирования поясов прослеживается вдоль пологого берега. М. В. Марков и др. (1955 : 150) для волжских и камских пойменных водоёмов отмечают «... при зарастании озёр-стариц в прибрежной зоне в первую очередь появляется сусак и стрелолист... Из группировок водной зоны в первую очередь приходит кувшинко-кубышковая ассоциация». Следует отметить, что на изученном нами водоёме растительность представлена лишь моновидовыми ценозами. И. И. Спрыгин, исследовавший затон р. Суры Белый омут (окрестности г. Пензы), также отмечает обилие *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida* J. Presl., *Ceratophyllum demersum*. Т.о. для данной стадии развития стариц р. Суры характерно начало образования моновидовых поясов растительности вдоль берегов, преимущественно вдоль пологих.

Стадия молодости пойменного водоёма. Для р. Суры большинство озёр левобережной поймы находятся на эволюционной стадии молодости, по сравнению с озёрами древней правобережной поймы. Нами исследовано оз. Старая Сура (Пореций р-н ЧР, левобережная пойма). Исходя из косвенных доказательств, приведённых в работе И. М. Вавилова (2003) возраст этой старицы не превышает 400 лет (возможно и меньше). Близкое расположение с рекой, связь с нею протоками, размеры (более 10 га), небольшой слой ила и подстилающие его песчаные грунты, а также своеобразный характер растительности — всё это указывает на стадию молодости. На мелководьях озера сформирован пояс высокотравных гелофитов, представленный в основном сообществами *Glyceria maxima* (C. Hartm) Holmb., *Typha latifolia* L., *T. angustifolia* L. Вдоль полого берега почти до середины акватории располагаются многочисленные обширные поля кубышковых, кувшинковых сообществ. Погруженные укореняющиеся гидрофиты (*Potamogeton compressus* L., *P. pectinatus* L., *Elodea canadensis* Michx.) располагаются мозаично небольшими пятнами, изредка поясами, вдоль берега до зарослей кувшинок и кубышек. В своей работе В. Г. Папченков (2001) указывает, что в

средних и крупных по размерам старицах долго сохраняется речной порядок расположения фитоценозов, когда кубышковыи сообщества идут вслед за полями погруженных укореняющихся гидрофитов, что на наш взгляд имеет место на оз. Старая Сура. К тому же для этой старицы отличительным является наличие сообществ *Potamogeton compressus* L. и *P. pectinatus*, с преобладанием последнего, которые по мнению В. Г. Папченкова (2001) характерны для речных систем и являются переходными. Для озера наиболее характерны моновидовые сообщества макрофитов, но также изредка отмечаются и сложные ценозы. Т.о. на старицах эволюционной стадии молодости растительные сообщества усложняются, макрофиты «продвигаются» к центру акватории и «расселяются» на доступных по глубинам участкам.

Стадия зрелости пойменного водоёма. В. Г. Папченков (2001) подмечает, что в зрелом состоянии крупные старицы рек имеют классический озёрный порядок расположения фитоценозов, для средних же стариц рек на этой стадии характерно сочетание речной и озёрной растительности. На стадии зрелости, на наш взгляд, находятся оз. Чонграш (Порецкий район ЧР) и оз. Кулюкары (Алатырский район ЧР). Это средние по размерам сурские старицы, площадью около 13 га каждая. На оз. Чограш прослеживаются отчётливые пояса высокотравных, низкотравных гелофитов, пояс укореняющихся растений с плавающими на воде листьями, пояс погруженных гидрофитов (включает 10 видов). На оз. Чонргаш отмечено 8 видов из р. *Potamogeton* (Гафурова, 2002), озеро отличается высоким разнообразием флоры макрофитов. На оз. Кулюкары сообщества погруженных гидрофитов следуют за кубышковыми сообществами, т.е. озеро, согласно В. Г. Папченкову (2001), имеет озёрный профиль. На мелководьях отмечается высокое разнообразие флоры, сложные, многовидовые сообщества макрофитов. Т.о. для сурских стариц на стадии зрелости характерно зональное зарастание акватории с чётким прослеживанием поясов растительности, высокое разнообразие флоры, сложность и насыщенность видами фитоценозов, а также зарастание отрогов и концевых мелководных участков.

Стадия старения пойменных водоёмов. Относительно быстрый или медленный переход на данную стадию зависит от комплекса факторов: возраста размеров старицы, места положения на пойме, интенсивности воздействия паводковых вод (Папченков, 2001), глубины, грунтов, проточности. На наш взгляд, немаловажен факт проникновения и расселения в старице вида *Stratiotes aloides* L. Как показали наши исследования на сурских водоёмах этот вид играет первостепенную роль в заболачивании стариц, их старении и исчезновении, и практически не имеет конкурентов. Этот вид образует доминирующее на большей части акватории сообщество, угнетая и подавляя существующие раннее фитоценозы других макрофитов и «стирая» пояса растительности, что наблюдается при мониторинге сурских стариц. Телорез формирует ценозы как вдоль берегов, так и в отрогах, постепенно увеличивая площадь зарослей и захватывая акваторию. Вид продуцирует большую биомассу — в среднем 4,6 кг/м² (Папченков, 2001), способствуя обмелению и полному заболачиванию. Наглядным примером могут быть озёра-старицы Алатырского района ЧР: Чёрное, Вшивое, Скобочки, Кривое, Башатеры. В отдельных старичных водоёмах Алатырского района ЧР активно участвуют в зарастании *Equisetum fluviatile* (Старая Старица, Княжий Затон), *Glyceria maxima* (Узенькое, Виргилей), рясковые (Лиса, Чебак). Для заросших озёр (Молебное, Малое Ковырлово — Порецкий район ЧР), находящихся у края правобережной поймы и имеющих древний возраст, отмечается наличие торфяников, заросших ольхой чёрной, по берегам (Гафурова, 2002).

Стадия отмирания пойменного водоёма. Как указывает Е. В. Печенюк (2001) водоёмы на данной стадии переходят в заболоченную низину или замещаются руслом реки. В первом случае, на бывших сурских старицах отмечается обилие ивовых зарослей, среди которых на открытых участках обычны *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim, *Symphytum officinale* L., *Iris pseudacorus* L., *Carex vulpina* L. Подобная картина описывается М. М. Гафуровой (2002) для болота Безымянного (Порецкий р-он ЧР), бывшем ранее, на наш взгляд, сурской старицей. Замещение руслом и спуск воды в реку угрожает памятнику природы оз. Инерке (Мордовская Республика) из-за вновь приблизившегося до 65 м русла р. Суры. Растительность в этом случае подвергнется полному разрушению быстрым потоком реки.

Необходимо отметить обратимость эволюционных стадий старичных водоёмов. Так сильные половодья на реке способствуют очищению и «омоложению» стариц. Жители окрестностей сурской поймы отмечают силы весеннего разлива и интенсивное зарастание стариц за последние десятилетия. Наблюдения А. И. Душина и др. (1983), а также тот факт, что современная Сура существует около 40—50 тысяч лет — предельный возраст рек, имеющих в основе происхождения ледниковые воды, указывают на то, что Сура стареет (Душин и др., 1983).

Таким образом, прогнозируя дальнейшее состояние поймы, можно отметить усиление в будущем интенсивности процессов зарастания и заболачивания стариц.

Список литературы

- Вавилов И. М. Из далёкого прошлого Поречья (Исторические очерки). Шумерля: РГУП «Шумерлинский издательский дом», 2003. 218 с.
- Гафурова М. М. Общая характеристика особоохраняемых природных территорий Поречского района и их роль в сохранении природного разнообразия // Природа Поречья. Чебоксары: Изд-во ЧГПУ, 2002. С. 26—38.
- Душин А. И., Бузакова А. М., Каменев А. Г. Фауна р. Суры. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1983. 83 с.
- Марков М. В., Беляева В., Попова Н. К. Растительность водоёмов пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Уч. зап. КГУ. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 25—42.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Печенюк Е. В. Закономерности развития высшей водной флоры и растительности пойменных озёр Хопёрского государственного заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2001. 22 с.
- Спрыгин И. И. Растительность рек и озёр (Пензенского края) // Из истории области (Очерки краеведов). Вып. IV. Пенза: Пензенская правда, 1993. С. 25—42.

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗЁР-СТАРИЦ РЕКИ СУРЫ

Е. А. Петрова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. E-mail: elena-a-petrova@mail.ru

Нами исследовано 47 сурских стариц в пределах Чувашской Республики. Согласно А. И. Душину и др. (1983), считающих, что после впадения правобережного притока — р. Барыш, начинается нижний участок Суры, исследованная группа озёр располагается в пойме нижнего течения реки, или в Нижнем Присурье.

На изученных 47 озёрах-старицах р. Суры отмечено 98 видов макрофитов из 65 родов и 35 семейств. На долю цветковых растений приходится 93 вида (95%), 60 родов (92%), 31 семейство (89%). Пятью ведущими семействами являются *Cyperaceae*, *Poaceae* — содержащие по 10 видов, *Potamogetonaceae* — 9 видов, *Polygonaceae* — 7 видов и *Lemnaceae* — 5 видов. В работе В. И. Матвеева (1990), посвящённой изучению водоёмов долины Средней Волги, также отмечается лидирующее по количеству видов положение семейств *Cyperaceae* и *Potamogetonaceae*. Эти же два семейства и *Poaceae*, согласно В. Г. Папченкову (2001), возглавляют список ведущих семейств во флоре стариц Среднего Поволжья в целом. Ведущая позиция *Potamogetonaceae* указывается Е. В. Печенюк (2001) для высшей водной флоры пойменных озёр р. Хопёр. Наиболее часто на сурских старицах встречаются представители семейств *Hydrocharitaceae* (*Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*) и *Lemnaceae* (*Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza*).

Родовой спектр на озёрах сурской поймы возглавляет род *Potamogeton* (9 видов), далее идут *Carex* (5 видов), *Persicaria* (5 видов), *Lemna* и *Juncus* (по 4 вида). По В. Г. Папченкову (2001), первую позицию род *Potamogeton* занимает и во флоре старичных водоёмов Среднего Поволжья, но при этом на старицах Присурского природного района имеет место лидирование рода *Carex*.

Выделение по экотипам проведено согласно классификации В. Г. Папченкова (2001). К экотипу «гидрофиты, или настоящие водные растения» относятся 29 видов макрофитов, или примерно 30% всех отмеченных видов, причём наиболее многочисленна (14 видов, или 48%) экогруппа погруженных укореняющихся гидрофитов. Преобладание в экологическом отношении погруженных видов отмечается и Е. В. Печенюк (2001), для пойменных озёр р. Хопёр. По классам встречаемости соотношение среди гидрофитов более или менее одинаковое. Наиболее обычны на сурских старицах следующие представители гидрофитов: *Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Elodea canadensis*, *Stratiotes aloides*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrrhiza*, *Potamogeton lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*. Все они занимают большие площади акватории.

Среди 9 представителей экотипа «гелофиты, или воздушно-водные растения», отмеченных для изученных стариц (9% от общего числа видов), наиболее часто встречаются *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia* и *Glyceria maxima*. Экотипу «гигрогелофиты» принадлежит 20 видов (20% от общего числа видов), большая часть из которых (17 видов) относится к классам встречаемости очень редко, редко, изредка. Лишь виды *Rumex hydrolapathum* и *Carex acuta* на исследованных водоёмах отмечаются часто.

Наиболее многочисленным экотипом на сурских старицах являются «гигрофиты» — 38 видов (39% от общего числа видов). В работе В. Г. Папченкова (2001), также подчёркивается, что наибольшим разнообразием на водоёмах и водотоках Среднего Поволжья в целом, и на водоёмах Присурского природного района выделяются гигрофиты. Большая часть представителей этого экотипа на сурских старицах (37 видов) представлена классами встречаемости: *очень редко*, *редко*, *изредка*. Лишь *Phalaroides arundinacea* — обычный вид для озёр р. Суры. К экотипу «гигромезофиты» относятся 2 вида (2% от общего числа видов) из отмеченных макрофитов.

Отмеченные для стариц р. Суры 98 видов макрофитов по классам встречаемости распределяются следующим образом: 1) *очень редко* — 31 вид; 2) *редко* — 22 вида; 3) *изредка* — 28 видов; 4) *часто* — 6 видов; 5) *очень часто (обычно)* — 10 видов. На изученных озёрах-старицах р. Суры отмечено восемь видов из Красной Книги Чувашской Республики (2001): *Beckmannia eruciformis*, *Iris pseudacorus*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton praelongus*, *P. pectinatus*, *Salvinia natans*, *Senecio tataricus*, *Trapa natans* и редкий вид, рекомендованный в Красную Книгу Чувашии, *Caulinia minor*. Причём, *Potamogeton praelongus*, *Salvinia natans*, *Senecio tataricus*, *Trapa natans* в Чувашии произрастают только в сурской пойме (Гафурова, 2003; Красная Книга, 2001; Петрова, 2004).

Таким образом, на наш взгляд, озёра-старицы р. Суры играют очень важную роль в сохранении биоразнообразия флоры сурского бассейна.

В выделении ассоциаций макрофитов мы придерживаемся доминантно-детерминантной системы синтаксонов, разработанной В. Г. Папченковым (2001). Растительность озёр-стариц реки Суры описывается 93 ассоциациями, относящимися к 42 формациям.

Класс формаций «Настоящая водная растительность» наиболее разнообразен и насчитывает 59 ассоциаций, которые относятся к 22 формациям, т.е. на одну формацию в среднем приходится 2,6 ассоциаций. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов заметно отличается разнообразием синтаксонов и насчитывается 24 ассоциации из 10 формаций. Формация *Nupharetta lutea* самая разнообразная, что подчёркивается и для водоёмов среднего Поволжья В. Г. Папченковым (2001), и включает 13 ассоциаций.

Далее в порядке убывания синтаксонов следует класс формаций «Воздушно-водная растительность», насчитывающий 20 ассоциаций из 9 формаций (2,2 ассоциации на формацию). По 3 ассоциации приходится на формации *Glycerieta maxima* и *Typheta angustifolia*.

Класс формаций «Гигрогеловитная растительность» менее разнообразен и включает 11 ассоциаций из 8 формаций (1,3 ассоциации на формацию).

Класс формаций «Гигрофитная растительность» наиболее беден синтаксонами: 3 ассоциации из 3 формаций (1 ассоциация на формацию).

Лидирование настоящей водной растительности по числу ассоциаций и формаций вполне закономерно для водных экосистем, и имеет место на сурских старицах. Большая часть старичных водоёмов р. Суры располагается среди лесных участков поймы и имеет облесенные берега, поэтому заметное разнообразие сообществ геловитной растительности отмечается лишь в прибрежной части на открытых, с примыкающими пойменными лунами, старицах.

Список литературы

Гафурова М. М. Об уровне нарушенности экосистем и ботанико-географическом районировании Чувашии // Муниципальные и региональные аспекты экологической безопасности как основы устойчивого развития: Матер. республ. науч.-практ. конф. (Новочебоксарск, 10 декабря 2003 г.). Чебоксары: Клио, 2004. С. 79—88.

Душин А. И., Бузакова А. М., Каменев А. Г. Фауна реки Суры. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1983. 83 с.

Красная книга Чувашской Республики. Том 1. Часть 1. Редкие и исчезающие растения и грибы. Автор-составитель А. В. Димитриев. Чебоксары: РГУП ИПК «Чувашия», 2001. 275 с.

Матвеев В. И. Динамика растительности водоёмов бассейна Средней Волги. Куйбышев: Куйбышев. кн. изд-во, 1990. 192 с.

Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.

Петрова Е. А. *Trapa natans* L. s.l. в охранной зоне государственного природного заповедника «Присурский» // Матер. научных чтений памяти проф. В. В. Станчинского. Смоленск: Изд-во Смоленского гос. пед. ун-та, 2004. С. 461—465.

Печенюк Е. В. Закономерности развития высшей водной флоры и растительности пойменных озёр Хопёрского государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 2001. 22 с.

ФЛОРА ОЗЁР СИМКИНСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА БОЛЬШЕБЕРЕЗНИКОВСКОГО РАЙОНА РЕСПУБЛИКИ МОРДОВИЯ

Е. А. Петрова¹, Е. В. Варгот², Т. Б. Силаева²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: elena-a-petrova@mail.ru

² Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарёва, каф. ботаники и физиологии растений
430000 Республика Мордовия, г. Саранск, ул. Большевитская, 68—8. E-mail: biotech@moris.ru

Республика Мордовия расположена в юго-западной периферии бассейна р. Волги на междуречье Мокши и Суры. Для её рек характерно сравнительно медленное течение и меандрирование, чем обусловлено большое количество озёр-старич в поймах этих рек (Ямашкин, 1998). Всего в Мордовии насчитывается около тысячи озёр, и они недостаточно изучены во флористическом отношении.

Большеберезниковский р-он находится в юго-восточной части Республики Мордовия, в северо-западной части Приволжской возвышенности, именуемой Алатырским валом. Гидрографическая сеть Большеберезниковского района в основном представлена р. Сурой и её притоками. Ширина Суры 35 м, местами 80—160 м, глубина — 0,3—5 м, дно песчаное. Скорость течения колеблется от 0,3 до 1 м/с. Питание смешанное с преобладанием снегового (География..., 1983).

Исследование маркерных природных объектов имеет фундаментальное значение. Способность водных макрофитов накапливать различные поллютанты делают возможным использование их для долговременной индикации, поэтому необходима организация многолетних наблюдений за растительными сообществами водоёмов (Распопов, 1992). Кроме того, изучение флоры и растительности водоёмов позволяет судить о возникновении и историческом развитии этой группы растений, а также предполагает возможные тенденции в их дальнейшем развитии (Щербаков, 1999). Одними из таких маркерных объектов являются старицы р. Суры, находящиеся в Симкинском лесничестве в районе биологической станции Мордовского государственного университета им. Н. П. Огарёва. Она располагается в восточной части Большеберезниковского р-на Республики Мордовия, к югу от с. Симкино, в долине р. Суры в её среднем течении (Тихомиров, Силаева, 1990). Водная флора и растительность Симкинского лесничества специально изучалась в начале 90-х годов XX века, но данные этих исследований не сохранились. Имеются лишь сведения о флоре водоёмов во флористических списках Мордовского Присурья и окрестностей биостанции Мордовского университета.

Объектами наших исследований стали расположенные в этом районе озёра Симкинское лесничества. Исследование водной и прибрежно-водной флоры и растительности проводилось в период с 28 июня по 24 июля 2004 г. традиционным маршрутным методом. При составлении списка водных растений были использованы материалы исследований окрестностей биостанции МГУ им. Н. П. Огарёва, «Конспект флоры Мордовского Присурья» (Тихомиров, Силаева, 1990), список растений Мордовии, гербарные сборы, хранящиеся в гербарии Мордовского государственного университета (GMU), собственные наблюдения.

При изучении водных растений мы использовали подход А. В. Щербакова и В. Н. Тихомирова, то есть учитывались виды «водного ядра» (Щербаков, Тихомиров, 1994). В результате изучения флоры в составе «водного ядра» пойменных озёр Симкинское лесничества было выявлено 125 видов высших сосудистых растений, относящихся к 64 родам и 53 семействам. В оз. Тростное был найден единственный экземпляр мха *Riccia fluitans*. Отдел *Equisetophyta* представляет 1,6% флоры, *Pteridophyta* — 1,6%, *Magnoliophyta* — 96,8%. В том числе 50,8% приходится на класс *Liliopsida* и 49,2% — на класс *Magnoliopsida*. Значительное участие однодольных во флоре является особенностью гидрофильной флоры.

На долю шести ведущих по видовому разнообразию семейств приходится 70 видов, что составляет 46,8% общего состава флоры гидрофитов. Это такие семейства как *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Potamogetonaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae* и *Juncaceae* (17, 11, 9, 8, 7 и 6 видов соответственно). Семейства *Lemnaceae*, *Labiatae* и *Scrophulariaceae* содержат по 4 вида; *Sparganiaceae*, *Alismataceae*, *Hydrocharitaceae*, *Cruciferae*, *Callitrichaceae*, *Lytracae*, *Umbelliferae*, *Primulaceae* и *Compositae* — по 3 вида; *Equisetaceae*, *Typhaceae*, *Nymphaeaceae*, *Haloragaceae*, *Boraginaceae*, *Lentibulariaceae* и *Rubiaceae* — по 2 вида. В остальных 12 семействах отмечено по 1 виду растений.

По числу родов лидируют сем. *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Hydrocharitaceae* (9, 4 и 3 рода соответственно). 11 семейств представлены 2 родами, а остальные включают по одному роду. Наи-

большим видовым богатством отличаются *Potamogeton*, *Carex*, *Ranunculus* и *Juncus* (9, 8, 7 и 6 видов соответственно). Роды *Scirpus*, *Eleocharis*, *Rumex* и *Polygonum* содержат по 4 вида; *Sparganium*, *Callitriche*, *Lemna* — по 3 вида. 15 родов включают по 2 вида, а остальные — по одному.

По степени приспособленности к условиям жизни в водной среде растения изучаемой флоры принадлежат к 4 экологическим группам (экотипам): I — гидрофиты (31 вид), II — гелофиты (15), III — гигрогелофиты (32), IV — гигрофиты (46 видов).

Согласно классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова, среди водных растений преобладают поликарпические длиннокорневищные травы (46 видов, или 36,4%), поликарпические кистекорневые травы (22 вида; 17,7%), монокарпические однолетние травы (18 видов; 14,5%). К поликарпическим надземностолонным травам относится 10 видов, поликарпическим короткокорневищным травам — 9, поликарпическим рыхлокустовым травам — 8, поликарпическим ползучим травам — 6, поликарпическим стержнекорневым травам — 3 вида. По одному виду приходится на поликарпические подземностолонные травы, лиановидные кустарники и монокарпические многолетние и двулетние травы. Заметим, что среди водных растений совсем нет деревьев и кустарников.

Согласно классификации жизненных форм по В. Н. Голубеву во флоре озёр Симкинского лесничества несомненно преобладают многолетние травянистые поликарпики (105 видов). Здесь также обитают 10 видов яровых однолетников, 3 вида однолетников, 3 вида озимых однолетников, 2 вида полукустарников и один вид дву- или многолетних травянистых поликарпиков. Из жизненных форм по К. Раункиеру преобладают гемикриптофиты, гелофиты и терофиты (59, 33 и 17 видов соответственно). Далее следуют геофиты (14 видов). Совсем малочисленны нанофанерофиты (1 вид) и травянистые хамефиты (1 вид). Из 125 видов водной флоры, в основном в непроточных озёрах, встречается 2 насекомоядных вида (*Utricularia minor* и *Utricularia vulgaris*), остальные растения являются автотрофами.

Отмечено преобладание видов с голарктическим (44 вида; 34,7%), евразийским (28 видов; 22,5%) и плейстоценовым (18 видов; 14,5%) ареалами, что ещё раз подчёркивает такую особенность водных видов, как обширные ареалы. По принадлежности к широтной географической группе преобладают плейстоценовые виды (63 вида; 50,4%) и бореальные виды (54 вида; 43,2%). На бореально-неморальные, степные и гипоарктобореальные виды, вместе взятые, приходится лишь 6,4%.

Из эколого-фитоценологических групп преобладают, конечно же, водные и прибрежно-водные растения (59 видов; 47,2%). Гораздо менее многочисленны лугово-болотные (15 видов; 12%), водно-болотные (12 видов; 9,6%), болотные (11 видов; 8,8%), сорные и сорно-луговые (по 8 видов; по 6,4%), лесно-болотные (6 видов; 4,8%), лесные (2 вида; 1,6%), лесно-луговые, луговые и прибрежно-аллювиальные растения (по 1 виду; по 0,8%).

Водные растения используются в хозяйственной деятельности человека. В изученной флоре насчитывается 22 вида кормовых растений, 17 видов лекарственных и 3 вида пищевых растений. К медоносным растениям можно отнести 19 видов, 2 вида имеют красильные свойства. В декоративном отношении могут быть использованы 15 видов. Дубильными свойствами обладают 4 вида, к группе технических растений относят 2 вида. Крахмалоносными являются 6 растений. Столько же видов могут быть применены в качестве удобрений при их массовом скоплении в озёрах. 1 растение используется как поделочное. Являются ядовитыми для животных и для человека 10 видов.

Среди водных растений есть редкие виды. В Красную книгу Республики Мордовия (Красная книга..., 2003) включены и растения изучаемой нами группы, всего их 5: *Salvinia natans*, *Ranunculus polyphyllus*, *R. trichophyllus*, *Elatine hydropiper*, *Senecio tataricus* (категории статуса редкости 2, 3, 3, 3, 3 соответственно), т.е. это виды уязвимые и редкие. Кроме «краснокнижных» растений к редким и исчезающим на территории Мордовского Присурия относятся *Sparganium minimum*, *Potamogeton friesii*, *Zannichellia palustris*, *Scolochloa festucacea*, *Cyperus fuscus*, *Scirpus tabernaemontani*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Utricularia minor*, *Lemna gibba*. Эти растения были внесены в список редких растений республики в 1996 г. (Силаева и др., 1996). Таким образом, на исследованной территории выявлено 15 видов редких и исчезающих растений. Из них нами зарегистрировано 7 видов (*Ranunculus trichophyllus*, *Senecio tataricus*, *Zannichellia palustris*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Utricularia minor*, *Lemna gibba*).

Из естественных факторов сокращения численности водных растений можно отметить угнетение редких видов при разрастании элодеи канадской и телореза алоэвидного (Краснова, 2001). Для многих сурских стариц отмечалось бурное развитие зарослей *Stratiotes aloides* (Папченков, 2001). Это подтвердилось в ходе наших наблюдений. Естественное избавление стариц от него дос-

тигается в результате уноса турионов и молодых розеток паводковыми водами, но в последние годы по причине слабых весенних половодий это происходит редко.

Список литературы

- География Мордовской АССР / Под ред. М. М. Голубчика. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1983. 304 с.
- Красная книга Республики Мордовия. В 2 т. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / Сост. Т. Б. Силаева. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 2003. 288 с.
- Краснова А. Н. Проблемы охраны генофонда гидрофильной флоры. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2001. 160 с.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦПМ МУБ и НТ, 2001. 200 с.
- Распопов И. М. Особенности зарастания больших озёр при усилении антропогенного пресса // Водные ресурсы. 1992. № 2. С. 100—105.
- Силаева Т. Б., Тихомиров В. Н., Майоров С. Р. Редкие и исчезающие растения Мордовии. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1996. 72 с.
- Тихомиров В. Н., Силаева Т. Б. Конспект флоры Мордовского Присурья: Сосудистые растения. М.: МГУ, 1990. 82 с.
- Щербаков А. В. Атлас флоры водоёмов Тульской области. М.: Рус. университет, 1999. 45 с.
- Щербаков А. В., Тихомиров В. Н. Трудности анализа региональных флор водоёмов и пути их преодоления // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 83—87.
- Ямашкин А. А. Физико-географические условия и ландшафты Мордовии. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1998. 156 с.

СТРОЕНИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОСОБЕЙ *HYDROCHARIS MORSUS-RANAE* L. (СЕМ. *HYDROCHARITACEAE* L.)

Д. Ю. Петухова, Н. П. Савиных

Вятский государственный гуманитарный университет
610033 г. Киров, ул. Лепсе, д. 52, кв. 16. E-mail: odarca@rambler.ru

Hydrocharis morsus-ranae — широко распространён в прибрежной зоне стоячих и медленно текущих водоёмов: по речным старицам, прудам, речным заводям, глухим заливам водохранилищ (Лисицына и др., 1993). В условиях Кировской области *H. morsus-ranae* встречается в стоячих и медленно текущих водоёмах. Образует сообщества с *Stratiotes aloides* L., *Elodea canadensis* Michx., *Utricularia vulgaris* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L.. У уреза воды *H. morsus-ranae* может быть доминирующим видом, выступать в роли эдификатора, образуя собственные формации.

Как у большинства гидрофитов, у *H. morsus-ranae* преобладает вегетативное размножение, которое происходит посредством формирования столонно-розеточных побегов. Несмотря на это, у растений вида наблюдается ранняя закладка и генеративных структур. В случае развития розеточных побегов из турионов, зачатки цветочных почек можно наблюдать в пазухе каждого второго ассимилирующего листа гибернакулы, начиная с пятого. Закладка первых генеративных структур у столонно-розеточных побегов в рамете начинается в пазухе второго ассимилирующего листа. В любом случае генеративные структуры закладываются совместно в одном узле с двумя вегетативными почками. Таким образом, в пазухе каждого второго ассимилирующего листа закладываются три коллатеральные почки: одна генеративная и две вегетативные.

В литературе описаны две точки зрения на закладку генеративных почек (Cutter, 1964; Sculthorpe, 1967; Wilder, 1975). Изучение структуры побегов *H. morsus-ranae* позволяет нам придерживаться одной из них. Мы считаем, что до закладки коллатеральных почек розеточный побег нарастает моноподиально. В момент закладки генеративных структур происходит смещение апикальной меристемы побега. Определённая её часть идёт на формирование пазушной почки (ложно-терминального цветка или соцветия), а другая продолжает ось розеточного побега (по сути это побег замещения). Таким образом, здесь мы имеем дело с акросимподиальным нарастанием розеточной части побега (по Гатцук, 1974) и интеративным ветвлением на верхушке побега. В дальнейшем, рядом с зачатком генеративной почки формируются два зачатка вегетативных почек.

Цветки *H. morsus-ranae* раздельнополые. Мужские цветки закладываются в соцветии по пять цветков в каждом. Соцветие окружено двумя чешуевидными прицветниками. Женские цвет-

ки одиночные. Каждый имеет один прицветник. В литературе детально описано строение и закладка частей цветков и соцветий *H. morsus-ranae* (Arber, 1920; Grant, 1950; Kaul, 1970; Cook & Löönd, 1982; Scribailo & Posluszy, 1985). У женских растений цветоножка выдвигает цветок из чешуевидного покрывала, основание которого остаётся в пазухе листа. Раскрытие цветка происходит над водой. После опыления цветоножка изгибается вниз. Завязь увеличивается в 2—3 раза. Плоды созревают под водой. Редукция женских соцветий до одиночных цветков связана, по-видимому, с экономией пластического материала, она компенсируется многосемянностью и сочным типом плода (зусинкарпная ягода). У мужских цветков два чешуевидных прицветных листа выдвигаются за счёт роста нижнего междоузлия вместе с зачатками цветков, раскрытие последних происходит над поверхностью воды. В соцветии закладывается всегда пять цветков, но из них развиваются чаще всего 2—3. Один розеточный побег *H. morsus-ranae* имеет цветки одного пола — только мужские, либо только женские.

Наступление генеративного периода *H. morsus-ranae* обусловлено совокупностью природных факторов среды. К ним можно отнести время освобождения водоёма от льда, температуру окружающей среды, глубину водоёма, в котором обитает *H. morsus-ranae*. При наблюдении за растением в природе (старичные озёра р. Вятки) нами отмечено, что особи, обитающие у уреза воды, зацветают раньше и цветут обильнее, чем те, которые обитают на поверхности водоёмов, глубина которых 50 см и более. Последние могут вообще не вступить в генеративную фазу, хотя закладка цветков происходит в любом случае. Это обусловлено тем, что у уреза воды корни растений быстро достигают грунта (в нашем случае — это ил). Растения получают достаточное количество минеральных веществ, в том числе фосфора и калия, которые способствуют развитию флоральных структур.

Летом 2004 г. бутонизация и цветение растений началось в середине июля и продолжалось до второй декады августа. В этот период каждая особь представляет собой совокупность симподиально нарастающих верхне-розеточных побегов, которые связаны друг с другом первым вытянутым междоузлем — столоном. Столон очень хрупкий, поэтому при малейших механических воздействиях возможно разрушение раметы. Таким образом, особи *H. morsus-ranae* в это время представлены как одиночными верхне-розеточными побегами так и системами симподиально нарастающих побегов. В последнем случае розеточные побеги в рамете могут находиться в разной стадии развития генеративных органов: одни из них уже перешли к развитию плодов, другие — находятся в стадии цветения, третьи — бутонизации.

Из-за частичной дезинтеграции раметы мужские и женские розеточные побеги могут оказаться отделёнными друг от друга. Поэтому в ряде работ *H. morsus-ranae* описывается как двудомное растение. Но нами были обнаружены особи, в составе которых были как мужские, так и женские розеточные побеги, причём первые закладываются в онтогенезе раметы раньше и в большем количестве, чем вторые. Таким образом, мы имеем полное право считать это растение однодомным.

Вся система побегов может рассматриваться как симподиальная синфлоресценция. Видоизменение сложной побеговой системы в соцветие демонстрирует тенденцию к изменению соцветий у водных растений. Наблюдается дифференциация соцветий на две части — мужскую и женскую. В результате такой особенности побегообразования, когда побег замещения в составе симподия содержит не только флоральную единицу (цветок или соцветие), но и типичный вегетативный метамер с листом срединной формации, образуется особый розеточный участок побега. Это симподиально нарастающая укороченная часть побега, которая выполняет функции фрондозного соцветия (простого с женскими цветками, сложного с мужскими), ассимилирующую функцию; эти структуры являются также центрами закрепления, структурами для размножения, воспроизведения и расселения растения. Эти адаптации, по-видимому, возникли в результате терминальной абривии (редукция женских цветков в соцветии, смена моноподиального нарастания на симподиальное, редукция листового зачатка у самого верхнего метамера побега и образование внепазушной, по сути, почки), медиальной девиации (укорочение междоузлий на верхушках побегов) и терминальной пролангации (формирование коллатеральных почек, из которых впоследствии образуются столонно-розеточные побеги). В результате акросимподиально нарастает не только ось розеточного побега n -порядка, но и вся рамета образуется также за счёт акросимподиального нарастания. Все эти изменения по существу ароморфного характера смогли привести к формированию высоко специализированной жизненной формы *H. morsus-ranae* — свободноплавающий столонно-верхнерозеточный гидрофит с ранней специализированной морфологической дезинтеграцией.

Список литературы

- Гатищук Т. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1974. Т. 79. № 3. с. 84—100.
- Лисицына Л. И., Панченков В. Г., Артёменко В. И. Флора водоёмов Волжского бассейна: Определитель цветковых растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993.
- Arber A. Water plants. Cambridge: Cambridge University Press, 1920. 436 p.
- Cook C. D. K., Lüönd R. A revision of the genus *Hydrocharis* (*Hydrocharitaceae*) // Aquat. Bot. 1982. Vol. 14. P. 177—204.
- Cutter E. G. Observations on leaf and bud formation in *Hydrocharis morsus-ranae* // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51. № 3. P. 318—324.
- Grant V. The protection of the ovules in flowering plants // Evolution. 1950. Vol. 4. P. 179—201.
- Kaul R. B. Evolution and adaptation of inflorescences in the *Hydrocharitaceae* // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. № 6. P. 708—715.
- Scribailo R. W., Posluszny U. Floral development of *Hydrocharis morsus-ranae* (*Hydrocharitaceae*) // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. № 10. P. 1578—1589.
- Sculthorpe C. D. The biology of aquatic vascular plants. London.: Arnold, 1967. 610 p.
- Wilder G. J. Phylogenetic trends in the *Alismatidae* (*Monocotyledoneae*) // Bot. Gaz. 1975. Vol. 136. № 2. P. 159—170.

ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА ВОДНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Е. В. Печенюк

Хопёрский государственный природный заповедник
397418 Воронежская обл., Новохопёрский р-н, с. Варварино

Пойменные водоёмы отличаются неустойчивым по годам гидрологическим режимом, зависящим от уровня весеннего половодья, количества осадков, уровня грунтовых вод. Видовой состав водных фитоценозов зависит от состояния гидрорежима текущего года и предшествующих лет. Динамика видового состава гидрофитоценозов пойменных водоёмов р. Хопёр изучается в Хопёрском заповеднике методом ежегодного описания постоянных трансект (Титов, Печенюк, 1990, Печенюк 2000, 2001). В настоящем сообщении мы рассмотрим изменение видового состава нескольких фитоценозов. Для оценки изменчивости сообщества во времени, мы применили расчёт числа «полусмен» (Миркин и др., 1989, с. 143), выявив годы, когда по градиенту времени сменяется половина видового состава сообщества.

В центральной части мелководного, притеррасного оз. Садилка существует неустойчивое сообщество с доминированием погружённых видов. Средняя для 10-метровых площадок глубина варьировала в пределах от 16 см в 1984 г. до 205 см в 1994 г. В целом за 23 года исследования на 10 площадках трансекты обнаружено 37 видов, в том числе 13 погружённых, из которых самое высокое постоянство имели *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton trichoides* и *P. compressus*. В засушливые годы местообитание частично обсыхало, в сообществе появлялись гелофиты (*Rorippa amphibia*, *Oenanthe aquatica*, *Eleocharis acicularis*, *E. palustris*) и гигрофиты (*Persicaria lapathifolia*, *Cyperus fuscus* и др.). Видовой состав в засушливые годы увеличивался до 19—24 видов, в многоводные годы — сокращался до 2—4 видов. В некоторые многоводные годы (в 1985 г. после засухи 1984 г., в 1987 г., в 1994 г. после самого высокого половодья и в 1995 г.) сообщество изживалось до состояния группировки с единичными побегами погружённых растений.

В 1982 г. в сообществе доминировал *Potamogeton trichoides* со средним проективным покрытием (ПП) 39%, который в последующие годы, даже при встречаемости до 90%, присутствовал лишь единичными побегами. Позже доминирование перешло к *Ceratophyllum demersum* (среднее ПП до 75%). В течение десяти из 23 (с перерывами) лет проективное покрытие роголистника было выше 20%, а встречаемость этого вида выше 50% была в течение 15 лет.

В 1989—1991 гг. был обилен *Potamogeton compressus* (ПП до 35%). В отдельные годы появлялись семенные всходы *P. natans*, но увеличение встречаемости и обилия этого вида (ПП в среднем до 35% в 2000 г.) началось только с 1997 г. С 2000 г. на площадки трансект в результате вегетативного разрастания распространился *P. lucens*, встречаемость которого уже в 2002 г. составила 50%, а среднее ПП равнялось 12%. В 2004 г. продолжилось формирование сообщества из 9—10

видов с преобладанием *Ceratophyllum demersum* (ПП 28%), *P. lucens* (ПП 22%), присутствием *P. natans* (ПП 2,8%).

Расчёт числа полусмен показал, что видовой состав за 23 года наблюдений изменялся 11 раз. В засушливом 1984 г. число видов увеличилось по сравнению с 1983 г. втрое (с 8 до 24 видов), при повышении уровня в 1985 г. — снизилось почти в 5 раз; в 1987 г. — сократилось по сравнению с 1986 г. почти в 4 раза. Засуха 1992 г. вызвала увеличение числа видов до 19, последующее повышение уровня воды, особенно очень высокое половодье 1994 г., привело к сокращению числа видов до 4, затем — до 3. Восстановление видового состава началось с 1996 г. и продолжалось по 2000 г. Несмотря на очень высокий уровень воды в 2000 г. (167 см), в сообществе произрастало 12—15 видов. В 2001 г. число видов снизилось до 6, а уже в 2002 г. возросло до 11, т.е. почти вдвое; в последние годы было 9—10 видов. Можно ожидать, что сообщество с доминированием корневищных многолетников (*P. natans*, *P. lucens*), которое формируется в последние годы, окажется более устойчивым, чем сообщества с доминированием вегетативного однолетника *C. demersum*.

В маловидовом сообществе с доминированием *Nuphar lutea*, расположенном поясом шириной около 10 м на мелководье оз. Малое Подпесочное, средняя глубина 9-ти метровых площадок трансекты составляла от 17 см в засушливом 1984 г. до 143 см в многоводном 2000 г. За 23 года ежегодных наблюдений в сообществе обнаружено 28 видов растений. В многоводные годы видовой состав сообщества сокращался до 2 видов, в маловодные — обогащался гигрофитами и гелофитами и состоял из 14—15 видов. Постоянно присутствовал только *Nuphar lutea*. Проективное покрытие вида (в среднем на 9 площадок по 1 м²) в различные годы составляло от 81% до 10%, число листьев — от 27 до 3,2 на 1 м². С высоким постоянством (87%) присутствовал *Ceratophyllum demersum*, который только в 1983, 1986, 1992 гг. давал проективное покрытие от 14 до 28%, а в остальные годы встречался единичными побегами. *Eleocharis palustris*, произраставший на мелководных площадках, в 1987—1990 гг. распространился по поясу кубышки и достиг 70%-встречаемости. В засушливом 1992 г. он достиг наибольшего за все годы среднего ПП 3,4%, затем началось снижение его встречаемости и обилия. В довольно многоводные 2001—2004 гг. произошло сокращение видового состава до 2—4 видов, снижение ПП кубышки жёлтой до 10%, числа листьев — в среднем до 3,2 на метровую площадку, при высокой (90%) встречаемости этого вида. В начале наблюдений (1982—1983 гг.) в сообществе присутствовало 7 видов, в засуху 1984 г. число видов возросло до 14 (появились гелофиты и гигрофиты), в 1985 г. отмечено 15 видов, с 1986 по 1991 гг. — 11—8 видов, в засуху 1992 г. число видов возросло до 14. В 1993 г. сохранилось 13 видов, в многоводном 1994 г. сократилось до 6 видов. Несколько последующих лет в сообществе было 5—9 видов, в 1999 г. их число снизилось с 9 до 3 видов, в 2000 г. возросло до 5, а в 2001 г. сократилось до 2 видов (*Nuphar lutea* и *Eleocharis palustris*), в 2003 г. вновь повысилось до 5 видов. Можно считать, что за годы наблюдений произошло 6 полусмен видового состава.

В оз. Гниленьком изучена динамика видового состава пояса *Typha angustifolia* со *Stratiotes aloides* (ПП в среднем 97%) и *Spirodela polyrhiza* (ПП 95%). Заросли *Typha angustifolia* во все годы наблюдений были разрежены, в среднем произрастало от 1,7 до 13,4 побегов рогоза на 1 м². Сообщество (11 площадок трансекты) было впервые описано в 1982 г., при средней глубине 66 см. В засушливом 1984 г. (средняя глубина 3 см) *Stratiotes aloides* погиб, позже встречался единично в многоводные 1993—1994 гг. и в 2003—2004 гг. (средняя глубина 84—78 см). Встречаемость и проективное покрытие *Spirodela polyrhiza* снижались только при обсыхании прибрежных площадок в 1984, 1987, 1992 и 1996 гг. На всех обводнённых площадках проективное покрытие *Spirodela polyrhiza* достигало 100% и в среднем было равно 71—96%. В отдельные годы отмечена 100%-встречаемость *Hydrocharis morsus-ranae* (ПП до 60%), *Lemna trisulca* (ПП до 28%), *Lemna gibba* (ПП до 12%), *Ceratophyllum demersum* (ПП до 16%). За все годы описаний в сообществе отмечено 42 вида. Наименьшее число видов (6) присутствовало в 1987, 1991, 2001 гг., наибольшее (32—31 вид) — при обсыхании прибрежий в 1984 и 1997 гг., когда массово появлялись всходы гигрофитов (18—16 видов) и мезофитов (3 вида). За годы наблюдений насчитывается 5 полусмен видового состава: в 1984 г. число видов возросло с 9 до 32, в 1985 — сократилось до 11 видов. В 1992 г. возросло с 6 до 18 видов. В 1997 возросло с 8 до 31, в 1998 снизилось до 10 видов. В последние годы число видов колеблется от 6 до 12. С 1997 г. в сообщество проник, разрастаясь по мелководью, *Glyceria maxima*, встречаемость которого возрасла до 73% в 2002 г., затем вид исчез и вновь появился в многоводном 2004 г. В дальнейшем можно предположить увеличение обилия *Stratiotes aloides* и *Glyceria maxima*.

Сообщество с доминированием *Spirodela polyrhiza* занимает центральную часть оз. Гниленького и наиболее устойчиво по гидрологическому режиму: средняя глубина (по 31-й метровой площадке) на месте его расположения изменялась с 108 см в 1992 г. до 179 см в 2004 г. В сообществе в 1983 г. — первом году описания трансекты доминировали *Spirodela polyrhiza* (ПП 99%) и

Stratiotes aloides (ПП 29%). Позже *Stratiotes aloides* исчез. Описания сообщества возобновлены в 1989 г. За 17 лет описаний обнаружено всего 10 видов, из которых *Riccia fluitans* и *Stratiotes aloides* встречены только однажды. Ежегодно встречалось от 5 до 8 видов, не отмечено ни одной полусмены видового состава. *Spirodela polyrhiza*, *Ceratophyllum demersum* и *Lemna trisulca* присутствовали в сообществе постоянно, но 100%- встречаемость постоянно имел только *Spirodela polyrhiza*. Проективное покрытие этого вида менялось от 46.4% (в 1993 г.) до 100%. В отдельные годы 100%- встречаемости достигали *Hydrocharis morsus-ranae* (ПП в среднем по 31 площадке в 2002 г. до 27%), *Lemna trisulca* (ПП до 10.8% в 1990 г.), *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, *L. gibba* и *Salvinia natans*. Последние виды только в отдельные годы достигали высокого проективного покрытия. В дальнейшем следует ожидать, что сохранится растительный покров этого водоёма с доминированием *Spirodela polyrhiza* и периодическими вспышками численности других видов.

Таким образом, видовой состав водных растительных сообществ испытывает почти ежегодные изменения: самые значительные увеличения или сокращения числа видов связаны с годами резкой смены гидрорежима. Видовой состав сообществ на местообитаниях с относительно постоянным гидрорежимом изменяется в минимальной степени, но может ежегодно меняться встречаемость и обилие отдельных видов.

Список литературы

Миркин Б. М., Розенберг Г. Н., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 222 с.

Печенюк Е. В. Изменение видового разнообразия растительных сообществ мелководного пойменного водоёма // Ботанические, почвенные и ландшафтные исследования в заповедниках Центрального Черноземья / Тр. Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России). Тула. 2000. С. 40—48.

Печенюк Е. В. Динамика зарастания и видового состава гидрофитоценозов пойменного озера // Заповедное дело. 2001. № 9. С. 37—53.

Титов Ю. В., Печенюк Е. В. Динамика травяной растительности поймы реки Хопёр. Л.: БИН АН СССР, 1990. 139 с.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И КОНСТРУКЦИОННАЯ ЦЕНА ЛИСТЬЕВ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Д. А. Ронжина, Л. А. Иванов

Ботанический сад УрО РАН
620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. E-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Химический состав листьев отражает специфику приспособления растений разных функциональных типов и экологических стратегий к условиям среды (Poorter, Bergkotte, 1992, Пьянков и др., 2001). Конструкционная цена растительного материала зависит от химического состава и отражает энергетические затраты на образование единицы массы растений. Griffin (1994), подготовивший обзор по этой проблеме, отметил, что большинство исследований проведено на отдельных видах, в то время как важно сравнение функциональных надвидовых групп растений из разных типов экосистем. Задачей нашей работы было выявление особенностей химического состава и конструкционной цены листьев водных растений с разной степенью контакта с водной средой и грунтом. Исследования проведены на 33 видах высших водных растений р. Сысерть и р. Исеть Среднего Урала. Для анализа использовали листья, собранные в период цветения—плодоношения растений. Среднюю пробу листьев с 10—15 растений фиксировали при 25°C и досушивали при 75°C в термостате. Общее содержание азота и углерода измеряли на автоматическом C-N-N анализаторе. Количество растворимых сахаров, неструктурных полисахаридов, минеральных элементов и органических кислот определяли колориметрически (Пьянков и др., 2001). Расчёт конструкционной цены единицы массы листа растений проводили по методу Vertregt и Penning de Vries (1987), модифицированного Poorter (1994).

Анализ химического состава листьев водных растений выявил закономерности изменения содержания отдельных компонентов в зависимости от степени контакта с водной средой и грунтом (табл.). При увеличении степени гидрофильности растений в ряду Г→УГ→СГ уменьшалось

содержание растворимых углеводов, углерода и азота в листе, возрастало количество неструктурных полисахаридов, органических кислот, минералов и воды. Это закономерно сопровождалось снижением конструкционной цены растительного материала. Изменения химического состава обусловлены адаптацией растений к существованию в плотной, среде с нелимитируемым водообеспечением и низкой концентрацией минеральных солей.

Таблица. Химический состав и конструкционная цена листьев высших водных растений

Показатели	Экологические группы*			Отличия**
	Г, n=11	УГ, n=15	СГ, n=7	
Содержание растворимых углеводов, мг*г ⁻¹ сух. веса	71±8	24±5	19±5	Г от УГ и СГ
Содержание неструктурных полисахаридов, мг*г ⁻¹ сух. веса	124±8	127±9	163±23	СГ от Г и УГ
Содержание минеральных веществ, мг*г ⁻¹ сух. веса	70±10	78±10	110±20	СГ от Г и УГ
Содержание органических кислот, мг*г ⁻¹ сух. веса	59±10	64±6	88±10	СГ от Г и УГ
Содержание воды, % от сух. веса	83±2	85±1	91±1	СГ от Г и УГ
Содержание углерода, мг*г ⁻¹ сух. веса	42,8±0,4	43,2±0,7	38,7±0,8	СГ от Г и УГ
Содержание азота, мг*г ⁻¹ сух. веса	3,6±0,2	3,8±0,2	2,8±0,4	СГ от Г и УГ
Конструкционная цена, мг глюкозы*г ⁻¹ сух. веса	1,40±0,03	1,43±0,04	1,19±0,05	СГ от Г и УГ

Примечание. *Г — гигрофиты, гигрогелофиты и гелофиты, УГ — укореняющиеся гидрофиты, СГ — свободноплавающие гидрофиты, n — количество изученных видов. **Приведены результаты попарного сравнения групп растений по критерию Манна-Уитни. Различия достоверны при $p \leq 0,01$.

Ранее показано, что у СГ в связи с приспособлением к среде происходит морфологическое упрощение растений, сокращается доля корней и их функциональная нагрузка (Воронихин, 1953; Катанская, 1981; Лукина, Смирнова, 1988). Редукция корневой системы может быть причиной уменьшения оттока ассимилятов и возрастания количества неструктурных полисахаридов в листе. В то же время, известно, что накопление продуктов фотосинтеза в листе запускает механизмы старения. Возможно, с этим связано сокращение продолжительности жизни СГ. Показано, что многие неукореняющиеся гидрофиты являются вегетативно малолетними или однолетними растениями (Свириденко, 1991).

Анатомо-морфологическое упрощение у СГ выражается также в редукции проводящей системы, механических тканей и кутикулы. Известно, что эти ткани состоят, в основном, из «дорогих» углеродсодержащих соединений (Poorter, Bergkotte, 1992; Пьянков и др., 2001). В связи с этим, можно заключить, что сокращение доли нефотосинтезирующих тканей привело к уменьшению количества углерода и снижению конструкционной цены листьев у СГ.

Ранее для наземных растений показано, что химический состав листьев с большим содержанием «дешёвых» веществ и низкой конструкционной ценой характерен для листьев с высокой функциональной активностью и невысокой устойчивостью (Пьянков и др., 2001). Наши исследования выявили аналогичную зависимость для водных растений. Низкая конструкционная цена растительного материала обнаружена у СГ, которые имеют высокую скорость роста и вегетативного размножения.

Таким образом, особенности химического состава и конструкционная цена листьев у СГ свидетельствуют об изменении метаболизма в направлении уменьшения синтеза энергоёмких соединений и накопления неструктурных полисахаридов, органических кислот, минералов и воды. В условиях низкой концентрации минеральных элементов и нелимитируемого водоснабжения это обеспечивает СГ эффективное использование ресурсов среды и высокую скорость роста и вегетативного размножения.

Список литературы

- Воронихин Н. Н. Растительный мир континентальных водоёмов. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 410 с.
Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наукова думка, 1988. 187 с.
Пьянков В. И., Иванов Л. А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. Т. 32. С. 243—251.
Свириденко Б. Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Ботан. журн. 1991. Т. 76. С. 687—689.

Griffin R. L. Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies // Functional Ecology. 1994. Vol. 8. P. 551—562.

Poorter H. Construction cost and payback time of biomass: a whole plant perspective // A whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction / Eds. J. Roy, E. Garnier. The Hague: SPB Acad. Publ., 1994. P. 111—127.

Poorter H., Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate // Plant, Cell and Environment. 1992. Vol. 15. P. 221—229.

Vertregt N., Penning de Vries F. W. T. A rapid method for determining the efficiency of biosynthesis of plant biomass // Journal of Theoretical Biology. 1987. Vol. 128. P. 109—119.

ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ПЕРИФИТОНА И СУБСТРАТА НА СОДЕРЖАНИЕ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ БАКТЕРИЙ И ВОДОРΟΣЛЕЙ ПЕРИФИТОНА

А. Г. Русанов¹, В. М. Хромов²

¹ Институт озерадения РАН

196105 г. С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9. E-mail: rusanov@limno.org.ru

² МГУ им. М. В. Ломоносова, каф. гидробиологии. 119992 г. Москва, Воробьевы горы

Сообщество перифитона играет ключевую роль в процессах трансформации углерода и биогенных элементов в водных экосистемах. Принято считать, что высокий уровень первичной продукции перифитона поддерживается благодаря наличию тесных мутуалистических взаимодействий между водорослями и бактериями (Wetzel, 1993). Результатом этих взаимодействий является внутренний цикл углерода и биогенных элементов, в ходе которого гетеротрофные бактерии потребляют растворённое органическое вещество, продуцируемое водорослями, а водоросли извлекают пользу из регенерации биогенных элементов бактериями.

Обеспеченность биогенными элементами является важным фактором, регулирующим уровень продукции водорослей и бактерий перифитона (Hepinstall, Fuller, 1994; Haglund, Hillebrand, 2005). Исследования ряда авторов показали, что доступность растворённых минеральных веществ из окружающей воды микроорганизмам перифитона зависит от толщины перифитонного мата (Stevenson, Glover, 1993; Mulholland et al., 1994). В результате снижения скорости диффузии растворённых веществ в более плотный слой перифитона водоросли могут испытывать острый дефицит ресурсов минерального питания.

Экспериментально показано, что в условиях ограниченного доступа внешних питательных веществ потребности водорослей перифитона в элементах минерального питания удовлетворяются в основном за счёт минерализации органических соединений внутри слоя перифитона (Mulholland et al., 1991). Это свидетельствует о том, что при увеличении биомассы перифитона роль внутренних взаимодействий водорослей и бактерий возрастает. Однако влияние плотности перифитона на активность гетеротрофных бактерий до настоящего времени остаётся малоизученным.

Другим не менее важным фактором, влияющим на обеспеченность микроорганизмов перифитона питательными веществами, является субстрат. В частности, макрофиты могут поставлять минеральные соединения прикреплённым водорослям (Howard-Williams, Allanson, 1981; Moeller et al., 1988) и органические вещества бактериям (Allen, 1971). Благодаря дополнительным субсидиям питательных веществ перифитон на макрофитах характеризуется более высоким содержанием биогенных элементов в биомассе водорослей, чем на инертном субстрате (например, камнях) (Kahlert, Pettersson, 2002). В этой связи особый интерес представляет вопрос о роли внутренних взаимодействий водорослей и бактерий перифитона в условиях дополнительных поставок питательных веществ от растения-хозяина.

Для выяснения ответной реакции бактерий перифитона на изменение плотности перифитона и доступности биогенных веществ из окружающей воды, нами был проведён лабораторный эксперимент, в котором различный уровень биомассы перифитона достигался культивированием сообщества при разных скоростях течения в экспериментальных аквариумах. Чтобы оценить влияние субстрата на взаимосвязь водорослей и бактерий перифитона, инокулят сообщества перифитона, отобранного в естественных условиях с макрофита *Sagittaria sagittifolia* L., культивировали на инертном (стеклянные пластины) и живом (*S. sagittifolia*) субстратах. Развитие перифитона протекало при остром дефиците минерального фосфора (кон-

центрации минерального фосфора (P) и азота (N) в водной среде в среднем составляли 8 мкг/л и 530 мкг/л, соответственно).

Проведённый эксперимент позволили проверить следующие предположения:

1) Уменьшение плотности перифитона приводит к снижению дефицита минеральных ресурсов в слое перифитона вследствие увеличения доступа растворённых минеральных веществ из окружающей воды. В результате этого при снижении плотности перифитона отношение углерода к азоту и фосфору (C: N: P) в биомассе перифитона снижается.

2) Снижение плотности перифитона оказывает положительный эффект на гетеротрофную активность бактерий перифитона вследствие увеличения обеспеченности минеральными ресурсами, поступающими из окружающей воды.

3) Более благоприятные условия в обеспеченности минеральными и органическими ресурсами в перифитоне на макрофитах приводят к разобщению взаимосвязи бактерий и водорослей перифитона.

Анализ данных эксперимента показал, что перифитон на макрофите отличался значительно более низкими показателями обилия (сухого веса, содержания органического вещества, хлорофилла «а» и биомассы водорослей), чем перифитон на инертном субстрате (табл.).

Таблица. Результаты сравнения значений параметров перифитона, рассчитанных как среднее арифметическое \pm стандартное отклонение ($n = 6$), на искусственном и живом субстратах, методом однофакторного дисперсионного анализа

Параметры	Стеклоянные пластины	Макрофиты	F	P
Биомасса водорослей (мг/см ²)	0,21 \pm 0,07	0,05 \pm 0,02	27,28	<0,001
Хлорофилл «а» (мкг/см ²)	0,8 \pm 0,3	0,2 \pm 0,1	15,88	<0,01
Органический углерод детрита (РОС, мг/см ²)	0,31 \pm 0,15	0,14 \pm 0,03	12,07	<0,01
Сухой вес (мг/см ²)	1,8 \pm 1	1,0 \pm 0,2	7,96	<0,05
Продукция бактерий (P _b , мкг С /см ² /ч)	0,64 \pm 0,3	0,35 \pm 0,2	6,36	<0,05
Численность бактерий (N _b , 10 ⁷ кл./см ²)	8,7 \pm 4	4,7 \pm 2	7,04	<0,05
Удельная продукция (мкг С/мкг РОС/день)	0,06 \pm 0,02	0,07 \pm 0,03	0,03	0,914
% С	18 \pm 1	15 \pm 2	11,23	<0,01
% Р	0,07 \pm 0,01	0,06 \pm 0,01	0,58	0,456
% N	1,0 \pm 0,1	0,9 \pm 0,3	0,70	0,415
C: P	706 \pm 92	641 \pm 72	2,79	0,115
C: N	21 \pm 2	20 \pm 4	0,29	0,597
N: P	35 \pm 5	33 \pm 4	0,43	0,523

Сравниваемые субстраты различались также характером зависимости содержания биогенных элементов от плотности перифитона. На искусственном субстрате, уменьшение плотности перифитона приводило к увеличению содержания Р, что сопровождалось снижением отношения С:Р в биомассе перифитона. Напротив, на макрофите снижение плотности перифитона приводило к падению содержания Р и, соответственно, увеличению отношения С:Р. Кроме того, сравниваемые субстраты различались реакцией бактерий на снижение плотности перифитона. На инертном субстрате удельная продукция бактерий возрастала при снижении плотности перифитона, тогда как на макрофите активность бактерий не зависела от изменений толщины слоя перифитона. Наконец, перифитон на искусственном и живом субстратах отличался степенью сопряжённости динамики водорослей и бактерий. В отличие от перифитона на искусственном субстрате, где была установлена тесная зависимость численности (N_b) и продукции (P_b) бактерий от биомассы водорослей (B_a) (уравнения регрессии: N_b = 0,3 + 42 B_a, R² = 0,76, P < 0,01; P_b = 0,03 + 3,04 B_a, R² = 0,83, P < 0,01), в перифитоне на макрофитах взаимосвязь между водорослями и бактериями была статистически незначимая (N_b: P = 0,103; P_b: P = 0,262).

Результаты эксперимента подтвердили тезис о положительном влиянии снижения плотности перифитона на содержание биогенов и активность бактерий, однако, только в случае искусственного субстрата. Отсутствие подобного влияния плотности перифитона на живом субстрате мы связываем с эффектом ингибирования водорослей и бактерий со стороны макрофита *S. sagittifolia*. Об этом свидетельствуют как низкие показатели обилия водорослей перифитона на макрофите, так и подъём содержания Р в биомассе водорослей с увеличением плотности перифитона. Очевидно, в тонком слое перифитона способность к ассимиляции минерального Р клетками водорослей была значительно подавлена. С увеличением толщины перифитона клетки верхних слоёв были

менее подвержены воздействию аллелопатических соединений благодаря экранированию нижними слоями клеток.

В нашем случае не подтвердился тезис о более высоком содержании биогенных элементов в биомассе водорослей перифитона на макрофитах, что было связано с падением ассимилирующей способности водорослей под действием аллелопатических соединений. Вместе с тем, микроорганизмы в тонком слое перифитона на макрофитах, очевидно, были более обеспечены поступающими извне минеральными и органическими ресурсами, чем в плотном слое перифитона на искусственном субстрате. Это приводило к падению взаимосвязи в динамике водорослей и бактерий на *Sagittaria sagittifolia*.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что снижение плотности перифитона приводило к ослаблению взаимосвязи бактерий и водорослей, очевидно, за счёт увеличения доступа внешних источников питания и снижения значимости процессов регенерации биогенов внутри сообщества.

Работа выполнена при финансовой поддержке Немецкого общества академических обменов (DAAD), проект A/03/06340.

Список литературы

- Allen H. L. Primary productivity, chemo-organotrophy, and nutritional interactions of epiphytic algae and bacteria on macrophytes in the littoral of a lake // Ecol. Monogr. 1971. Vol. 41. P. 97—127.
- Haglund A.-L., Hillebrand H. The effect of grazing and nutrient supply on periphyton associated bacteria // FEMS Microb. Ecol. 2005. Vol. 52. P. 31—41.
- Hepinstall J. A., Fuller R. L. Periphyton reactions to different light and nutrient levels and the response of bacteria to these manipulations // Arch. Hydrobiol. 1994. Vol. 131. P. 161—173.
- Howard-Williams C., Allanson B. R. Phosphorus cycling in a dense *Potamogeton pectinatus* L. bed // Oecologia. 1981. Vol. 49. P. 56—66.
- Kahlert M., Pettersson K. The impact of substrate and lake trophy on the biomass and nutrient status of benthic algae // Hydrobiologia. 2002. Vol. 489. P. 161—169.
- Moeller R. E., Burkholder J. M., Wetzel R. G. Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk. and Schmidt) and its algal epiphytes // Aquat. Bot. 1988. Vol. 32. P. 261—281.
- Mulholland P. J., Steinman A. D., Palumbo A. V., Elwood J. W., Kirschtel D. B. Role of nutrient cycling and herbivory in regulating periphyton communities in laboratory streams // Ecology. 1991. Vol. 72. P. 966—982.
- Mulholland P. J., Steinman A. D., Marzolf E. R., Hart D. R., DeAngelis D. L. Effect of periphyton biomass on hydraulic characteristics and nutrient cycling in streams // Oecologia. 1994. Vol. 98. P. 40—47.
- Stevenson R. J., Glover R. Effects of algal density and current on ion transport through periphyton communities // Limnol. Oceanogr. 1993. Vol. 38. P. 1276—1281.
- Wetzel R. G. Microcommunities and microgradients: linking nutrient regeneration, microbial mutualism, and high sustained aquatic primary production // Neth. J. Aquat. Ecol. 1993. Vol. 27. P. 3—9.

ИССЛЕДОВАНИЕ АКТИВНОСТИ ПОЛИСАХАРИДОВ *POTAMOGETON PERFOLIATUS*

О. А. Сачкова, С. А. Коннова, В. В. Игнатов

Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН
410049 г. Саратов, просп. Энтузиастов, 13. E-mail: room308@ibppm.sgu.ru

Макрофиты в процессе вегетации и постлетально продуцируют в окружающую среду органические вещества, главным образом углеводы, которые активно включаются во внутриводоёмные процессы. В настоящее время исследуется ценотическая связь макрофитов с другими обитателями водоёма, среди которых наиболее многочисленными являются бактерии (Бурковский, Столяров, 2000). Целью настоящей работы было изучение соотношения разных групп углеводов в биомассе рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*), произраставшего в условиях высокого загрязнения водоёма соединениями азота и углеводородами нефти, а также исследование активности полисахаридов рдеста по отношению к некоторым грамположительным и грамотрицательным бактериям. Растения отбирали с участков реки Волги у г. Саратова в июле 2002 г. Сотрудниками НИИОРХ (г. Саратов) (Шашуловская, Котляр, 2001) получены данные относительно химического состава воды на период сбора растительного материала, которые показали, что по сравнению с относительно чистым участком (№ 1), расположенном на уровне автодорожного моста рядом с городским водозабором, в воде у железнодорожного моста (№ 2) имело место увеличе-

ние азота аммонийных соединений и кремния в 1,5 раза. Кроме того, на участке № 2 на поверхности воды отмечена визуально наблюдаемая нефтяная плёнка (ПДК по содержанию углеводов в воде на этом участке был превышен почти на порядок). Определяли углеводы (моносахариды, олигосахариды, полисахариды) согласно методу представленному в работе (Плешков, 1976).

Сравнительный анализ качественного состава и концентраций разных групп углеводов позволил выявить гликаны, наиболее отчётливо реагирующие на изменение условий окружающей среды. Так, в биомассе рдеста, собранной с загрязнённого участка (№ 2), обнаружено повышение содержания мальтозы на 13%, сахарозы — на 78%, водорастворимых полисахаридов — на 59%. Сказывалось загрязнение воды и на моносахаридном составе высокомолекулярных углеводсодержащих веществ, полученных из биомассы рдеста. Анализ моносахаридного состава высокомолекулярных фракций гликанов рдеста с участка № 2 выявил присутствие рамнозы, галактозы, фукозы и глюкозы, а с участка № 1 — только рамнозы.

Проанализирован состав аминокислот биомассы рдеста, собранного с участков № 1 и № 2. Полученные результаты показывают, что сумма свободных аминокислот в рдесте, собранном с участка № 2, была выше на 35% по сравнению с таковой для растений с участка № 1. Повышение содержания аминокислот в рдесте произошло в основном за счёт глутаминовой кислоты, лейцина и аланина. Полученные данные согласуются с литературными, так в работе А. Н. Хирной, С. П. Федий (1980) показано наличие в биомассе рдеста пронзённолистного от 10 до 18 аминокислот, причём к наиболее биологически активным относят дикарбоновые и гидроксикаминокислоты (Гляд, 2002).

При использовании водноспиртовой экстракции (Плешков, 1976) из биомассы рдеста были получены высокомолекулярные углеводсодержащие вещества. Фракционирование смеси углеводов гель-фильтрацией на колонке с носителем Sephadex G-50 позволило выделить из экстрактов по два полисахарида (ПС-1, ПС-2), различающихся по молекулярной массе. ПС-1 по профилю элюции при гель-фильтрации соответствовал декстрану с молекулярной массой 20 кДа, а ПС-2 — 6 кДа.

Для характеристики всего спектра гликополимеров нецеллюлозной природы из биомассы рдеста водной экстракцией были выделены три полисахаридные фракции (ПС-3, ПС-4, ПС-5) (Полле и др., 1999). Каждую фракционировали на колонке с носителем Sepharose CL-4B. Исследования показали, что ПС-3 и ПС-4 по профилю элюции при гель-фильтрации соответствовали декстрану с молекулярной массой 500 кДа, а ПС-5 — 110 кДа. При помощи ионообменной хроматографии на колонке с анионитом DEAE-Toyopearl 650 M полисахаридсодержащие материалы рдеста были разделены на полисахариды, различающиеся по плотности отрицательного заряда, которые далее условно мы будем называть — «нейтральный» (н-ПС) и «кислый» (к-ПС). Анализ моносахаридного состава полисахаридов методами тонкослойной и газожидкостной хроматографии представлен в табл.

Таблица. Моносахаридный состав полисахаридных препаратов рдеста пронзённолистного

н-ПС-1	н-ПС-2	к-ПС-1	к-ПС-3	к-ПС-4	к-ПС-5
рамноза, манноза, фукоза, глюкоза, галактоза	манноза, глюкоза, галактоза	рамноза, манноза, галактоза	рамноза, манноза, глюкоза, галактоза	рамноза, манноза, глюкоза, галактоза	рамноза, манноза, глюкоза

Было исследовано влияние полисахаридов на рост некоторых видов микроорганизмов, которые были обнаружены в водной среде в составе сопутствующей микрофлоры макрофитов. Из литературы известно, что в микробиоценозах рдестовых зарослей обнаружены бактерии родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Micrococcus*, *Escherichia* (Бухарин, Немцов, 2003). В качестве тест-микроорганизмов были использованы грамотрицательные бактерии *X. campestris* B-610, *E. coli* K-12, *P. fluorescens* B-1471, *A. brasilense* Sp245 и грамположительные бактерии *M. luteus* B-109. Эксперименты выявили наличие бактерицидной активности н-ПС-1, н-ПС-2 по отношению к *X. campestris* B-610 и к-ПС-4, к-ПС-5 по отношению к *A. brasilense* Sp245 и *M. luteus* B-109. Известно, что бактерицидные вещества, продуцируемые растениями, являются одним из факторов их иммунитета и играют важную роль во взаимоотношениях организмов в биоценозах (Сакевич, 1985). Для некоторых из исследуемых микроорганизмов наблюдался обратный эффект: н-ПС-2 являлся стимулятором роста для *P. fluorescens* B-1471 и *A. brasilense* Sp245, а к-ПС-1, к-ПС-3, к-ПС-4 и к-ПС-5 проявляли высокую стимулирующую активность по отношению к *X. campestris* B-610, а к-ПС-4, к-ПС-5 — к *P. fluorescens* B-1471 и *M. luteus* B-109. Такой эффект, вероятно всего, объясняется наличием у этих бактерий гидролитических ферментов, способных расщеплять

соответствующие полисахариды и использовать продукты гидролиза в качестве источника углерода. Бактерии *M. luteus* В-109 и энтеропатоген *E. coli* К-12 по отношению к ПС-1 и ПС-2 рдеста были индифферентны. На основании результатов проведённых опытов и выявленных бактерицидных и ростстимулирующих эффектов можно сделать вывод, что полисахаридные фракции рдеста могут влиять на видовой состав микробного гидроценоза.

Исследовали, как изменялась относительная гидрофобность различных тест-культур после 15 минутного контакта с растворами ПС. Контролем служила бактериальная суспензия в 0,15 М NaCl. Результаты позволяют сделать вывод о незначительном понижении относительной гидрофобности клеточной поверхности *P. fluorescens* В-1417 вследствие добавления н-ПС-2 и к-ПС-5, *E. coli* К-12 к н-ПС-2 и к-ПС-1 и *A. brasilense* Sp245 к н-ПС-1 и к-ПС-1 рдеста, по сравнению с контролем. Для клеток *X. campestris* В-610 и *M. luteus* В-109 в результате взаимодействия с нейтральными фракциями ПС-1, ПС-2 и кислыми фракциями ПС-3, ПС-4 и ПС-5, для *P. fluorescens* В-1417 при добавлении н-ПС-1 и к-ПС-4 и *E. coli* К-12 к н-ПС-1 показано повышение относительной гидрофобности бактериальной поверхности. Увеличение относительной гидрофобности бактериальной поверхности микроорганизмов, как правило, способствует их адгезии. Полученные результаты могут свидетельствовать о наличии связывания ПС с бактериальной поверхностью, вследствие чего и наблюдается изменение гидрофобности.

Одним из тестов, позволяющих наблюдать взаимодействие бактерий с растениями в ценозе, является хемотаксис (Adler, 1966). Хемотрецепцию у тест-микроорганизмов изучали методом Адлера. В качестве эффекторов использовали полисахаридные фракции из биомассы рдеста, с которыми микроорганизмы могут сталкиваться в биоценозах. Проведённые эксперименты выявили следующую тенденцию: н-ПС-1, н-ПС-2 и к-ПС-1 рдеста проявляли аттрактивные свойства для клеток *A. brasilense* Sp245, н-ПС-2, к-ПС-4 — для *P. fluorescens* В-1417, к-ПС-1, к-ПС-3, к-ПС-4 и к-ПС-5 — для *X. campestris* В-610, а к-ПС-3 и к-ПС-4 — для *M. luteus* В-109. В качестве контроля использовали декстраны с молекулярной массой 500, 110, 20 и 6 кДа, к которым бактерии не проявляли таксиса.

Таким образом, проведённые исследования позволяют говорить о влиянии высоких концентраций углеводов и других загрязняющих веществ в воде на содержание отдельных гликополимеров и свободных аминокислот в биомассе высших водных растений. Проведённые эксперименты доказывают участие полисахаридов высших водных растений в формировании бактериального ценоза и несколько расширяют представления о спектре физиологической активности гликанов водных растений, в частности, об избирательном стимулировании или ингибировании роста отдельных групп микроорганизмов в окружающей растении среде.

Список литературы

- Бурковский И. В., Столяров А. П. Структурно-функциональная дифференциация и интеграция в морской прибрежной экосистеме // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120. № 5. С. 433—440.
- Шашуловская Е. А., Котляр С. Г. Мониторинг загрязняющих веществ в биогидроценозе Волгоградского водохранилища // Материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем: проблемы и перспективы гидробиологии и ихтиологии в XXI веке». Саратов: Изд. СГУ, 2001. С. 189—193.
- Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос. 1976. С. 109—141.
- Хирная А. Н., Федий С. П. Оценка качества воды загрязнённых водоёмов по изменению количества аминокислот в биохимическом составе мягкой высшей водной растительности / Самоочищение и биоиндикация загрязнённых вод. М.: Наука, 1980. 279 с.
- Гляд В. М. Определение моно-, ди- и олигосахаридов в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 2. С. 311—316.
- Полле А. Я., Оводова Р. Г., Попов С. В. Выделение и общая характеристика полисахаридов из пижмы обыкновенной, мать-и-мачехи и лопуха войлочного // Химия растительного сырья. 1999. № 1. С. 33—38.
- Бухарин О. В., Немцов Н. В. Симбиотические взаимодействия гидробионтов и их реакции на антропогенное воздействие // Известия самарского научного центра РАН. 2003. Т. 1. С. 53—65.
- Сакевич А. И. Экзометаболиты пресноводных водорослей. Киев: Наукова Думка. 1985. 87 с.
- Adler J. Chemotaxis in bacteria // Science. 1966. Vol. 153. № 3737. P. 708—716.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МАРКЕРЫ В ИЗУЧЕНИИ ВНУТРИВИДОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА РЯСКОВЫХ (*LEMNACEAE* DUM.)

А. А. Синюшин

МГУ им. М. В. Ломоносова, биофак, кафедра генетики
119992 г. Москва, Воробьевы Горы. E-mail: asinjushin@mail.ru

Семейство Рясковые (*Lemnaceae* Dum.) представляет собой результат гидрофильной эволюции порядка *Arales*. Крайняя специализация привела к морфологическому и экологическому обособлению представителей этого космополитного семейства. Среди особенностей этой группы можно назвать крайнюю морфологическую упрощённость: вегетативное тело рясковых превращено в своеобразную структуру, называемую обычно листецом. Кроме того, следует отметить необычную репродуктивную стратегию: цветение рясковых наблюдается крайне редко и подчинено не вполне понятным закономерностям. Основную роль в воспроизводстве играет бесполое размножение, осуществляющееся зачастую чрезвычайно интенсивно (Иванова, 1970). Виды этого семейства достаточно мобильны; так, листцы длительное время сохраняют жизнеспособность в отсутствии воды и могут быть перенесены на значительные расстояния птицами и водными животными, заселяя эфемерные и новосформированные водоёмы.

В силу перечисленных особенностей ряска вызывает интерес в качестве перспективного объекта для биохимических и генетических исследований. Ряска может выступать в роли индикаторов загрязнений природных водоёмов. Рассматриваются возможности использования генетически модифицированных рясок как продуцентов белка в биотехнологии. Одним из основных преимуществ в этой связи выступает именно высокая продуктивность в сочетании с вегетативным размножением, поддерживающим исходный генотип в неизменном состоянии.

Из-за практически полного отсутствия у представителей семейства чётких морфологических маркерных признаков, единственным инструментом в изучении естественного полиморфизма природных популяций и лабораторных линий ряска выступают молекулярные ДНК-маркеры. В настоящее время достаточно активно применяются методы маркирования, основанные на полимеразной цепной реакции (ПЦР, *Polymerase Chain Reaction*, PCR). С их использованием удаётся детектировать значительное число локусов, диспергированных по всему геному (Гостимский и др., 2005).

Одним из наиболее широко распространённых методов выявления генетического полиморфизма является RAPD-метод (*Random Amplified Polymorphic DNA*) или произвольно амплифицируемая полиморфная ДНК. В основе этого метода лежит проведение PCR с короткими (обычно 9—10 нуклеотидов) синтетическими одноцепочечными фрагментами ДНК, или праймерами. При амплификации один и тот же праймер комплементарно связывается (отжигается) с участками геномной ДНК в противоположной ориентации; в этом случае бактериальная термофильная ДНК-полимераза синтезирует на геномной ДНК как на матрице фрагмент, фланкированный сайтами связывания праймеров. В последующих циклах матрицей могут служить уже новосинтезированные последовательности. В результате после нескольких циклов PCR, проводимых в специальных приборах (амплификаторах), экспоненциально накапливается специфический для данного генотипа набор фрагментов различной длины, разделяемых при электрофорезе в агарозном геле.

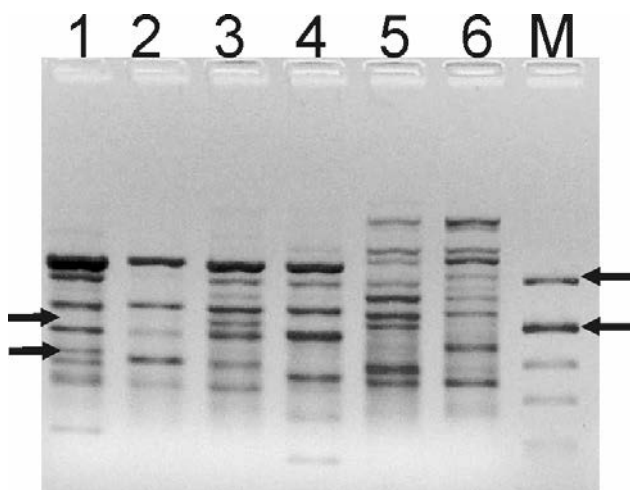


Рис. 1. Спектр электрофореза продуктов амплификации с праймером B474

1—4 — *L. minor*; 5—6 — *S. polyrhiza*; M — маркер молекулярного веса (pBR322/AluI). Стрелками отмечены полиморфные фрагменты (справа для *S. polyrhiza*, слева для *L. minor*).

Метод позволяет выявить значительное количество полиморфных локусов и проводить сравнение целых геномов. Среди недостатков метода следует отметить чувствительность к условиям проведения реакции, снижающую

воспроизводимость результатов. Тем не менее, настоящий подход успешно применяется в оценке чистоты сортового материала, сравнительном генотипировании маркерных линий и мутантов, в популяционной генетике (Алтухов, Салменкова, 2002).

В настоящей работе описанный подход сочетается с массовым анализом сегрегации (Bulk Segregant Analysis, BSA), при котором матрицей при PCR служит препарат геномной ДНК не одного, а нескольких (обычно не менее 10) растений, отобранных по какому-либо селективному признаку. Таким образом, удаётся идентифицировать полиморфные локусы, сцепленные с локусом признака. В работе таким «признаком» служила принадлежность к определённой популяции или метапопуляции, и проводился поиск маркеров, характерных для данной популяции.

В качестве материала для исследования послужили образцы ряски малой (*Lemna minor* L.) и многокоренника обыкновенного (*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.) из 3 близкорасположенных водоёмов на территории Звенигородской биостанции им. С. Н. Скадовского (Костин, Пожарный и Стерляжий пруды), а также р. Москвы в районе деревни Старониколаево Рузского района Московской области. При проведении RAPD-PCR с геномной ДНК использовали праймеры B474, B340, QR2, K8 и K10. Фракционирование продуктов амплификации проводили стандартным электрофорезом в агарозном геле с окрашиванием бромистым этидием. В спектрах электрофореза наблюдалось более 80 моно- (отмеченных во всех пробах) и полиморфных (присущих растениям только одной из проб) фрагментов (рис.1).

Результаты обрабатывали с помощью программы Treecon 1.3b, используя невзвешенный парно-групповой метод с арифметическим усреднением (Unweighted Pair-Group Method of Analysis, UPGMA) с оценкой достоверности бутстреп-методом. На основании полученных данных построена дендрограмма кластерного анализа, отражающая степень сходства растений различных водоёмов (рис. 2).

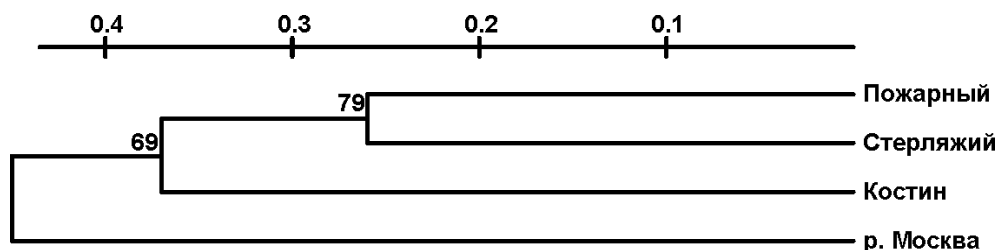


Рис. 2. Дендрограмма кластерного анализа для растений различных водоёмов
В верхней части — шкала степени различия.

Значительные размеры геномов рясковых, характерные вообще для однодольных, позволяют получить большое число маркеров даже с использованием сравнительно малого числа RAPD-праймеров. Из приведённой дендрограммы видна её высокая достоверность (индекс поддержки для обоих узлов превышает 50). Кроме того, интересно отметить, что степень различия между растениями близкорасположенных водоёмов для некоторых пар превышает 0,4. Подобная величина сопоставима с полученными для модельного объекта — гороха посевного (*Pisum sativum* L.) — межсортовыми и межлинейными различиями (Ковеза и др., 2005). Столь высокая изменчивость в природных популяциях рясок привлекает внимание ещё и с точки зрения перспектив использования различных представителей этого семейства в биотехнологии в качестве продуцентов. Определённый интерес вызывает вопрос об источниках изменчивости в популяциях рясок. Эта проблема требует проведения дополнительных исследований, однако среди гипотетических источников полиморфизма могут быть названы редкие явления полового размножения, спонтанные мутации и соматический кроссинговер. Последний фактор, вносящий в общую картину разнообразия многоклеточных организмов пренебрежимо малый вклад в силу низкой частоты и необязательности сегрегации рекомбинантных хромосом в половых клетках, имеет, по-видимому, определённое значение для организмов, размножающихся вегетативно.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что применение молекулярных маркеров представляется перспективным в изучении популяционной структуры рясок (например, при общей оценке изменчивости или при наблюдении за динамикой заселения новосформированных водоёмов). Отмеченный в природных популяциях этого семейства полиморфизм вполне сопоставим со значениями, ранее установленными для модельных объектов, размножающихся половым путём.

Список литературы

- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // Генетика. 2002. Т. 38. С. 1173—1195.
- Гостимский С. А., Кокаева З. Г., Коновалов Ф. А. Изучение организации и изменчивости генома растений с помощью молекулярных маркеров // Генетика. 2005. Т. 41. № 3. С. 1—15.
- Иванова И. Е. Некоторые особенности цветения и опыления рясок // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 5. С. 649—654.
- Ковеза О. В., Кокаева З. Г., Коновалов Ф. А., Гостимский С. А. Выявление и картирование полиморфных RAPD-маркеров генома гороха (*Pisum sativum* L.) // Генетика. 2005. Т. 41. № 4. С. 341—348.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ДОЛИНЫ Р. НЕМАН НА ОРОГРАФИЧЕСКОМ ГРАДИЕНТЕ

О. В. Созинов

Гродненский государственный университет им. Я. Купалы
Беларуссия, 230023 г. Гродно, ул. Э. Ожешко, 22, фак-т биологии и экологии. E-mail: o.sozinov@grsu.by

Геоботаническое профилирование на современном этапе развития науки позволяет получить наглядные данные, демонстрирующие взаимоотношения между растительностью и средой при сопоставлении фитоценозов и их характерных признаков с экологическими факторами местообитаний. Профилирование, во-первых, облегчает возможность сравнения описываемых фитоценозов с целью выяснения ведущих факторов среды, а во-вторых, помогает воспринимать каждый описываемый фитоценоз не изолированно от соседнего, а во взаимосвязи с другими, как звено в непрерывной цепи закономерных изменений внешней среды (Неронов, 2003), т.е. как фитоценотический и биотопический континуум.

Исследования по изучению смены растительных сообществ по орографическому градиенту в долине р. Неман проведены в 2003—2004 г. на территории Гродненского р-на Гродненской обл. Беларуси в окрестностях д. Погораны и д. Пригодичи (квадрат 34UFE₃ Universal Transverse Mercator). Профили пересекали участки от поймы реки до водораздельной поверхности (на обоих берегах) и охватывали всё разнообразие фитоценозов долины, что позволило выявить закономерности размещения сообществ на террасах и речных долинах, включая интразональные и экстразональные явления.

Долина р. Неман в районе исследований узкая вследствие прорыва рекой краевых ледниковых образований Гродненской возвышенности (Гродненские ворота). Рабочая длина профилей на левом берегу в среднем составила 57—60 м, при высоте склона 28—29 м и крутизне 35—45°; на правом берегу — 164—170 м при высоте коренного берега 24—28 м (от уреза воды) и крутизне 16—30°. Ширина профильного хода — 10 м. Всего заложено по три профиля на каждом берегу. Расстояние между профилями одного берега — от 10 до 40 м. Во время рекогносцировочного хода склон фиксировали на местности и нивелировали (в соответствии с азимутом). Для лесных фитоценозов отмечали состав древостоя, высоту и длину окружности деревьев на уровне 1,3 м, характерные виды подлеска и подроста, их обилие. По вектору профиля для описания травяно-кустарничкового и мохового ярусов закладывали учётные площадки 1 м² через каждые 1,5—2 м.

Собранные материалы обрабатывали и систематизировали в процессе камеральной работы. По изменению обилия доминирующих видов на профиле выделяли ассоциации. В масштабе построены план-схемы профилей с нанесёнными ассоциациями с помощью условных обозначений, включая экологические параметры (экологические режимы, механический состав почвы, количество видов растений, коэффициенты Симпсона (разнообразия и выравненности). Для каждой ассоциации по экологическим шкалам Л. Г. Раменского с соавт. (1956) рассчитаны ступени увлажнения и плодородия. В результате работы на профилях по левому берегу по доминантному принципу выделены растительные ассоциации на склоне коренного берега (северная экспозиция) и в пойме. Соответственно на правом берегу изучены фитоценозы на склоне коренного берега (южная экспозиция), на двух надпойменных террасах и в пойме.

Экологические характеристики. На профиле правобережья отмечено увеличение степени увлажнения от вершины берега к пойме: от сухо-лугового к влажно-луговому при увеличении

влажности почвы на террасах и уменьшения на склонах коренного берега и террас, такие же тенденции отмечены по плодородию почвы при относительно стабильной переменности увлажнения и пастбищной депрессии. Более крутой коренной берег и узкая пойма (ширина 15—20 м) на левом берегу формируют относительно однородный режим увлажнения — влажно-луговое и свежeluговое (62—71 ступень увлажнения по Раменскому). Данные на основе шкал Раменского показали уменьшение степени увлажнения в пойме относительно склона, что, вероятно, связано с более лёгкими по механическому составу почвами в пойме и невысоким обилием древесных растений. Левобережные биотопы более увлажнённые, чем правобережные, вследствие различий в экспозиции склонов, структуре и составе фитоценозов.

Ценотическая структура. На склоне северной экспозиции сформировались сосняки орлякового (верхняя часть склона), снытевого и кисличного типов с обильными популяциями малины (*Rubus idaeus*), хвоща лугового (*Equisetum pratense*), х. зимующего (*Equisetum hyemale*) и зелёных мхов (*Bryopsidae*). Для склона южной экспозиции коренного берега на правобережье характерны более сухие типы сосняков (содоминант — берёза бородавчатая): доминировал мшистый тип леса с ксерофильной травянистой растительностью: овсяница овечья (*Festuca ovina*), подмаренник настоящий (*Galium verum*), ястребиночка волосистая (*Pilosella officinarum*), тимopheвка степная (*Phleum phleoides*). На террасах и их склонах — сомкнутые травянистые мезо- и ксерофильные фитоценозы с единичными соснами (*Pinus sylvestris*), берёзами (*Betula pendula*) и осинами (*Populus tremula*). Из кустарников отмечены роза собачья (*Rosa canina*), барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*), жостер слабительный (*Rhamnus cathartica*); единичные деревья боярышника однопестичного (*Crataegus monogyna*). В травянисто-кустарничковом ярусе ассоциаций террас преобладали: земляника зелёная (*Fragaria viridis*), овсяница овечья, тысячелистник (*Achillea millefolium*), подмаренник настоящий, тимopheвка степная, ежевика (*Rubus caesius*), репешок аптечный (*Agrimonia eupatoria*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), коровяк метельчатый (*Verbascum lychnitis*), солнцезвезд (*Helianthemum nummularium*), трясунка средняя (*Briza media*), овсяница красная (*Festuca rubra*), люцерна хмелевидная (*Medicago lupulina*). Из редких и охраняемых видов Беларуси отмечен стальник ползучий (*Ononis repens*) — луговые сообщества второй надпойменной террасы, пустореберник Фишера (*Cenolophium denudatum*) — экотон: пойма и склон первой террасы, прострел луговой (*Pulsatilla pratensis*) — южная опушка берёзово-сосняка мшистого (Белявская и др., 2004).

Пойменные растительные сообщества обоих берегов имели различную ценотическую структуру и состав. Особенностью пойм района исследования является их небольшая ширина (14—28 м), слабая дифференциация (выражена только прирусловая часть), как правило, хорошо сформированный пояс ивняковых зарослей.

На левобережье ивняк полностью занимал всю пойму до подножья коренного берега, но вследствие антропогенного влияния — с высокой долей мозаичности. Заросли ивняка (высотой 3—5 м и выше) формировали: ива трёхтычинковая (*Salix triandra*), и. корзиночная (*S. viminalis*), и. пурпурная (*S. purpurea*), и. белая (*S. alba*), и. ломкая (*S. fragilis*), часто с хмелем обыкновенным (*Humulus lupulus*), повоем (*Calystegia sepium*) и эхиноцистисом (*Echinocystis lobata*). На открытых биотопах сформировались травянистые сообщества с доминированием белокопытника ненастоящего (*Petasites spurius*), полевицы побегообразующей (*Agrostis stolonifera*), манника большого (*Glyceria maxima*) (на мелководье и топких берегах), хвоща зимующего, ежевики, крапивы (*Urtica dioica*); основные содоминанты и ассектаторы: незабудка болотная (*Myosotis scorpioides*), хвощ полевой, жерушник земноводный (*Rorippa amphibia*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), череда олиственная (*Bidens frondosa*), ситник жабий (*Juncus bufonius*), норичник узловатый (*Scrophularia nodosa*), мятлик болотный (*Poa palustris*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), чистец болотный (*Stachys palustris*), вербейник монетчатый (*Lysimachia nummularia*), зюзник европейский (*Lycopus europeus*).

Растительные сообщества поймы на правом берегу имели более богатое видовое разнообразие вследствие узкой полосы невысокого (высота до 2,5 м) ивняка (изредка с хмелем) по прирусловой части (отмечено влияние бобров) и широкой хорошо освещённых участков, прилегающих к склону первой террасы. Из древесных растений доминировали ива трёхтычинковая, и. пурпурная; спорадично встречались ива белая, и. и. ломкая. В травянистых сообществах доминировали: двукосточник (*Phalaroides arundinacea*), пижма (*Tanacetum vulgare*), ежевика, хвощ полевой, птармика (*Ptar mica vulgaris*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*). В роли содоминантов и ассектаторов выступали: белокопытник ненастоящий, посконник (*Eupatorium cannabinum*), икотник (*Berteroa incana*), полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), полевица побегообразующая, мята водная (*Mentha aquatica*), зюзник европей-

ский, мыльнянка (*Saponaria officinalis*), выюнок полевой (*Convolvulus arvensis*), вероника длин-нолистная (*Veronica longifolia*), крапива двудомная, вербейник обыкновенный (*Lysimachia vul-garis*), пустореберник Фишера.

Качественный анализ гидроморф пойменных фитоценозов показал, что более широким спектром обладают растительные сообщества правобережья: от гигрофитов до ксеромезофитов, что, на наш взгляд, связано с ценотическими и орографическими особенностями данных биотопов, а также большой вероятностью заноса диаспор менее требовательных к увлажнению почвы видов растений с соседних ксерофильных фитоценозов на освободившиеся после паводка участки (в первую очередь на песчаные наносы). Таким образом, геоботанические исследования долины р. Неман (Беларусь, Гродненская обл. и р-н, Гродненская возвышенность) методом профилей позволили выявить закономерности смены растительных сообществ на орографическом градиенте в условиях узкой речной долины и поймы.

Список литературы

Неронов В. В. Полевая практика по геоботанике [Электрон. ресурс] // Биология. 28. 31. 2003. М.: 2003. Режим доступа: <http://bio.1september.ru/2003/28/6.htm>

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 470 с.

Белявская О. В., Жебровиц О. К., Крышин Т. Э., Созинов О. В. Размерная структура ценопопуляций *Phleum phleoides* // Экологические проблемы Полесья и сопредельных территорий: Матер. VI Международ. научно-практ. конф., Гомель, октябрь, 2004 г. Гомель: ГТУ, 2004. С. 24—25.

ГИДРОФИЛЬНАЯ ФЛОРА ПОЛЯКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

В. В. Соловьёва

Самарский государственный педагогический университет
443090 г. Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26

Природно-климатические особенности степной зоны и потребности экономики Самарской области обусловили создание в южных районах большого числа малых искусственных водоёмов, в том числе водохранилищ объёмом свыше 1 млн. м³. Объектом нашего изучения явилось Поляковское водохранилище, созданное на базе р. Большая Глушица в 1 км от с. Поляково Большечерниговского р-на, на юге Самарской обл. Согласно физико-географическому районированию Среднего Поволжья, объект изучения расположен в районе Общего Сырта (Милюков, 1953). Водохранилище заполнено в 1968 г., длина его около 5,5 км, площадь водного зеркала — 3,55 км², объём водной массы — 15,75 млн. м³. Наибольшая глубина в приплотинной части достигает 18 м. Площадь водосбора водохранилища составляет 136,5 км². Поляковское водохранилище имеет неустойчивый гидрологический режим сезонного регулирования и многолетнюю амплитуду колебаний от 260 до 280 см. По характеру зарастания оно относится к типу умеренно заросших водоёмов, то есть более 20% поверхности акватории занято прибрежно-водной растительностью.

Этот объект представляет интерес в гидроботаническом отношении, так как до недавнего времени он оставался не изученным, публикации об особенностях его зарастания появились лишь в последние годы (Соловьёва, Дамрин, 2002; Дамрин и др, 2003). Цель настоящей работы — дать подробную характеристику флоры Поляковского водохранилища в сравнительном аспекте с другими водоёмами области такого же типа, имеющими объём более 1 млн. м³, сходные гидрологические режимы и характер использования (Соловьёва, Матвеев, 1992; 1993; 1995; Соловьёва, 2003). Сравнимые водоёмы созданы в разные годы (1941—1981 гг.), однако все они существуют более 25 лет и имеют сформированный флористический комплекс видов (Соловьёва, 1995; 2002). При анализе флоры автор придерживался методических принципов, изложенных в работах А. В. Щербакова (1995) и В. Г. Папченкова (1993, 2001).

В результате гидроботанических исследований Поляковского водохранилища выявлено 58 видов высших растений из отдела *Magnoliophyta*, относящихся к 37 родам и 25 семействам. К классу *Magnoliopsida* принадлежит 30 видов (51%), к *Liliopsida* — 28 (49%). Экологический со-

став флоры представляют 13 гидрофитов (22,4%), 10 гелофитов (17,2%), 7 гигрогелофитов (12%), 18 гигрофитов (31%), 10 гигромезофитов и мезофитов (17,2%).

В «водном ядре» флоры отмечено 13 видов цветковых растений из 9 родов и 8 семейств, что составляет 61% от флоры гидрофитов малых искусственных водоёмов Самарской обл. Гидрофиты представлены такими видами как *Elodea canadensis* Michx., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Potamogeton crispus* L., *P. gramineus* L., *P. natans* L., *P. perfoliatus* L., *Ceratophyllum submersum* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid, и *Myriophyllum spicatum* L. Последние три вида являются специфичными для флоры Поляковского водохранилища. Кроме того, среди настоящих водных растений во флоре изучаемого водоёма впервые для Самарской области отмечен гибридный вид *Batrachium*×*felixii* Soó (= *B. circinatum*×*B. trichophyllum*). Другой вид — *Batrachium divaricatum* (Schrank) Wimm. впервые отмечен для флоры малых искусственных водоёмов области. Указанные гидрофиты редко встречаются и во флоре естественных водоёмов и водотоков Среднего Поволжья (Матвеев, 1990; Папченко, 2001). Флора Поляковского водохранилища содержит наибольшее число гидрофитов (22,4%) по сравнению со всеми другими водохранилищами (см. табл.).

Таблица. Сравнительная характеристика флоры малых водохранилищ Самарской области (абсолютное число видов / в %)

Название водохранилищ	Экологический состав флоры					Всего видов
	Гидрофиты	Гелофиты	Гигрогелофиты	Гигрофиты	Гигрофиты и мезофиты	
Кондурчинское	7/7,9	5/5,7	11/12,5	20/22,7	45/51,1	88
Чубовское	4/6,6	8/13,3	8/13,3	19/31,6	21/35	60
Кутулукское	5/6,6	6/8	9/12	18/24	37/49,3	75
Черновское	11/13,9	8/10,1	8/10,1	17/21,5	35/44,3	79
Поволжской АГЛОС	6/10,7	8/14,3	5/8,9	11/19,6	26/46,4	56
Ветляное	10/16,4	8/13,1	5/8,1	12/19,7	26/42,6	61
Таловское	10/15,4	6/9,2	8/12,3	13/20	28/43	65
Корнеевское	8/13,8	9/15,5	7/12	18/31	16/27,6	58
Гавриловское	8/15	11/20,8	8/15	13/24,5	13/24,5	53
Поляковское	13/22,4	10/17,2	7/12	18/31	10/17,2	58

Прибрежную флору составляют 45 видов из 13 семейств и 28 родов, что составляет 31,5% состава всех прибрежных видов, отмеченных в малых искусственных водоёмах области. В составе гелофитов содержатся преимущественно широко распространённые виды растений — *Alisma plantago-aquatica* L. *Butomus umbellatus* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus lacustris* L., *S. tabernaemontani* Gmel., *Sparganium erectum* L., *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L. В то же время, на побережье Поляковского водохранилища отмечены *Alisma gramineum* Lej. и *Typha laxmanii* Leresch., редко встречающиеся в малых искусственных водоёмах региона (Соловьёва, 1995) и Среднего Поволжья (Папченко, 2001). В пределах Самарской обл., они были отмечены только в трёх малых водохранилищах, расположенных в степной зоне, в районе Сыртового Заволжья — на мелководьях Таловского, Гавриловского и Корнеевского водохранилищ.

Гигрогелофитов, характерных только для Поляковского водохранилища, отмечено не было, все они широко распространены в водоёмах области. Это *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *B. kozhevnikovii* (Litv.) A. E. Kozhevnikov, *Carex acuta* L., *C. riparia* Curt., *Eleocharis palustris* (L.) Roem et Schult., *Lythrum salicaria* L. и *Rorippa amphibia* (L.) Bess.

Сравнение количественного состава водной флоры (гидрофиты, гелофиты и гигрогелофиты) Поляковского водохранилища с другими объектами показало, что в целом она составляет 48,2% от общего списка, что характерно для степных водохранилищ. В водоёмах, созданных в лесостепной зоне, на долю водной флоры приходится от 24 до 34%.

В группу гигрофитов изучаемого объекта входят такие виды как *Alopecurus geniculatus* L., *Bidens tripartita* L., *Carex vulpina* L., *Galium palustre* L., *J. gerardii* Loisel, *Lycopus europaeus* L., *Mentha arvensis* L., *Rorippa palustris* (L.) Bess., *Ranunculus sceleratus* L., *Salix fragilis* L., *S. viminalis* L., *S. mirsinifolia* L., *Solanum dulcamara* L., *Stachys palustris* L., *Carex melanostachya* Bieb. ex. Willd., *Juncus compressus* Jacq., *Persicaria maculata* (Raf.) S. F. Gray. Последние 4 вида на других водохранилищах не встречались. Кроме того, на побережье Поляковского водохранилища встречается *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, отмеченная только на Ветлянском водохранилище. В целом, доля гигрофитов на изучаемом объекте сопоставима с таковой на других водохранилищах.

Из гигромезофитов и мезофитов на побережье изучаемого объекта отмечено всего 10 видов: *Althaea officinalis* L., *Artemisia procera* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Euphorbia palustris* L., *Inula britannica* L., *Potentilla anserina* L., *Ranunculus repens* L., *Rumex confertus* Willd. и *Xanthium strumarium* L. Следует отметить, что для водохранилищ, созданных в условиях степной зоны, характерна невысокая доля заходящих в воду береговых растений, так на Поляковском, Гавриловском и Корнеевском водохранилищах, расположенных в бассейне реки Б. Иргиз содержится от 17,2 до 27,6% видов этой группы (см. табл.). В то время как в водохранилищах, расположенных в лесостепной зоне, в районе Высокого Заволжья (Кондурчинское, Чубовское, Кутулукское, Черновское и Поволжской АГЛОС) их отмечено от 35 до 51%.

Поляковское водохранилище создано на юге Самарской обл. Для этой территории указывается коэффициент увлажнения менее 0,7, в связи с чем, в районе степного водоёма не прослеживается выраженная переходная (экотонная) зона от автоморфных к гидроморфным условиям обитания, гигрофиты и мезофиты здесь составляет всего 17,2% флоры. Такие растения как *Inula britannica*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, *Rumex confertus*, *Xanthium strumarium*, а также виды ив (*Salix*), обычно обитающие в условиях достаточного увлажнения с высоким обилием, на изучаемом водоёме не получили широкого распространения. В условиях засушливой степи водохранилище не оказывает сильного влияния на окружающую растительность, поэтому она сохраняет ксерофитный характер.

Сравнение флоры Поляковского водохранилища с другими показало, что наибольшее сходство она имеет с флорой Гавриловского водохранилища (74%), оба они расположены в районе Сыртового Заволжья степной зоны. Наименьшее сходство (23%) флора изучаемого объекта имеет с Кутулукским и Кондурчинским водохранилищами, созданными в районе Высокого Заволжья лесостепной зоны. Коэффициенты сходства флор с другими водохранилищами составляют 24—30%. Сравнение водной флоры водохранилищ также показало, что наименьшее сходство (39,5%) изучаемый объект имеет с географически отдалённым Кондурчинским водохранилищем. Водоёмы, расположенные в одном физико-географическом районе Общего Сырта (Корнеевское, Гавриловское) имеют коэффициент сходства водной флоры с изученным водоёмом 65 и 72%, соответственно. Таким образом, изучение Поляковского водохранилища в сравнительном аспекте с другими искусственными гидрологическими объектами подтверждает зависимость формирования их гидрофильной флоры от зонального фактора.

В заключении, автор выражает благодарность чл.-кор. РАН А. А. Чибилёву за возможность организации комплексных полевых исследований Поляковского водохранилища в июле 2002 г. в рамках проекта № Т 029 «Государственная поддержка интеграции высшего образования и фундаментальной науки».

Список литературы

- Дамрин А. Г., Соловьёва В. В., Пласина Т. И., Чибилёв А. А., Петрищев В. П. Ландшафтно-геоботанические особенности формирования геосистем малых водохранилищ (на примере Поляковского водохранилища) // Поволжский экологический журнал. № 2. 2003. С. 109—118.
- Матвеев В. И. Динамика растительности водоёмов бассейна Средней Волги: Монография. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. 192 с.
- Мильков Ф. Н. Среднее Поволжье. Физико-географическое описание. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 263 с.
- Папченков В. Г., Соловьёва В. В. Флора прудов Среднего Поволжья // Самарская Лука, Бюл. № 4. 1993. С. 172—190.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья: Монография. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Пласина Т. И., Гусева Л. В., Саксонов С. В., Соловьёва В. В. О двух новых видах для флоры Заволжья // Ботан. журн. Т. 90. № 2. С. 275—277.
- Соловьёва В. В., Матвеев В. И. Флора и растительность Ветлянского водохранилища // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений: межвуз. сб. Самара: Изд-во: Самарский госуниверситет. 1992. С. 32—46.
- Соловьёва В. В. Матвеев В. И. Заращение водохранилищ, созданных на малых реках Самарской области // Проблемы регионального природоведения: Тез. докл. научн.-практ. конф. Самара, 1993. С. 55—57.
- Соловьёва В. В., Матвеев В. И. Основные закономерности формирования флоры и растительности Черновского водохранилища // «Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах». Самара, 1995. С. 193—197.
- Соловьёва В. В. Закономерности формирования растительного покрова малых искусственных водоёмов Самарской области под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 1995. 19 с.

Соловьёва В. В., Дамрин А. Г. Закономерности формирования растительного покрова Поляковского водохранилища // Вопросы степеведения. Влияние экспозиции и литологии на структуру и динамику пастбищно-степных ландшафтов. Научные докл и матер. Школы-семинара молодых учёных-степеведов, проведенной в рамках ВЦП «Интеграция». Оренбург, 2002. С. 79—84.

Соловьёва В. В. Экологическая характеристика малых водохранилищ Самарской области // Исследования в области биологии и методики её преподавания. Самара: Изд-во СГПУ, 2003. С. 128—142.

Щербаков А. В. Типы местообитаний и анализ информации по региональным флорам водоёмов // Флора Центральной России: Матер. Росс. конф. 1995. С. 27—30.

МОНИТОРИНГ ФЛОРЫ ПРУДОВ Г. САМАРЫ С 1936 ПО 2004 ГОДЫ

В. В. Соловьёва

Самарский государственный педагогический университет
443090 г. Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26

В конце XIX—начале XX вв. в окрестностях г. Самары, на территории монастырей, усадеб, садоводческих и рыбных хозяйств было создано более 20 прудов овражного и копаного происхождения, в настоящее время они расположены в черте города. Впервые городские пруды исследовались сотрудниками Куйбышевского пединститута в 1936 г. (Мельниченко и др., 1938; Мельниченко, 1938). В 1977—78 гг. флора прудов изучалась студенткой этого вуза Л. Я. Королёвой. В результате изучения 15 прудов, ею было выявлено 68 видов высших растений (30 прибрежно-водных). В 1986 г. исследованием было охвачено 20 прудов, в результате было выявлено 122 вида растений. При этом изучалась не только флора водоёмов (31 вид), но и прилегающей к ним территории (Соловьёва, 1988; Соловьёва, Матвеев, 1990). В 1994—95 годы в 20 прудах было зарегистрировано 46 видов водных и прибрежно-водных растений (Головин, Соловьёва, 1995; Соловьёва, Дашутин, 1996).

В последние годы пруды г. Самары стали привлекать внимание различных исследователей — гидрохимиков, гидробиологов, зоологов, гидробиотаников, экологов (Бажанова, Медякова, 2003; Семёнов, Бунеев, 2003; Сеницкий, 2004; Ясюк, 2004; Тишина, Семёнов и др., 2005; Герасимов, 2005). В гидробиологических и экологических работах авторы делают выводы о биоразнообразии и экологическом состоянии урбанизированных экосистем, связывая их, как правило, только с абиотическими факторами среды, не учитывая фиторазнообразия и консортивных связей гидробионтов с высшими водными растениями. Поскольку прибрежно-водные растения выполняют важную трофическую и экологическую роль, участвуя в самоочищении водоёмов (Гаевская, 1966; Негрбов, Хмельёв, 1999; Кособокова, 2003; Садчиков, Кудряшов, 2004), для экологического мониторинга городских прудов важно отслеживать динамику их флоры в различные годы.

Отсутствие флористического списка в работе З. А. Мельниченко (1938) по конкретным водоёмам не позволило сделать детальный анализ флоры в начальный период изучения. Можно лишь отметить, что тогда в водоёмах произрастали *Nymphaea alba* L., *Lemna gibba* L. и *Sagittaria natans* Pall., широко распространёнными видами были *Oenanthe aquatica* (L.) Poir, *Butomus umbellatus* L., *Typha laxmannii* Lepech., *Sagittaria sagittifolia* L. и *Scirpus lacustris* L. Позднее первые три вида другими исследователями не указывались, а остальные стали редкими уже в 1977 г. и были отмечены только в одном-двух водоёмах.

При сравнении флористических списков Л. Я. Королёвой (1978) с современными данными, были выявлены виды растений, не произраставшие в прудах в прежние годы: *Nymphaea candida* J. Presl., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Riccia fluitans* L., *Salvinia natans* L. (All.), *Najas major* All, *Potamogeton crispus* L., *P. pusillus* L., *P. perfoliatus* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Hyppuris vulgaris* L., *Alisma gramineum* Lej., *Bidens frondosa* L. и *Impatiens grandulifera* Royle. Первые три вида растений были интродуцированы в прудах Ботанического сада, последние два северо-американских вида активно распространяются по городским прудам и характерны для многих искусственных водоёмов Европы (Koch, 1988; Чёрная, 2000; и др.). Многолетние наблюдения показали, что в прудах не произрастают *Alisma lanceolatum* With., *Scirpus lacustris*, *Typha laxmannii*, *Potamogeton compressus* L., *Utricularia vulgaris* L. отмечаемые здесь ранее Л. Я. Королёвой.

Во флоре изученных водоёмов 18 видов являются наиболее антропоустойчивыми, они указывались всеми исследователями в различные годы, среди них — *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna minor* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Lythrum salicaria* L., *Sparganium erectum* L.

tum L., *Bidens tripartita* L., *Lycopus europaeus* L., *Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Phragmites australis* (Cav) Trin ex Steud, *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L. и др. Перечисленные виды имеют самую высокую частоту встречаемости. В 17 водоёмах отмечены *Lemna minor* и *Typha angustifolia*. В 15 прудах встречены *Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid и *Alisma plantago-aquatica*. В 10 водоёмах произрастают *Typha latifolia* и *Sparganium erectum*. Только однажды были встречены *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Riccia fluitans*, *Salvinia natans*, *Najas major*, *Potamogeton crispus*, *P. perfoliatus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Ceratophyllum submersum*, *Zannichellia palustris* L., *Hyppuris vulgaris*, *Alisma gramineum* и *Rorippa amphibia* (L.) Bess.

В настоящее время изучена флора 25 городских прудов, в целом она содержит 83 вида высших водных и прибрежно-водных растений. Изучение динамики флоры 20 прудов с 1986 г. показало, что в двух из них произошло незначительное уменьшение числа видов растений, а в остальных — увеличение. В 1986 г. каждый водоём содержал от 1 до 16 видов, в 1995 — от 2 до 19, а по последним данным — от 2 до 34. В пяти водоёмах флористический состав остался неизменным. В 12 прудах отмечено менее 10 видов растений. Относительным флористическим разнообразием отличается пруд в Солнечном микрорайоне, он содержит 18 видов, в том числе *Salvinia natans*. Её появление в городских прудах отмечено впервые в 2000 г. и, вероятнее всего, связано с гнездованием здесь утки-кряквы, хотя, не исключено и сознательное занесение этого растения жителями микрорайона. Следует иметь в виду, что до 90-х годов этот водоём находился в загородной зоне, а в настоящее время расположен среди многоэтажных зданий в условиях сильного антропогенного пресса, что в дальнейшем может сказаться на изменении видового состава макрофитов. Наиболее разнообразна флора прудов на ул. Воронежской (24—34 вида), ул. И. Булкина (23 вида) и в Ботаническом саду (23—28 видов). Указанные водоёмы в настоящее время имеют живописный вид, служат местом отдыха горожан, объектами экскурсий. В 1991 г. 7 городских прудов получили статус памятников природы местного (городского) значения (Головин, Соловьёва, 1995).

В целом, для флоры изученных водоёмов характерна динамика видового состава всех экологических групп. Состав гидрофитов в период с 1977 г. по 2004 г. изменился с 12 до 20, гелофитов — с 12 до 9, гигрогелофитов — с 5 до 11. Число видов заходящих в воду береговых растений (гигрофитов, гигромезофитов и мезофитов) увеличилось с 30 до 43. Обогащение типично водными растениями происходит, главным образом, благодаря заносу диаспор водоплавающими птицами (утка-кряква), по нашим наблюдениям на 8 городских прудах в последние годы стабильно отмечается гнездование кряквы. Уменьшение состава гелофитов связано с исчезновением из флоры прудов таких неустойчивых к урбанизированным условиям видов как *Typha laxmannii*, *Sagittaria sagittifolia* и *Scirpus lacustris*. Увеличение гигрофитов и гигромезофитов происходит благодаря расселению анемохорных (виды родов *Salix*, *Epilobium* и др.) и антропохорных (*Bidens frondosa* и *Impatiens grandilifera*) видов растений, а так же из-за появления рудеральных растений *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Plantago intermedia* DC., *Amoria fragifera* (L.) Roskov L., *Urtica dioica* L., *Xanthium strumarium* L.

Таким образом, анализ динамики флоры городских прудов показал, что основными факторами её формирования служат водоплавающие птицы, а также прямое и косвенное антропогенное воздействие. Прямое воздействие проявляется в виде преднамеренного заноса растений (*Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Riccia fluitans*, *Iris pseudacorus* L., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf и др.) и случайного (*Bidens frondosa* и *Impatiens grandilifera*). Последние виды являются заносными растениями, ареалом которых изначально была Северная Америка. Причинами, благоприятствующими активному разрастанию адвентивных видов в искусственных водоёмах являются высокий минеральный и трофический уровень воды, наличие мелководий, интенсивная освещённость и температура воды. Бедность флоры городских прудов связана с изолированностью их от общей гидрографической сети, особенностями урбанизированных условий и с происхождением (13 из 25 водоёмов являются копаными, 12 — овражными).

Список литературы

- Бажанова Л. М., Медякова О. А. Химические показатели экологического состояния некоторых прудов г. Самары // Исследования в области биологии и методики её преподавания: Межкаф. сб. Самара: Изд-во СамГПУ, 2003. Вып. 2. С. 4—13.
- Гаевская И. С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоёмов. М.: Из-во АН СССР, 1966. 327 с.
- Головин В. Н., Соловьёва В. В. Старинные пруды в городе Самаре // «Зелёная книга» Поволжья. Охраняемые природные территории Самарской области. Самара: Самарское кн. изд-во, 1995. С. 180—182.

- Кособокова С. Р. Консорционный анализ поверхностно-плавающих гидрофитов водоёмов г. Астрахани: Автореф. дис. ... к.б.н. Астрахань, 2003. 19 с.
- Королёва Л. Я. К познанию флоры прудов города Самары: Дипломная работа. Рукопись. 1978. 26 с.
- Мельниченко А., Положенцев П., Куликова М., Королёва К. Куйбышев и его окрестности как места для школьных экскурсий по зоологии // Учёные записки Куйбышевского пединститута. Вып. 1. 1938.
- Мельниченко З. А. К вопросу о составе микро- и макрофлоры непроточных водоёмов окрестностей г. Куйбышева // Уч. зап. Куйбышевского педин-та. Вып. 1. 1938. С. 57—61.
- Негробов В. В., Хмелёв К. Ф. Консорционный анализ семейства кувшинковых *Nymphaeaceae* Salisb. бассейна Среднего Дона. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1999. 184 с.
- Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Экология прибрежно-водной растительности (учебное пособие для студентов вузов). М.: Изд-во НИА-Природы, РЭФИА, 2004. 220 с.
- Семёнов А. А., Бунеев С. С. Флора гидрофитов города Самары // Исследования в области биологии и методики её преподавания: Межкаф. сб. Самара: Изд-во СамГПУ, Вып. 2. 2003. С. 243—248.
- Синицкий А. В. Характеристика сапробности прудов на территории г. Самары // Самарская Лука: Бюл. № 4. 2004. С. 215—221.
- Соловьёва В. В. Флора и растительность прудов г. Куйбышева // П Всерос. конф. по высш. водн. и прибр.-водн. раст.: Тез. докл. Борок, 1988. С. 45—46.
- Соловьёва В. В., Матвеев В. И. Влияние антропогенного фактора на формирование флоры и растительности прудов города Куйбышева // Интродукция и акклиматизация. Охрана и использование растений. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1990. С. 114—133.
- Соловьёва В. В., Дашутин А. П. Динамика флоры прудов г. Самары за последние 20 лет // Взаимодействие природы и человека на границе Европы и Азии.: Тез. докл. Самара, 1996. С. 101—103.
- Тишина О. В., Семёнов А. А., Силаева М. В., Ясюк В. П. Воронежские пруды как экосистемы // Исследования в области естественных наук и образования: Межвуз. сб. научно-исслед. работ преподавателей и студентов. Самара: Изд-во СГПУ, 2005. С. 239—249.
- Чёрная Г. А. Классификация переувлажнённых экосистем Лесостепи Украины // V Всероссийская конф. по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тезисы докладов. Борок, 2000. С. 233—234.
- Ясюк В. П. Воронежские пруды: история, биота, экология // Краеведческие записки. Вып. XIII. Самара, 2004. С. 88—97.
- Koch U. V. Okologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa Verdrängt er *Bidens tripartita* L. // Flora. 1988. Bd. 180. S. 3—4.

ГИДРОБОТАНИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «ИРГИЗСКАЯ ПОЙМА»

В. В. Соловьёва, Д. Е. Денисов

Самарский государственный педагогический университет
443090 г. Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26

В настоящее время основная функция сохранения естественных растительных сообществ и восстановления нарушенных ландшафтов отводится заповедным и особо охраняемым природным территориям (ООПТ) — главным образом, памятникам природы. Их размещение в Самарской обл. характеризуется заметной неравномерностью. Из 286 памятников природы, большинство сосредоточено в её северной части, в южных районах, наиболее используемых в системе земледелия, сосредоточено менее 10% таких объектов, из них только 4 ООПТ относятся к интразональным типам ландшафтов, которым принадлежит основная эколого-стабилизирующая функция и важная роль в сохранении генофонда прибрежно-водной флоры. Одним из таких памятников природы является «Иргизская пойма». Он расположен в степной зоне, между селами Пестровка и Мосты на землях Пестровского лесхоза, кварталы с № 1 по 32 площадью 3028 га (Плаксина, Захаров, 1995). До настоящего времени во флористическом отношении были изучены пойменный лес и прилегающая к нему лугово-степная растительность. Гидрботаническое изучение «Иргизской поймы» начато в 1999 г. (Соловьёва, 2001; Денисов, 2004; Соловьёва, Денисов, 2004).

Река Большой Иргиз — левый приток р. Волги, протяжённостью 375 км (в пределах области 242 км), площадь водосбора составляет 23 980 кв.км. Река является водотоком исключительно снегового питания, его доля в годовом питании составляет более 80%. Характерной особенностью водосбора является бедность грунтовыми и поверхностными водами, что объясняется сухостью климата, степным характером местности и близким залеганием водонепроницаемых глин (Матвеев, 1999). Исток реки находится в районе Сыртового Заволжья, устье — за пределами области. В среднем течении русло р. Б. Иргиз разделено рядом плотин на каскад небольших водохранилищ.

В условиях засушливого климата это позволило избежать пересыхания реки в летний период. Флористическое изучение водоёмов, созданных на русле реки, показало, что в них произрастает 59 видов высших растений из 45 родов и 30 семейств, 26 видов относится к классу *Liliopsida*, 32 — к *Magnoliopsida*, кроме того, один вид относится к отделу *Polypodiophyta*. «Водное ядро» составляет 30,5% изучаемой флоры или 28% от видового состава гидрофитов Самарской обл. (Матвеев, Соловьёва, Семёнов, 2003).

Экологический состав флоры представлен гидрофитами (18 видов), гелофитами (11), гиетрогелофитами (6), гиетрофитами (16), и мезофитами (8). Согласно классификации растений водоёмов и водотоков В. Г. Папченко (2003) было выделено три группы экотипов: настоящие водные растения, прибрежно-водные и заходящие в воду береговые растения. Ниже приведём видовой состав каждой из экологических групп.

Среди погруженных укореняющихся гидрофитов отмечено 6 видов рдестов: *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L., *P. pectinatus* L., *P. berchtoldii* Fieb., *P. crispus* L., *P. compressus* L., а также *Elodea canadensis* L. Michx. Гидрофиты, свободно плавающие в толще воды, представлены 4 видами — *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna trisulca* L., *Stratiotes aloides* L., *Najas major* All. К укореняющимся гидрофитам с плавающими на поверхности воды листьями, относятся 3 вида — *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith и *Persicaria amphibium* L. Гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды отмечено 4 вида — *Lemna minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Hydrocharis morsus-ranae* L. и *Salvinia natans* (L.) All.

Прибрежно-водные растения, включающие гелофиты и гиетрогелофиты представлены 17 видами. Из низкотравных гелофитов отмечены *Sagittaria sagittifolia* L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Sparganium erectum* L., *Butomus umbellatus* L., *Alisma plantago-aquatica* L. Из высокотравных гелофитов — *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb, *Phragmites australis* (Cav) Trin ex Steud, *Scirpus tabernaemontanii* C. C. Gmel., *Scirpus lacustris* L., *Typha angustifolia* L. и *T. latifolia* L. Гиетрогелофиты представлены такими видами как *Agrostis stolonifera* L., *Cicuta virosa* L., *Carex acuta* L., *Lythrum salicaria* L., *Rorippa amphibia* L. (Bess.), *Veronica anagallis-aquatica* L.

Следует отметить, что для изучаемой экосистемы характерно земноводное растение — *Persicaria amphibium*, образующее как водные, так и наземные формы, с явным доминированием последних в растительном покрове.

В группу заходящих в воду береговых растений входят 24 вида. К гиетрофитам относятся *Bidens tripartita* L., *Lycopus exaltatus* L. fil., *L. europaeus* L., *Lysimachia nummularia* L., *L. vulgaris* L., *Mentha arvensis* L., *Polygonum hydropiper* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) N. M. Wolf., *Salix alba* L., *S. fragilis* L., *S. triandra* L., *Solanum dulcamara* L., *Scutellaria galericulata* L., *Stachys palustris* L. и *Ranunculus repens* L. Группа мезофитов содержит *Amoria fragifera* (L.) Roskov, *Artemisia procera* L., *Calistegia sepium* (L.) R. Br., *Humulus lupulus* L., *Padus avium* Mill., *Plantago intermedia* L., *Potentilla anserina* L., *Rumex confertus* Willd. и *Urtica dioica* L.

При изучении прибрежно-водной растительности использовалась доминантная классификация (Матвеев, 1973). Растительные сообщества представляют 25 ассоциаций из 16 формаций. Из них 5 относятся к подтипу прибрежной растительности и к группе формаций воздушно-водной растительности — *Phragmiteta australis* (acc. *Phragmites australis*-*Lemna minor*-*Lemna trisulca*; acc. *Phragmites australis purum*; acc. *Phragmites australis heteroherbosum*), *Typheto angustifoliae* (acc. *Typha angustifolia purum*; acc. *Typha angustifolia-Persicaria amphibium*; acc. *Typha angustifolia-Ceratophyllum demersum*; acc. *Typha angustifolia heteroherbosum*), *Scirpeto lacustris* (acc. *Scirpus lacustris purum*, acc. *Scirpus lacustris heteroherbosum*), *Sagittarietum sagittifolia* (acc. *Sagittaria sagittifolia-Lemna minor*+*Spirodela polyrrhiza*, acc. *Sagittaria sagittifolia heteroherbosum*). В связи с резкими колебаниями уровня воды р. Большой Иргиз, здесь вдоль берега отмечена формация *Persicarieta amphibii* в виде пояса шириной 2—3 метра, образованного наземной формой (acc. *Persicaria amphibium heteroherbosum*). В данном случае формация отнесена к воздушно-водной растительности.

Подтип — водная растительность представлен 11 формациями. Группа формаций растений, прикрепленных ко дну и имеющих плавающие на поверхности воды листья, представлена формациями *Nymphaeeta albae* (acc. *Nymphaea alba purum*, acc. *Nymphaea alba*+*Nuphar lutea*) и *Nuphareta luteae* (acc. *Nuphar lutea purum*) Группа формаций растений, прикрепленных ко дну и целиком погруженных в воду образована формациями *Potameta lucenti* (acc. *Potamogeton lucens purum*, acc. *Potamogeton lucens*+*Potamogeton perfoliatus*) *Potameta perfoliati* (acc. *Potamogeton perfoliatus purum*), *Potameta crispi* (acc. *Potamogeton crispus*). Группа формаций растений, погруженных в толщу воды представлена формациями *Ceratophylleta demersi* (acc. *Ceratophyllum demersum purum*, acc. *Ceratophyllum demersum*+*Potamogeton crispus*) и *Lemneta trisulcae* (acc. *Lemna trisulca*). Сво-

бодно плавающая на поверхности воды растительность представлена формациями — *Lemna minor*-*Spirodeleta* (acc. *Lemna minor*+*Spirodela polyrhiza*), *Salvinia natantis* (acc. *Salvinia natans*+*Hydrocharis morsus-ranae*), *Hydrocharieta morsus-ranae* (acc. *Hydrocharis morsus-ranae*).

В растительном покрове отмечены популяции редких охраняемых видов растений — *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith и *Salvinia natans* (L.) All., последний вид — плиоценовый (доледниковый) реликт, является одним из наиболее древних представителей местной флоры. Наблюдения за состоянием популяций растений с 1999 года показали, что они относятся к устойчивому типу (Работнов, 1969). Все выше названные растения рекомендованы для занесения в Красную книгу Самарской области (Матвеев, Саксонов, Соловьёва, 2000).

Несмотря на то, что изучаемый объект объявлен памятником природы, фактически его охрана, предполагаемая данным статусом, не соблюдается. Это проявляется в нарушении режима прибрежной водоохранной зоны, а именно, выпасе скота, сбросе сточных вод, наличии необорудованных земляных плотин. Пруды на реке носят временный характер, в период паводка, плотины легко разрушаясь, способствуют процессам заиления. Серьёзную угрозу состоянию ООПТ представляет Пестравский маслозавод, сточные воды которого постоянно сбрасываются в русло реки в районе села Пестровка. Если природоохранные службы не примут действенных мер, то в скором времени неблагоприятная экологическая обстановка реки отрицательно скажется на видовом составе гидрофильной флоры и состоянии экосистемы в целом.

Список литературы

- Денисов Д. Е. Прибрежно-водная флора и растительность реки Большой Иргиз в среднем течении // О Вы, которых ожидает отечество...: Сб науч. работ молодых учёных, аспирантов, соискателей и студентов. Вып. 5. Самара: Изд-во «НТЦ», 2004. С. 57.
- Матвеев В. И. Растительность естественных водоёмов бассейна Средней Волги // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова: научн. тр., т. 119., вып. 3. Куйбышев, 1973. С. 3—61.
- Матвеев В. И. Реки и другие водоёмы // Природа Куйбышевской области. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. С. 100—126.
- Матвеев В. И., Саксонов С. В., Соловьёва В. В. Водные растения в Красной книге Самарской области // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 185—186.
- Матвеев В. И., Соловьёва В. В., Семёнов А. А. Гидрофиты Самарской области // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда Русского Бот. об-ва. Т. 1. Барнаул: Изд-во АзБука, 2003. С. 369—370.
- Папченко В. Г. О классификации растений водоёмов и водотоков // Гидрботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидрботанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.) Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 23—26.
- Плакшина Т. И., Захаров А. С. Иргизская пойма // «Зелёная книга» Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области. Самара: Кн. изд-во, 1995. С. 293—294.
- Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 1. 1969. С. 141—149.
- Соловьёва В. В. Прибрежно-водная флора памятника природы «Иргизская пойма» // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. междунар. научн. конф. Оренбург: ИПК «Газпром-печать», 2001. С. 171.
- Соловьёва В. В., Денисов Д. Е. Гидрофильная флора и растительность памятника природы «Иргизская пойма» // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана: Матер. междунар. конф. г. Тольятти (21—24 сентября 2004 г.) Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 255.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МАКРОВОДОРОСЛЕЙ ЧЁРНОГО, АЗОВСКОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ. ОЦЕНКА, ТЕНДЕНЦИИ, ПРОГНОЗЫ

О. В. Степаньян

Азовский филиал Мурманского морского биологического института КНЦ РАН
Отдел морских и экосистемных исследований Южного научного центра РАН
344006 г. Ростов-на-Дону, просп. Чехова, 41. E-mail: step@mmbi.krinc.ru

В настоящее время нефтегазовым комплексом в России активно осваиваются морские шельфы, как окраинных, так и внутренних морей. Антропогенному воздействию (прокладка трубопроводов, строительство портовых сооружений, добыча нефти и газа) подвергается прибрежная зона Азовского, Чёрного и Каспийского морей. Освоение шельфа проходит на фоне продолжаю-

щегося повышения уровня эвтрофикации морских вод. Макроводоросли являются основой прибрежных биоценозов и негативные изменения, происходящие в сообществах водорослей, отражаются на всей морской экосистеме. Одним из интегральных показателей состояния экосистемы является разнообразие компонентов её слагающих, именно поэтому этот показатель наиболее важен при оценке фонового состояния экосистемы во время проведения процедуры предОВОС и ОВОС, а также последующих мониторинговых наблюдений.

На основе собственных и литературных данных, автором анализируется разнообразие макроводорослей Азовского, Чёрного и Каспийского морей в период с середины прошлого века до настоящего времени. Показано, что видовое разнообразие водорослей в последние годы в отдельных районах Азовского, Чёрного и Каспийского морей снижается, но, в целом, наблюдается тенденция к увеличению числа видов. В настоящее время видовой список макроводорослей Чёрного, Азовского и Каспийского морей (за исключением харовых водорослей) насчитывает 371 вид. В сравнении с данными 30-ти летней давности количество макроводорослей увеличилось на 79 видов. Число видов макроводорослей в фитогеографических районах морей изменилось. Но фитогеографические зоны побережья морей соответствуют районированию, проведённому в середине 70-х гг. прошлого века. На оценку разнообразия водорослей влияет изученность морской флоры, так, например, для турецкого побережья в последние годы описано свыше 70 новых видов водорослей. В тоже время, отнесение их к инвазионным видам не всегда правомерно. Существенный вклад в оценку разнообразия макроводорослей южных морей вносят таксономические перекомбинации, произошедшие в последнее время. Например, число видов в некоторых родах сократилось в 2 раза (*Ectocarpus*, *Spongomorpha*, *Bangia*). Названия многих видов и даже родов сведены в синонимы (*Dilophus* = *Dictyota*, *Kylinia* = *Acrochaetium*). Некоторые группы макроводорослей претерпели существенную ревизию и были разделены на несколько родов (*Laurencia*, *Phyllophora*).

Помимо прямого антропогенного воздействия на сообщества макроводорослей, в последние годы, существенное влияние оказывают глобальные изменения климата. Наиболее важным для развития макроводорослей является повышение температуры воды, что косвенно влияет на гидролого-гидрохимические показатели водных масс в Азовском, Чёрном и Каспийском морях, приводя к сокращению ареалов и исчезновению холодноводной флоры. Таким образом, оценка разнообразия элементов морской экосистемы (в том числе и макроводорослей) при проведении процедуры ОВОС должна проводиться с учётом влияния как существующей антропогенной деятельности, так и естественной изменчивости абиотических и биотических факторов.

Исследование проведено при поддержке ФЦП Мировой Океан № 43.634.11.0001 (7, 8).

ВЛИЯНИЕ ФОСФОРА НА БИОЛОГИЧЕСКУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ *ELODEA CANADENSIS* MICHX.)

Е. И. Суркова, А. А. Семёнов

Самарский государственный педагогический университет
443077 г. Самара, до востребования. E-mail: vdv-zoomuz@sama.ru

Важной проблемой современности является обогащение природных вод биогенными элементами. Эвтрофирование представляет собой естественный процесс эволюции водоёма, но в настоящее время происходит искусственное внесение биогенов в водные объекты в результате деятельности человека, поэтому можно говорить об антропогенной эвтрофикации. Накопление в водоёмах биогенных элементов ведёт к повышению продуктивности водных экосистем, усиленно развиваются фитопланктон, прибрежные заросли, водоросли (Скурлатов и др., 1994; Наумова, Миркин, 1991). Темпы зарастания водной экосистемы определяются интенсивностью продукционных процессов. Под продукцией понимается суммарное увеличение фитомассы за единицу времени. Изучение продукционных характеристик отдельных растений и образуемых ими сообществ является необходимым для выяснения их роли в изменении экосистемы водоёма (Папченков, 2001).

Исследование проводилось на высшем водном растении — *Elodea canadensis* Michx. Для исследования элодея канадская была взята из р. Чапаевки в окрестностях с. Яблоневый Овраг Волжского района 20.06.2003. Из зарослей растений отбирались молодые, наиболее зелёные, неповреждённые экземпляры. При этом срезались верхние части побегов длиной 8—10 см и поме-

щались в ёмкость с водой, взятой из данного водоёма. Отобранные экземпляры транспортировались к месту проведения эксперимента. Привезённые растения помещались в аквариум объёмом 10 литров, заполненный водой из водоёма, где был отобран материал. В течение двух недель растения проходили период акклиматизации (привыкания) при данных условиях. Вода в аквариумах менялась каждые 7 суток для того, чтобы удалить продукты жизнедеятельности растений, мешающие их успешной вегетации. После периода акклиматизации, когда растения начали давать боковые побеги, начали эксперимент (Охапкин, Шурганова, 1995). Он продолжался в течение месяца с 14.07.2003 по 11.08.2003 гг. Для его проведения брались стеклянные банки ёмкостью 1 литр, в которых готовились растворы простого суперфосфата трёх различных концентраций: 1 г/л, 0,1 г/л, 0,01 г/л. Перед приготовлением растворов вода из природного водоёма в течение 5 суток продувалась аквариумными компрессорами (МК-Л). Для подготовки элодеи канадской у растений с неповреждённой точкой роста на линейке отрезалась верхняя часть побегов длиной 4 см. На каждый опытный и контрольный сосуд бралось по 5 таких побегов, т.е. общая длина растений в каждом кристаллизаторе изначально составляла 20 см. На учебных весах (ВГУ-1) побеги взвешивались, при этом учитывалась масса всех 5 экземпляров. Для получения более точных результатов опыты проводились в трёх повторностях. Подготовленную элодею поместили в опытные и контрольные (с чистой речной водой) ёмкости, которые пронумеровали и поставили в одинаковые условия освещения и температуры воздуха. Каждые 7 дней менялись опытные растворы, при этом растения переносились в свежие растворы с той же концентрацией. Проводилась смена воды и в контрольных сосудах. Одновременно измеряли длину и массу побегов. Для измерения длины растения осторожно вынимали пинцетом из банки и помещали на линейку с фильтровальной бумагой. После появления боковых побегов и корней также производился их учёт. Учитывалось их число, измерялась длина. Записывалась общая длина всех появившихся боковых побегов и корней. В ходе исследования проведено 5 измерений учитываемых показателей.

Результаты проведённого исследования (см. табл.) свидетельствуют о том, что присутствие фосфора приводит к повышению продуктивности элодеи канадской, которое выражается в увеличении биомассы растений. Биомассой считалось общее количество живого вещества, накопленное растениями к моменту наблюдения (Папченков, Щербаков, Лапиров, 2003). В начале эксперимента общая длина контрольных и опытных растений составляла 20 см. Биомасса каждых 5 побегов изначально находилась в пределах от 0,69 г до 0,80 г. Второе измерение показателей проводилось через неделю после начала эксперимента. Оно показало, что биомасса контрольных растений увеличилась на 0,30—0,34 г по сравнению с начальной, тогда как увеличение биомассы опытных растений при концентрациях 1 г/л, 0,1 г/л и 0,01 г/л составило соответственно 0,56—0,60 г, 0,40—0,58 г и 0,40—0,51 г. При этом практически у всех растений появилось по 1—2 боковых побега и корня. Длина контрольных растений увеличилась до 32—33 см, опытных — до 33—36 см.

Таблица. Влияние фосфора на биологическую продуктивность элодеи канадской

Вариант	На начало эксперимента		В конце эксперимента		t		t _к		Вывод	
	Длина побегов, см	Масса побегов, г	Длина побегов, см	Масса побегов, г	Длина побегов, см	Масса побегов, г	Длина побегов, см	Масса побегов, г	Длина побегов, см	Масса побегов, г
Контроль	20±0	0,7±0,04	66±0,6	2,3±0,04						
1	20±0	0,7±0,04	80±0,4	2,7±0,06	23,3	6,2	2,8	2,8	Достоверно	Достоверно
0,1	20±0	0,8±0,04	77±0,9	2,6±0,04	11,0	7,5	2,8	2,8	Достоверно	Достоверно
0,01	20±0	0,7±0,00	76±0,7	2,4±0,04	11,1	2,5	2,8	2,8	Достоверно	Недостоверно

Примечание. Варианты: 1 — концентрация суперфосфата 1 г/л; 0,1 — концентрация суперфосфата 0,01 г/л; концентрация суперфосфата 0,01 г/л.

Через 2 недели эксперимента измерения показали, что прирост биомассы контрольных растений элодеи составил 1,10—1,14 г, прирост биомассы опытных растений был заметно выше и соответственно исследуемым концентрациям составлял 1,40 г, 1,28 г и 1,20 г. Разница в длине контрольных и опытных побегов увеличилась до 5—10 см. В опыте с концентрацией суперфосфата 1 г/л наблюдалось появление максимального числа корней — 4 и боковых побегов — 3, тогда как и у контрольных растений и в двух других концентрациях число появившихся боковых побегов и корней было в среднем 3 и 2 соответственно. Через 3 недели прирост биомассы опытных растений составлял: при концентрации 1 г/л — 1,64 г, при концентрации 0,1 г/л — 1,58 г, при концентрации 0,01 г/л — 1,50 г. Прирост биомассы контрольных растений в среднем равнялся 1,35 г.

Разница в длине осталась прежней: между контролем и опытом с концентрацией 1 г/л — 10 см, между контролем и концентрациями 0,1 г/л и 0,01 г/л соответственно — 7 см и 5 см. Количество боковых побегов и корней не изменилось. Заключительное измерение через 4 недели после начала эксперимента показало, что прирост биомассы опытных растений составил: при концентрации 1 г/л — 1,94 г, при концентрации 0,1 г/л — 1,79 г, при концентрации 0,01 г/л — 1,73 г. Прирост биомассы контрольных растений составил 1,53 г. Таким образом, прирост биомассы опытных растений элодеи канадской соответственно исследуемым концентрациям превысил прирост контрольных растений на 26,8%, 17,0% и 13,1%.

Список литературы

- Наумова Л. Г., Миркин В. М. К изучению основ экологии в школьном курсе «Общая биология» // Биология в школе. 1991. № 5. С. 22—25.
- Охапкин А. Г., Шурганова Г. В. Биомониторинг водных экосистем // Экологическая школьная лаборатория: Учебно-методическое пособие. Нижний Новгород: Нижегородский гуманитарный центр, 1995. С. 52—86.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья: Монография. Ярославль: ЦМБ МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Папченков В. Г., Лапиров А. Г., Щербakov А. В. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие термины // Гидрботанка: методология, методы. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 27—38.
- Скурлатов Ю. И., Дука Г. Г., Мизити А. Введение в экологическую химию. М.: Высшая школа, 1994. 400 с.

ФЛОРА ВОДОЁМОВ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЮГА ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

И. В. Суханова

Томский государственный университет, кафедра экологии
г. Томск, ул. Кирова, 14. E-mail: siv@green.tsu.ru

Томск и его окрестности входит в состав подтаёжной подзоны, которая является переходной от тёмнохвойной тайги и сосновых лесов к берёзовым лесам и лесным лугам. Это своеобразная южная полоса таёжной зоны, аналогов которой нет ни в европейской, ни в восточной тайге. Природно-климатические условия района исследования являются благоприятными для развития водных и прибрежно-водных растений. Вместе с тем, с каждым годом возрастает антропогенная нагрузка на городские и пригородные озёра, что в свою очередь не может не сказаться на состоянии флоры этих водоёмов. Целью данной работы послужило изучение водной и прибрежно-водной флоры водоёмов в условиях урбанизированных территорий лесной зоны юга Томской области. Исследования проводились в июле — августе 2003—2004 гг. Флора водоёмов изучалась, согласно рекомендациям, предложенным В. М. Катанской (1981). Экологический анализ проводился в соответствии с классификацией В. Г. Папченкова (2001). Нами были учтены все растения входящие в обводнённую зону, урезы берегов, сплавины, не брались во внимание растения, произрастающие в условиях переувлажнённых берегов.

Было обследовано 12 озёр, расположенных на территории г. Томска и в его окрестностях. Восемь водоёмов являются старицами р. Томи, а остальные три — материковыми озёрами. На исследуемые водные объекты оказывается разносторонняя антропогенная нагрузка. Район исследования включал зону жилой и промышленной застройки, парковые и загородные территории. Все водоёмы характеризуются незначительными глубинами (до 6 м).

В озёрах г. Томска и его окрестностях произрастает 62 вида высших водных и прибрежно-водных растений. Из них 2 вида принадлежат к мохообразным (*Bryophyta*), 1 вид — хвощевидным (*Equisetophyta*) и 59 видов относится к отделу покрытосеменных растений (*Magnoliophyta*). Последние входят в состав 44 родов из 28 семейств. Однодольные представлены 34 видами (57%), двудольные 25 видами (43%). Наиболее многочисленным в видовом отношении оказалось семейство *Cyperaceae* — 8 видов или 13% от общего числа выявленных видов, главным образом за счёт видов рода *Carex* (3 вида). Виды этого семейства в основном относятся к гигрофитам и образуют заросли в прибрежной части озёр. Это такие виды как *Bolboschoenus maritimus*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Eleocharis acicularis*, *E. palustris*. Из этого семейства 2 вида относятся к гигрогелофитам — *Carex lasiocarpa*, *Scirpus sylvaticus*. Эти виды участвуют в образовании молодых сплавин.

1 вид, относящийся к группе воздушно-водных растений — *Scirpus lacustris*, встречается относительно других видов гораздо реже и произрастает в виде небольших монодоминантных фитоценозов.

На втором месте находится семейство *Potamogetonaceae*, которое состоит из 7 видов или 11% от общего числа выявленных видов. Виды этого семейства относятся к группе настоящих водных растений. Обычными представителями во флоре исследуемых водоёмов являлись *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. natans*, *P. compressus* которые образовывали частые заросли вдоль берегов озёр, заходя на глубину до 3 м. Реже встречались *P. trichoides*, *P. friesii*, *P. gramineus*. Экоотопы, в которых были отмечены эти виды, характеризовались мелководными участками и невысокой прозрачностью воды.

Семейство *Poaceae* включало 5 видов (8%). Представители этого семейства играют заметную роль в образовании прибрежных зарослей. 2 вида относятся к группе воздушно-водных растений (*Glyceria maxima*, *Phragmites australis*) и 3 вида к гидрофитам (*Alopecurus aequalis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Phalaroides arundinaceae*).

Семейство *Nymphaeaceae* представлено 4 видами (6%), которые являются настоящими водными растениями. 2 вида этого семейства (*Nymphaea tetragona*, *Nuphar pumila*) являются исчезающими вида и занесены в Красную книгу Томской области.

Остальные семейства отличаются небольшим видовым разнообразием. По три вида отмечено в семействах *Alismataceae*, *Hydrocharitaceae* и *Lemnaceae*. В восьми семействах отмечено два вида, а именно *Ranunculaceae*, *Polygonaceae*, *Primulaceae*, *Apiaceae*, *Lamiaceae*, *Callitrichaceae*, *Asteraceae*, *Araceae*. В 10 семействах отмечено по одному виду: *Ceratophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Lythaceae*, *Onagraceae*, *Haloragaceae*, *Menyanthaceae*, *Lentibulariaceae*, *Butomaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae*.

Экологическая структура флоры водоёмов урбанизированных территорий выглядит следующим образом. Настоящие водные растения состоят из 26 (42%) видов, гелофиты — 10 (16%), гидрогелофиты — 12 (19%), гидрофиты — 13 (21%), гидромезо- и мезофитов — 1 (2%).

Преобладание гидрофитов в экологической структуре флоры водоёмов является вполне естественным, характеризующим флору рассматриваемой территории как гидроморфную. Виды, входящие в группу настоящих водных растений образуют «водное ядро» флоры. Это указывает на высокую видовую насыщенность изученной флоры гидрофитами и, учитывая небольшую площадь района исследований, на достаточно благоприятные условия для развития настоящих водных растений в водоёмах. Этому способствуют, в частности, небольшая глубина озёр, защищённость от ветра и волнобоя высокими берегами и хорошо развитый пояс высокотравных гелофитов. Эти же факторы оказывают благоприятное влияние на развитие сплавин в некоторых озёрах — зарастания обводнённой зоны водоёмов с берегов вследствие разрастания представителей группы гелофитов и гидрогелофитов.

Анализ «водного ядра» флоры исследуемых водоёмов показал, что наибольшим видовым разнообразием отличаются погруженные укореняющиеся гидрофиты представленные 12 видами (46% от общего числа гидрофитов). Это такие виды как *Stratiotes aloides*, *Hydrilla verticillata*, *Myriophyllum spicatum*, *Batrachium trichophyllum* и др. За ними следуют укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями — 7 видов (27%) (*Persicaria amphibia*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*). Далее следуют гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды — 4 вида (15%). Сюда вошли такие виды как *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Spirodella polyrrhiza*. Гидрофиты, свободно плавающие в толще воды, были представлены 3 видами (12%) — *Riccia fluitans*, *Lemna trisulca*, *Utricularia vulgaris*.

Гелофиты или воздушно-водные растения представлены в исследуемой флоре низкотравными и высокотравными гелофитами. Первые (5 видов) включают высокие травы со средней высотой побегов 180—250 см и представлены *Typha latifolia*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*. Низкотравные гелофиты (5 видов) объединяют виды со средней высотой побегов 60—100 см. Сюда вошли *Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Equisetum fluviatile*, *Sparganium emersum* и др. Участие гидрогелофитов во флоре водоёмов урбанизированных территорий Томска и его окрестностей достаточно велико. Им принадлежит ведущая роль в процессах зарастания озёр и заселения сплавин. Как правило, это широко распространённые виды *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Carex acuta*, *Cicuta virosa*, *Eleocharis palustris*.

Гидрофиты занимают средние уровни береговой зоны затопления и встречаются в воде у пологих топких берегов. К этой группе относятся такие виды как *Bidens tripartita*, *Scutellaria galericulata*, *Lycopus europaeus*, *Epilobium palustre*, *Lysimachia vulgaris*. Гидромезофиты и мезофиты в основном занимают высокие уровни берегов, изредка встречаясь в зоне произрастания гело-

фитов и гигрогелофитов, поэтому их участие в сложении исследованной флоры незначительно (10,2%). Они представлены единичными экземплярами или незначительным числом растений. Во флоре исследованных озёр эта группа была представлена *Cirsium setosum*.

Таким образом, исходя из представленных материалов, можно говорить о том, что флора исследуемых водоёмов урбанизированных территорий Томска и его окрестностей является вполне типичной для водоёмов подобного типа лесной зоны. Влияние урбанизированной среды, в условиях которой происходило формирование рассматриваемой флоры, отражается в усилении позиций экологически пластичных видов, толерантных к антропогенному воздействию.

Список литературы

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.

Папченко В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.

АНАЛИЗ ГИДРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ ВОДОЁМОВ БАСЕЙНА РЕКИ ВЫЧЕГДА

Б. Ю. Тетерюк

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28. E-mail: b_teteryuk@ib.komisc.ru

Введение

В современных условиях, когда происходит активное преобразование естественных экосистем речных бассейнов многие природные процессы в водоёмах подвержены преобразованию. Наблюдения в районах, где преобразование среды ещё не приобрело масштабных размеров, представляют несомненный интерес.

К таким регионам на Европейском Северо-Востоке России относится бассейн реки Вычегда. На его территории действуют 107 заказников и памятников природы из них 16 — водные, ихтиологические и комплексные. Общая площадь ООПТ бассейна составляет около 570 тыс. га (Кадастр охраняемых природных..., 1993). Это является благоприятным обстоятельством при изучении растительного покрова водоёмов бассейна.

Цель данной статьи — изложение результатов анализа состава и структуры гидрофильной флоры водоёмов бассейна Вычегды и определения условий его формирования и развития, как единой целостной системы.

Материал и методы

Река Вычегда — главный приток реки Северная Двина. Её общая длина — 1130 км, площадь водосбора — 121 тыс км². Средняя густота речной сети — 0,62 км/км². В пойме Вычегды насчитывается около 2000 озёр, площадь водного зеркала которых составляет более 8,5 тыс. га. (Зверева, 1969, Атлас по климату..., 1997). Исследуемая территория лежит в широтных пределах от 59°55' до 64°30' с.ш. и в долготных от 46°30' до 56°10' в.д.

Термин «водоём» принят в экологическом аспекте по Ю. Одуму (1975), согласно которому континентальные водоёмы по принципу наличия или отсутствия перемещения водных масс подразделяются на стоячие и текущие.

Главным условием при отнесении вида к данному компоненту флоры является ценотический критерий. Т.е. принимается во внимание естественно обусловленный факт присутствия вида в ценозах, характерных для околосоводных, прибрежно-водных и водных экотопов. Не включены в список анализа типично болотные виды.

В целях равномерного обследования флоры водоёмов изучаемой территории использована сетка «Атласа флоры Европы» (Atlas Florae Europaeae, 1972). Работы проведены в 26 квадратах из 41, т.е. в 63% от их общего количества. В каждой обследованной ячейке размером 50×50 км, обследовано максимальное количество типов водоёмов.

Основой для анализа флоры явились более 1500 полных геоботанических описаний водной и околосоводной растительности, выполненных автором в период с 1999 по 2005 гг.

Выявление разнообразия экотопов проведено визуально-аналитическим способом на основе морфологических характеристик местообитания.

Таксономический состав и систематическая структура

Гидрофильная флора водоёмов Вычегодского бассейна включает в себя 165 видов, относящихся к 43 семействам и 86 родам. Мохообразные в составе флоры насчитывают — 16 видов. Это представители семейств *Amblystegiaceae*, *Fontinaliaceae*, *Bryaceae*. Споровых сосудистых растений — 5 видов (около 3,1% всей флоры) (*Isoetes setaceae* Durieu, *Equisetum fluviatile* L., *Equisetum palustre* L. *Equisetum arvense* L. и *Thelypteris palustris* Schott). Цветковых растений во флоре водоёмов бассейна насчитывается 139 видов (около 86,9%), среди которых закономерно преобладают представители класса однодольных (45,5% против 41,4% у двудольных). Среди ведущих семейств преобладают однодольные: *Potamogetonaceae* (17 видов), *Cyperaceae* (17 видов), *Poaceae* (13 видов), *Asteraceae* (8 видов), *Juncaceae* (6 видов), *Ranunculaceae* (7 видов), *Nymphaeaceae*, *Sparganiaceae* и *Apiaceae* (по 5 видов).

Набор и в некоторой степени порядок ведущих семейств является характерным для флор водоёмов бореальной зоны европейской части России (Славгородский 2001; Ершов, 2002; и др.). О соизмеримости количественного состава флоры с таковыми других регионов судить затруднительно по причине разных подходов к объёму гидрофильной флоры.

Однако, следует отметить, что все 16 гидроспециализированных семейств флоры таёжной зоны региона (Северо-Восток европейской части России) во флоре водоёмов бассейна реки Вычегды представлены в полном составе. Это свидетельствует о том, что флора водоёмов бассейна Вычегды типична для Северо-Востока европейской части России и может служить модельным объектом при различного рода экологических и соэкологических исследованиях растительного покрова водоёмов региона.

Географическая структура флоры

Географическое положение Вычегодского бассейна и наличие контактов в разные периоды своей геологической истории с соседними бассейнами (Волжско-Камским, Печорским, а через него с Обским) нашло отражение в составе географических элементов его гидрофильной флоры.

В качестве основы для составления спектра географических элементов изучаемой флоры принята двумерная система географических элементов по принципу биогеографических координат Б. А. Юрцева (1968), удачно модифицированная и опробованная Г. С. Тараном с соавт. (2004). Данная система несколько изменена и модифицирована с учётом положения района исследований.

Географический спектр флоры вполне отражает зональное положение района исследований. Среди широтных групп ареалов преобладают виды умеренного геоэлемента (48,1%), что согласуется с широтным положением бассейна Вычегды. Приуроченность его к подзоне средней тайги обусловило значительное участие в составе флоры внетропических видов (40,6%). Вместе эти две группы составляют почти 90% (88,7). Т.е. состав флоры обнаруживает по терминологии А. В. Щербакова (1999) явное северное тяготение. Что значительно выше, чем во флорах водоёмов Средней полосы России (Щербаков, 1999). Виды умеренной и субтропической и умеренной и тропической широтных групп в общей совокупности составляют менее 10%. Хотя участие в составе флоры данных групп незначительно, но они являются обязательными компонентами флор водоёмов Евразии (*Lemna trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Potamogeton lucens* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Ceratophyllum demersum* L.).

Среди долготных групп ареалов преобладают голарктические (45,6%) и евразийские (19,4%). Следовательно, формирование флоры водоёмов вычегодского бассейна происходило на фоне активного флористического обмена между различными частями Голарктики и Северной Евразии. Близость района исследований к Западно-Азиатскому региону послужила причиной значительного присутствия в составе рассматриваемой флоры западноазиатско-европейских видов (16,9%).

Экотопологическая структура флоры

Гидрофильная флора — по сути своей экотопически разнородное образование. Т.е. её формирование происходит на фоне весьма большого разнообразия экотопов. От непосредственно водных до наземных, но подверженных значительному влиянию водной компоненты среды. Соответственно, разнообразие экотопов определяет разнообразие групп видов, выработавших к ним сходные приспособления, т.е. экологических групп.

Для водоёмов бассейна Вычегды нами выделено 6 групп типов гидроморфных местообитаний по степени вклада в условия среды экологического фактора «Вода». Сами группы далее подразделены по факторам «Механический состав субстрата», «Подвижность водных масс» и т.д.

Группы типов экотопов:

Глубоководья (глубины от 2,5 до 6,5 м и глубже). В данной группе отмечено 4 вида (гидрофиты — 4 вида);

Мелководья (глубины от 0,6±0,4 м до 2,5 м). В данной группе произрастают 68 видов (гидрофиты — 51 вид, гелофиты — 17);

Периодически обсыхающие мелководья (глубины от 0 до 0,6±0,4 м). Отмечено 85 видов (гидрофиты — 49, гелофиты — 36);

Мелководья заболачивающиеся. Отмечено 73 вида (гидрофиты — 35, гелофиты — 37, гигрофиты — 1);

Сплавины. Отмечено 33 вида (гидрофиты — 8, гелофиты — 22, гигрофиты — 3);

Берега длительно затопляемые в период весеннего половодья (зона заплеска) Отмечено 107 видов (гелофиты — 79, гигрофиты — 15, гигромезофиты — 12).

Редкие гидрофильные виды

Эндемичность среди гидрофитов не распространена. А вот реликты и в особенности редкие гидрофильные виды в составе рассматриваемой гидрофильной флоры присутствуют. К первым относятся *Isoetes setaceae* Durieu, *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. В целом, 17 видов гидрофильной флоры водоёмов бассейна Вычегды внесены в Красную книгу Республики Коми (1998).

Выводы

1. Таксономический состав и систематическая структура гидрофильной флоры водоёмов бассейна р. Вычегда типична для водоёмов таёжной зоны северо-востока европейской части России;

2. Географический спектр гидрофильной флоры водоёмов бассейна р. Вычегда отражает его зональное положение. Основную часть флоры составляют виды (90%) северного тяготения (термин А. В. Щербакова (1999)). Формирование гидрофильной флоры водоёмов бассейна р. Вычегда шло на фоне активного обмена между различными частями Голарктики и Северной Евразии;

3. Формирование и развитие гидрофильной флоры водоёмов бассейна реки Вычегда происходит в шести группах типов экотопов, среди которых наибольшим разнообразием обладают береговые (околоводные) местообитания. Здесь сосредоточено 2/3 видового состава гидрофильной флоры водоёмов и практически все гелофиты;

4. В списки Красной книги Республики Коми внесено 17 видов гидрофильной флоры водоёмов бассейна Вычегды.

Список литературы

- Еришов И. Ю. Фитоценосистемы озёр Валдайской возвышенности. Рыбинск, 2002. 136 с.
Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1993. 190с.
Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М., 1998. 528 с.
Славгородский А. В. Структура гидрофильной флоры и растительности Окско-Донской равнины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2001. 22 с.
Таран Г. С., Седельникова Н. В., Писаренко О. Ю., Голомолзин В. В. Флора и растительность Елизаровского государственного заказника: (Нижняя Обь). Новосибирск: Наука, 2004. 212 с.
Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
Щербаков А. В. Атлас флоры водоёмов Тульской области. М.: Русский университет, 1999. 44 с.
Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.
Atlas Florae Europaeae. Helsinki, 1972. 121 p.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГИДРОМАКРОФИТОВ КАК ИНДИКАТОРОВ СОСТОЯНИЯ ВОДНОЙ СРЕДЫ Р. ИШИМ И ПОЙМЕННЫХ ВОДОЁМОВ

О. Е. Токарь

Ишимский государственный педагогический институт им. П. П. Ершова
627750 Тюменская обл., г. Ишим, ул. Ленина, 1. E-mail: tokar@ishim.ru

Между растительным организмом и средой его обитания существует тесная взаимосвязь. Это положение позволило учёным прийти к мысли, что по растениям можно судить о свойствах окружающей их среды. Следовательно, растения можно использовать в качестве индикатора условий среды (Прокопьев, 2001). Первые попытки систематического изучения отношения растений к отдельным экологическим факторам, получивших затем название экологических шкал в отечественной науке были сделаны Л. Г. Раменским, И. А. Цацкиным, О. Н. Чижиковым, Н. А. Антипиным (1956) и другими отечественными ботаниками. Такой методический подход получил название метода стандартных экологических шкал. Путём многомерной ординации описанных растительных сообществ и построения обобщённых рядов местообитаний по основным факторам: увлажнению, изменению увлажнения, богатству и засолению почвы, аллювиальности и пастбищной нагрузке были созданы стандартные экологические шкалы по факторам среды. Каждая шкала представляет собой обобщённый ряд местообитаний и состоит из серии градаций фактора, названных ступенями. Л. Г. Раменский предложил несколько способов оформления экологических рядов в графической или табличной формах. В столбцах таблицы для каждого вида по каждой шкале записываются экологические формулы для разных классов обилия (m — массово, с — обильно, n — умеренно, p — мало, s — единично). Формула представлена двумя ограничительными ступенями, указывающими диапазон (амплитуду) фактора, в котором данный вид может произрастать в данном классе обилия (Раменский и др., 1956; Прокопьев, 2001). При оценке местообитания, отметил Л. Г. Раменский (1956), важно использовать показания не только преобладающих видов сообщества, но и их спутников, всех растений, встречающихся в растительных группировках и с малым обилием. Эти растения дополняют и уточняют показания господствующих растений (Раменский и др., 1956).

В своей работе мы попытались оценить экологическое состояние р. Ишим и 36 пойменных озёр методом косвенной оценки условий местообитаний по флористическому составу водной макрофитной растительности. Используя метод фитоиндикационных экологических шкал, составили экологические таблицы по водным макрофитам р. Ишим и пойменных озёр с учётом работы Л. Г. Раменского с соавт. (1956), а также V. Sladeček (1963) (цит. по: Кокин, 1982; Садчиков, Кудряшов, 2004), Б. Ф. Свириденко (2000).

Применяя методический приём оценки местообитания Л. Г. Раменского, основанный на использовании записи экологических рядов методом ограничений, мы установили какой конкретно ступенью (увлажнения, богатства и засоления, аллювиальности) характеризуются исследованные нами местообитания р. Ишим и пойменных озёр. Методика оценки местообитания по растительному покрову подробно изложена в работе Е. П. Прокопьева (2001). Материалом для экологического анализа послужил состав растительного сообщества и обилие видов водных макрофитов того или иного местообитания, а также значения, характеризующие пределы выносимости гидромакрофитов по отношению к pH, минерализации, жёсткости воды, приведённые в работе Б. Ф. Свириденко (2000).

Метод стандартных экологических шкал позволил нам также распределить виды гидромакрофитов по экологическим группам, используя шкалу увлажнения и шкалу богатства и засоления, шкалу аллювиальности. Для выделения экологических групп (экогрупп) использовалась методика предложенная в работе Е. П. Прокопьева (2001). Для выделения экогрупп использовалась также работа Б. Ф. Свириденко (2000).

Согласно спискам сапробных организмов, приведённым V. Sladeček (цит. по: Кокин, 1982; Садчиков, Кудряшов, 2004), гидромакрофиты распределены по группам в зависимости от сапробности.

Всего в составе группировок водных макрофитов отмечено 76 видов. Нами выделено 5 экогрупп характеризующих увлажнение, 4 экогруппы характеризующие богатство среды (трофность), 2 экогруппы — засоленность местообитаний, 5 экогрупп — аллювиальность (степень заиленности), 4 экогруппы характеризующие минерализацию и жёсткость воды, 3 экогруппы — pH воды, 6 экогрупп — тип грунта и 4 экогруппы — сапробность.

В целом, в исследуемых водоёмах преобладают следующие экогруппы: гипогидрофиты, характеризующие местообитания с болотным увлажнением (36,7%); мезоевтрофиты, характеризующие небогатые местообитания (42,7%); виды, характеризующие слабо аллювиальные местообитания (63,6%); алкалифилы, развивающиеся в диапазоне pH 7,2—8,6 (50,8%); типично пресноводные виды (63,5%), обитающие в среде с минерализацией воды до 1 г/л, с жёсткостью воды 0,1—13,2 мг-экв/л; детритопелофилы, встречающиеся в местообитаниях с тонко- и грубо-детритными илами (43,5%); β -мезосапробы, указывающие на загрязнённую органическими веществами воду.

Р. Ишим протекает в 3 природно-климатических подзонах (средняя лесостепь, северная лесостепь, подтайга). В сложении сообществ водной макрофитной растительности участвуют 29 видов. Видовым разнообразием характеризуется участок р. Ишим северной лесостепи (23 вида), на участке реки средней лесостепи отмечен 21 вид, на подтаёжном участке реки — 19 видов.

Увлажнение местообитаний участка р. Ишим средней лесостепи в целом характеризуется 101 ступенью, богатство среды — 12 ступенями шкалы (мезоевтрофные местообитания), аллювиальность — 8 ступенью (сильно аллювиальные местообитания, мощность ежегодных аллювиальных отложений составляет 5—10 см). Активная реакция среды слабощелочная (pH 7,6—8,0), минерализация 0,5—0,6 г/л, жёсткость воды 3,6—5,1 мг-экв/л. Преобладают псаммопелофильный тип грунта (тонкодетритные глинистые или опесчаненные илы). Участок реки чистый (2 класс качества — чистая), преобладают 0 - β -мезосапробы.

Увлажнение местообитаний участка р. Ишим северной лесостепи характеризуется 103 ступенью, богатство среды — 15 ступенью (евтрофные, богатые элементами питания местообитания), аллювиальность — 8 ступенью. Показатели pH, минерализации и жёсткости те же, что и в средней лесостепи. Преобладают псаммопелофильные и пелобионтные типы грунта (различные варианты тонкодетритных илов). Участок реки относительно загрязнённый (4 класс качества — вода загрязнённая), преобладают β -мезосапробы.

Увлажнение местообитаний участка р. Ишим подтайги характеризуется 105 ступенью увлажнения, богатство среды — 15 ступенью, аллювиальность — 9 ступенью (катастрофически аллювиальные местообитания, мощность ежегодных аллювиальных отложений составляет 10—15 см и выше). Показатели pH, минерализации и жёсткости те же, что и в лесостепи. Участок реки относится к 5—4 классу качества воды (грязная — загрязнённая), преобладают α - и β -мезосапробы.

Следовательно, как среда обитания р. Ишим на всём протяжении (Тюменская область) характеризуется сходными химическими показателями (pH, минерализация, жёсткость). С юга на север увеличивается увлажнённость местообитаний, что определяется зонально-климатическими причинами: уменьшением тепла и увеличением количества осадков. Увеличение количества органических веществ в воде р. Ишим в подтайге объясняется увеличением антропогенной нагрузки (особенно г. Ишима) на водоём, так как река является источником хозяйственно-питьевого водоснабжения.

Видовой состав сообществ водной макрофитной растительности озёр средней лесостепи включает 55 видов. В целом увлажнение озёр средней лесостепи характеризуется 100—107 ступенями (болотные (54,5% озёр), прибрежно-водные (45,5%) местообитания). Богатство и засоленность среды характеризуется 11—17 ступенями (мезоевтрофные (36,4%), евтрофные (54,5%), слабо солончаковатые (9,1%) местообитания). Аллювиальность определяется 5—10 ступенями (умеренно аллювиальные (55,6%), сильно аллювиальные (33,3%) и катастрофически аллювиальные (11,1%) местообитания). Активная реакция воды слабощелочная (pH 7,6—8,4). По степени минерализации воды все озёра пресные (0,5—1,0 г/л). Жёсткость воды изменяется в пределах 3,5—6,5 мг-экв/л. Преобладают озёра с псаммопелофильными и детритопелофильными типами грунта (90,9% озёр). 81,8% озёр относятся к 4 классу качества (вода загрязнённая), 18,2% озёр — ко 2 классу качества (чистая).

Видовой состав сообществ водной макрофитной растительности озёр северной лесостепи включает 60 видов. Увлажнение озёр северной лесостепи характеризуется 102—108 ступенями (болотные (53,3% озёр), прибрежно-водные (46,7%) местообитания). Богатство среды характеризуется 6—16 ступенями (мезоолиготрофные (7,6%), мезотрофные (6,7%), мезоевтрофные (60%), евтрофные (26,6%) местообитания). Активная реакция воды слабощелочная (pH 7,6—8,4). Минерализация воды находится в пределах 0,3—1,0 г/л, жёсткость воды — 3,5—5,8 мг-экв/л. Преобладают озёра с детритопелофильным типом грунта (86,6% озёр). 73,3% озёр относятся к 4 классу качества (вода загрязнённая), 6,7% озёр — ко 2 классу качества (чистые).

Видовой состав сообществ водной макрофитной растительности озёр подтайги включает 55 видов. Увлажнение озёр северной лесостепи характеризуется 102—106 ступенями (болотные (30%

озёр), прибрежно-водные (70%) местообитания). Богатство среды характеризуется 10—14 ступенями (мезоевтрофные (80%), евтрофные (20%) местообитания). Активная реакция воды (рН) находится в пределах 7,2—8,0 (от нейтральной до слабощелочной). Минерализация воды находится в пределах 0,1—0,9 г/л, жёсткость воды — 3,6—5,8 мг-экв/л. Все озёра с детритопелофильным типом грунта. 70% озёр относятся к 4 классу качества (вода загрязнённая), 30% озёр — ко 2 классу качества (чистые).

Сравнительный экологический анализ пойменных озёр р. Ишим находящихся в разных природно-климатических подзонах показывает изменение условий (факторов) среды с юга на север. Так, увеличивается количество озёр, увлажнение которых характеризует местообитания прибрежно-водной растительности. Следовательно, уменьшается количество озёр с болотными местообитаниями. Это связано с большей увлажнённой территории (подтайги). Изменяются также такие параметры водной среды как трофность, рН, минерализация. Это может быть связано с химическим составом донных отложений, а также с химическим составом пойменных почв, окружающих озёра на данной территории. Наблюдается уменьшение этих показателей с юга на север. Увеличение количества чистых озёр с юга на север объясняется меньшим количеством населённых пунктов, следовательно, меньшей степенью антропогенной нагрузки на озёра подтайги.

Таким образом, благодаря накопленной информации по экологии значительного числа видов водной флоры (93,4% от всех видов) р. Ишим и пойменных озёр, используя метод стандартных экологических шкал, мы оценили условия местообитаний. Следовательно, высшие водные растения можно применять в качестве показателей, индицирующих основные черты экологических режимов местообитаний.

Список литературы

- Кокин К. А. Экология высших водных растений. М.: МГУ, 1982. 160 с.
Прокопьев Е. П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учебник для биол. факультетов вузов. Томск: Томский гос. ун-т, 2001. 340 с.
Раменский Л. Г., Цаценкин И. А. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельскохозяйственная литература, 1956. С. 54—139.
Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Экология прибрежно-водной растительности (учебное пособие для студентов вузов). М.: НИИ-Природа, РЭФИА, 2004. 220 с.
Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск: ОмГПУ, 2000. 196 с.

ФИТОИНДИКАЦИЯ ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД КАНЬОНА РЕКИ СМОТРИЧ (НПП «ПОДОЛЬСКИЕ ТОВТРЫ»)

И. В. Федорчук

Каменец-Подольский государственный университет
Украина, 32300 г. Каменец-Подольский, ул. И. Огиенка 61. E-mail: ecofreak@mail.ru

Исследования проводились на территории Национального Природного Парка (НПП) «Подольские Товтры», самого крупного на территории Украины на каньонообразном участке реки Смотрич с целью определения природных и антропогенных изменений её экосистемы, с использованием фитоиндикационных свойств макрофитов.

Для проверки фитоиндикационных закономерностей использовались данные химического состава воды. Экологическая оценка осуществлялась по отдельным чувствительным видам макрофитов и их сообществам с использованием методик Г. Еленберга, Я. П. Дидуха, П. Г. Плюты, Д. В. Дубыны. Во время проведения фитоиндикационных исследований была сделана флористическо-экологическая оценка, систематический анализ, дана характеристика биоморфологической и экологической структуры индикаторных видов каньона реки Смотрич.

В ходе исследований установлены особенности распространения и экологического произрастания макрофитов-индикаторов соответственно гидрологических и гидрохимических условий. Анализ индикаторной флоры по фитоиндикационным шкалам показал большое разнообразие экологических групп растений относительно абиотических факторов среды (освещения, режима кислотности, континентальности, обеспечения грунта минеральным азотом, криорежима, содержания

кальция в субстратах и т.д.), которые формируются в большинстве случаев на богатых питательными веществами, нейтральных по кислотности и обеспеченных минеральным азотом субстратах.

Оценка состояния вод каньона реки под влиянием антропогенного пресса определялась зависимостью между количественными характеристиками индикаторных видов макрофитов и гидрофизическими и гидрохимическими показателями. На основе регрессионного анализа и коэффициентов корреляции установлена достоверная связь между количеством индикаторных видов и большинством гидрофизических (прозрачностью, содержанием взвешенных веществ) и гидрохимических (кислотностью, твёрдостью, содержанием сульфатов, аммонийного и нитритного азота) параметров. Дополнительно были проведены геоботанические описания макрофитов-индикаторов и определён индекс фитоиндикации I_f , который характеризует состояние вод каньона реки Смотрич как неудовлетворительное.

Проведение таких фитоиндикационных исследований на водотоках НПП «Подольские Товтры», в частности в каньоне реки Смотрич, по индикаторной флоре и физико-химическим показателям даёт возможность обосновать основные пути экологически безопасного ведения хозяйства в бассейнах рек парка, регулировать попадание сточных вод, содействовать разработке экологических нормативов антропогенной нагрузки с учётом особенностей данного региона и стратегии рационального и безопасного водопользования.

Список литературы

Гроховська Ю. Р. Фітоіндикація антропогенного забруднення водних екосистем: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16 / Інститут агроекології. К., 2002. 19 с.

Дідух Я. П., Плюта П. Г. Фітоіндикація екологічних факторів. К.: Наукова думка, 1994. 280 с.

Макрофиты — индикаторы изменений природной среды / Дубына Д. В., Стойко С. М., Сытник К. М., Тасенкевич Л. А., Шеляг-Сосонко Ю. Р., Гейны С., Гроудова З., Гусак Ш., Отягелова Г., Эржабкова О. К.: Наукова думка, 1993. 420 с.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobot. 1992. Vol. 18. 258 S.

ХАРАКТЕРИСТИКА ТРОСТНИКА В ЭСТОНСКОЙ ЧАСТИ ЧУДСКО-ПСКОВСКОГО ОЗЕРА

Л. Фрейберг

Centre for Limnology
Estonia, 61101 Tartumaa, Rannu. E-mail: lilian@zbi.ee

В продолжение последних 30 лет площади тростника (Т) Чудско-Псковского озера увеличились более всего в северной, раньше мезотрофной части. Средняя воздушно-сухая биомасса побегов увеличилась от 20 г/м² в 1970-х (Недоспасова, 1974) до 1563 г/м² в 2001—2002 (наши данные). Площадь Т в Эстонской части озера 9,3 км². На основе данных собранных на 34 трансектах он распространился на глубину до 1 м. (в среднем 0,64 м), ширина Т местами превышала 200 м (89,5 м). Образцы собирали в озёрной зоне Т, у края воды и в береговой зоне. Самые высокие побеги нашли в озёрной зоне Т. Общая средняя длина цветущих побегов была 296,7 (±67,9) см и нижний диаметр 9,59 (±2,58) мм. Соответствующие параметры вегетативных побегов были 180,8 (±88,67) см / 6,62 (±3,3) мм. Средняя биомасса побегов была существенно выше (p=0,007) на озёрной стороне (1940±960 г/м²) чем на береговой (1289±984 г/м²). Густота побегов на озёрной стороне тоже была выше 75,6 (±30,4) /м². Доля цветущих побегов была самая высокая в среднем поясе Т. Стебли по длине и диаметру были слабее (p<0,05) и их биомасса ниже (p<0,05) но содержание фосфора (Ф) выше (p<0,035). Общее среднее содержание Ф и азота (А) в воздушно-сухой надземной части было 0,034 (±0,025)% Ф и 0,77 (±0,22)% А. В некоторых местах содержание Ф было ниже чувствительности анализа. Главная причина увеличения площадей Т-евтрофирование, но существенно влияли мелководные периоды и прекращение выпаса на берегах озера.

Работа поддержана контрактом Министерства Среды Эстонии № 2-19-21, грантами SF № 0362483s03 и ETF № 4986.

Список литературы

- Kangur K., Möls T., Milius A., Laugaste R. Phytoplankton response to changed nutrient level in Lake Peipsi (Estonia) in 1992—2001 // Hydrobiol. 2003. P. 506—509, 265—272.
- Недоспасова Г. В. Высшая водная растительность Псковского-Чудского водоёма // Известия ГосНИОРХ. 1974. 83. С. 26—32.

TRAPA NATANS L. ВО ФЛОРЕ КАЗАХСТАНА

Н. В. Шадрина

Институт ботаники и фитоинтродукции МОиН РК
Казахстан, 480018 г. Алма-Ата, ул. Тимирязева, 36 Д. E-mail: nat-shadrina@yandex.ru

Во «Флоре Казахстана» (1963) упоминаются 4 вида водных орехов, встречающиеся на территории Казахстана. Это *Trapa media* (Glück) V. Vassil. — водяной орех средний; *T. kasachstanica* V. Vassil. — в. о. казахстанский; *T. sibirica* Fler. — в. о. сибирский; *T. saissanica* (Fler.) V. Vassil. — в. о. зайсанский. В «Иллюстрированном определителе растений Казахстана» (1972) так же приведены только эти 4 вида водяного ореха. Однако, в «Красную книгу Казахской ССР» (1981) внесён *Trapa natans* L., который ранее, как считалось, на территории Казахстана не встречался. Между тем, сведения о находках этого вида на территории Казахстана уже имелись. О *Trapa natans* L. упоминалось в публикациях В. В. Ивановой (1948), А. З. Петренко (1964) и Л. Л. Стоговой (2002). В этих статьях водяной орех указывался для акватории Северо-Восточного Каспия в междуречье Волга-Урал и в авандельте р. Урал. Данные о находке *Trapa natans* L. s.l. приводит Б. Ф. Свириденко (2000): изредка, в протоках р. Иртыш на юге, глубина 0,8—2,0 м. Нами данный вид собран в Северном Прикаспии: Бурлинский р-н, оз. Данияколь (бассейн р. Урал), у берега, 25.07.2001, Н. В. Шадрина.

Так как ни в одном определителе видов высших растений Казахстана он не зафиксирован, но отмечается рядом авторов, считаем необходимым введение его во флору Казахстана. Но учитывая, что во время вегетации морфологические параметры вегетативных органов *Trapa* имеют серьёзные отличия, можем предположить, что где-то в определениях допущена ошибка. Для уточнения систематического положения вида и снятия многих вопросов, сопровождающих эту проблему необходимы дополнительные исследования вида водяного ореха, встречающегося на территории Казахстана.

Список литературы

- Флора Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1963. Т. VI. 250—252.
- Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1972. Т. 2. С. 62.
- Красная Книга Казахской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. 2. Растения. Алма-Ата: Наука, 1981. С. 123—124.
- Иванов В. В. Водяной орех в бассейне р. Урал // Природа. 1948. № 10.
- Петренко А. З. К местонахождению *Trapa natans* L. и *Salvinia natans* All. в Северном Прикаспии // Материалы по флоре и растительности Сев. Прикаспия, 1964. С. 83—85.
- Стогова Л. Л. Редкие высшие водные растения казахстанской части Северного Прикаспия // Мат-лы межд. науч. конф., посвящ. 70-летию Института ботаники и фитоинтродукции: «Итоги и перспективы развития ботанич. науки в Казахстане». Алматы, 2002. С. 126—128.
- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. С. 36.

ДИНАМИКА МАКРОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕРА ВЫМНО (1968—2003 ГГ.)

А. В. Шарендо

Белорусский государственный университет, г. Минск

Озеро Вымно расположено в Городокском районе Витебской области Республики Беларусь (Блакітная кніга Беларусі, 1994). Обследование озера и картирование его водной растительности выполнено в период с 18 по 20 июня 2003 г. по методике В. М. Катанской (1981). При написании данной статьи также использованы результаты исследований водной растительности данного озера, проведённые в 1968 г. В. П. Мартыненко (1972).

В 2003 г. в озере обнаружено 46 видов высших водных растений. По данным 1968 г. указывалось 47 видов. Нами не подтверждено наличие частухи злаковидной *Alisma gramineum* Lej. и рдеста Берхтольда *Potamogeton berchtoldii* Fieb. В тоже время выявлен новый вид для флоры оз. Вымно — рогоз узколистый *Typha angustifolia* L.

Для озера характерен фрагментарно-поясной тип зарастания (см. рис.). При этом чётко выражена только полоса воздушно-водных растений. Полосы же растений с плавающими листьями и погруженных растений фрагментарны. Воздушно-водная растительность представлена сообществами 12 ассоциаций, которыми занято 21,7 га, или 28,2% площади всех зарослей. За вегетационный период воздушно-водные растения образуют 88,56 т абсолютно-сухого вещества (абс.-сух. в-ва), или 67,1% от всей биомассы. Основным доминантом является *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., на долю которого приходится 66,5% биомассы и 59% площади данной полосы. В 1968 г. полосу воздушно-водных растений создавали сообщества 11 ассоциаций, но тогда они занимали лишь 16,4 га, или 14,1% площади всех зарослей и продуцировали 63,9 т абс.-сух. в-ва, или 44,8% от всей биомассы макрофитов водоёма. Доминировал также тростник южный. На его долю приходилось 79,5% биомассы и 74% площади зарослей данной полосы. Произрастал тростник, как и в наши дни, на песчаном грунте.

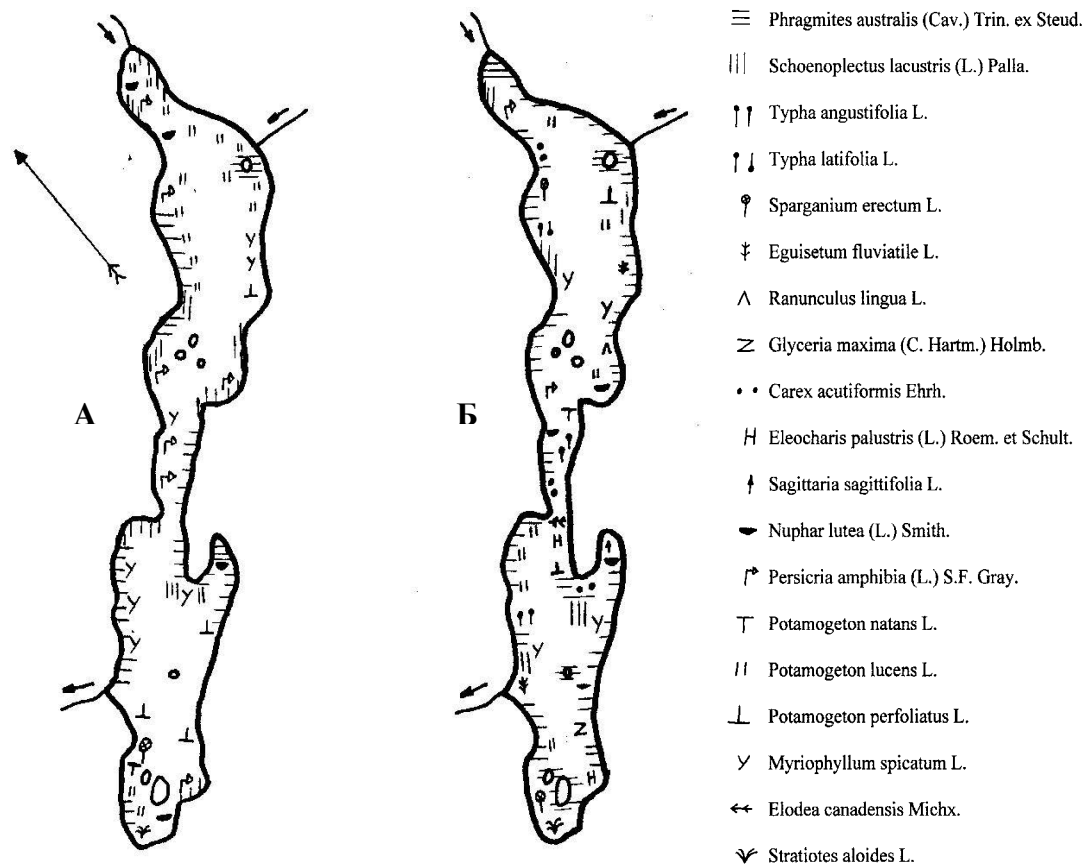


Рис. Картограмма зарастания озера Вымно

А — 1970 г.; Б — 2003 г.

Ассоциация схеноплектуса озёрного *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla в настоящее время занимает 1,2 га, его сообщества производят 3,24 т абс.-сух. в-ва. В 1968 г. эти показатели составляли 1,5 га и 4,56 т, соответственно. Ассоциация манника большого *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. в 2003 г. покрывала 0,4 га и давала 1,28 т абс.-сух. в-ва. В 1968 г. она занимала 0,2 га и производила 0,424 т. Ассоциация ежеголовника прямого *Sparganium erectum* L. сейчас занимает 0,8 га и производит 6,48 т абс.-сух. в-ва. В 1968 г. эти показатели составляли 0,3 га и 2,145 т. Ассоциация болотницы болотной *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. распространена на площади 0,8 га, её сообщества дают 0,4 т абс.-сух. в-ва. В 1968 г. эти величины были соответственно равны 0,2 га и 0,064 т.

В 2003 г. в данной полосе нами не выявлено 6 ассоциаций, описанных В. П. Мартыненко в 1968 г. Это ass. *Eleocharis palustris* — *Persicaria amphibia*, ass. *Sparganium erectum* + *Schoenoplectus lacustris*, ass. *Scolochloa festuacea*, ass. *Glyceria maxima* + *Schoenoplectus lacustris*, ass. *Schoenoplectus lacustris* — *Potamogeton perfoliatus* и ass. *Carex acutiformis* + *Acorus calamus*. Как видно, в большинстве своём это бидоминантные растительные сообщества. Причиной их отсутствия в 2003 г., по-видимому, можно назвать факт количественной регрессии одного из доминантов, изменившей структуру сообществ, которые были отнесены к другим ассоциациям. Например, в ass. *Sparganium erectum* + *Schoenoplectus lacustris* схеноплектус озёрный мог снизить своё обилие до 1—2 баллов или вообще выпасть из сообщества, поэтому данное сообщество было отнесено к ass. *Sparganium erectum*.

В то же время для полосы воздушно-водных растений описано 7 ранее не отмеченных ассоциаций. Это ass. *Phragmites australis*, ass. *Phragmites australis* + *Ranunculus lingua*, ass. *Carex acutiformis*, ass. *Typha latifolia*, ass. *Typha angustifolia*, ass. *Sagittaria sagittifolia*, ass. *Equisetum fluviatile*.

Можно предположить, что чистая ассоциация тростника обыкновенного образовалась из ass. *Phragmites australis* + *Schoenoplectus lacustris* в результате сокращения схеноплектуса озёрного до обилия 1—2 баллов, а местами и полного его выпадения из ценозов. В некоторых фитоценозах восточной литорали схеноплектус озёрный был вытеснен лютиком длиннолистным, и таким образом появилась ass. *Phragmites australis* + *Ranunculus lingua*. Из ассоциации осоки заострённой с айром обыкновенным практически полностью выпал айр и образовалась чистая ass. *Carex acutiformis*. Ассоциации рогоза широколистного и узколистного, стрелолиста стрелолистного и хвоща приречного являются для оз. Вымного абсолютно новыми и говорят об увеличении трофности водоёма.

Фрагменты полосы растений с плавающими листьями в оз. Вымное формируют 4 ассоциации, сообщества которых занимают всего 7 га, или 9,1% площади всех зарослей и за лето дают 11,47 т абс.-сух. в-ва, или 8,7% от всей биомассы. Причём на долю *Nuphar lutea*-асс. приходится 64,1% от создаваемой продукции высших растений данной полосы. Ассоциация кубышки жёлтой с горцем земноводным занимает в наши дни 1,3 га и образует 2,34 т абс.-сух. в-ва. В 1968 г. полосу нимфеид создавали 5 ассоциаций. Они занимали 5 га, или 4,3% площади всех зарослей и продуцировали 6,7 т абс.-сух. в-ва, или 4,7% от всей биомассы макрофитов. Основным ценообразователем, как и в настоящее время, была кубышка жёлтая. В данной полосе также распространены сообщества горца земноводного *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, занимающие 2,0 га и производящие 1,6 т абс.-сух. в-ва. В 1968 г. горец встречался на площади 0,7 га и давал 0,434 т вещества.

В 2003 г. в полосе нимфеид не выявлены 3 ассоциации, известные в оз. Вымное с 1968 г. Это ass. *Nuphar lutea* — *Myriophyllum spicatum*, ass. *Nuphar lutea* + *Potamogeton natans* и ass. *Potamogeton natans* — *Ranunculus circinatus*. Вероятно, как и в случае с воздушно-водной растительностью, в ассоциациях полосы нимфеид произошла регрессия некоторых видов-строителей. В некоторых сообществах ассоциации кубышки жёлтой с урутью колосистой регрессировала, а кое-где вообще исчезла уруть колосистая. То же самое произошло с рдестом в ассоциации кубышки жёлтой с рдестом плавающим. Поэтому эти ценозы в 2003 г. были отнесены к чистой ass. *Nuphar lutea*.

Новых ассоциаций для полосы растений с плавающими листьями описано всего две. Это уже упомянутая ass. *Nuphar lutea* и ass. *Potamogeton natans*. Сообщества последней, подобно сообществам ассоциации кубышки жёлтой, могли образоваться из сообществ ass. *Potamogeton natans* — *Ranunculus circinatus*, в составе которых сильно регрессировал, а в некоторых ценозах к 2003 г. вообще выпал, лютик жестколистный.

Фрагменты полосы погруженных растений представлены 5 ассоциациями. Погруженная растительность занимает 48,3 га, или 62,7% площади всех зарослей и образует 31,95 т абс.-сух. в-ва, или 24,2% от общей продукции макрофитов. Доминирующей является ass. *Potamogeton lucens*, на долю которой приходится 56,3% (18,0 т) биомассы погруженных растений при площади 30,0 га.

В 1968 г. эту полосу слагали 4 ассоциации. Они занимали 94,9 га, или 81,6% площади всех зарослей и давали 72,1 т абс.-сух. в-ва, или 50,5% биомассы. На долю рдеста блестящего приходилось 64% (46,23 т) биомассы и 72,7% (69,0 га) площади зарослей данной полосы.

Ассоциация рдеста пронзеннолистного в 2003 г. покрывала 9,9 га и давала 4,46 т абс.-сух. в-ва. В 1968 г. она занимала 12,0 га и производила 6,6 т. Ассоциация урути колосистой распространена на 7,9 га и производит 8,69 т абс.-сух. в-ва. В 1968 г. эти показатели составляли 13,8 га и 19,182 т, соответственно. Ассоциация телореа алоэвидного занимает 0,3 га и продуцирует 0,72 т вещества. В 1968 г. было всего 0,1 га и 0,21 т, соответственно. Погруженная растительность к 2003 г. не потеряла ни одной ассоциации. И к ним добавилась одна новая — ass. *Elodea canadensis*. Её сообщества занимают 0,2 га и образуют 0,08 т абс.-сух. в-ва.

В целом в оз. Вымно макрофитами занято 77,0 га, или 10,6% площади всего водоёма. За вегетационный период они создают 131,98 т абс.-сух. в-ва, что в пересчёте на единицу площади и объёма соответственно равно 18,23 г/м² и 4,2 мг/л.

За 35 лет, прошедшие с 1968 г. — времени первого обследования высшей водной растительности оз. Вымно, общая биомасса макрофитов озера снизилась со 142,7 т до 131,98 т. Биомасса в расчёте на единицу площади и объёма уменьшилась с 20 г/м² и 4,5 мг/л до 18,23 г/м² и 4,2 мг/л. Заращение водоёма макрофитами снизилось с 16,2% до 10,6%. Заметные изменения в характере зарастания и накопления биомассы произошли во всех полосах растительности. Так, полоса воздушно-водной растительности увеличила свою площадь с 16,4 га до 21,7 га (+5,3 га). В биомассе макрофитов водоёма её доля увеличилась с 44,8% до 67,1%. (+22,3%). Полоса растений с плавающими листьями увеличилась с 5 га до 7 га (+2 га). Доля её в биомассе возросла с 4,7% до 8,7% (+4%). Полоса широколистных рдестов сократила свою площадь с 94,9 га до 48,3 га (–46,6 га). Её доля в биомассе упала с 50,5% до 24,2% (–26,3%). Как показывают расчёты, в 1968 г. основную часть макрофитной биомассы давала погруженная растительность. В 2003 г. на первое место вышла воздушно-водная растительность. Растения же с плавающими листьями за 35 лет существенно не изменили своих позиций.

Вопрос о причинах произошедших изменений в зарастании оз. Вымно остаётся открытым. Вероятно, главным является факт антропогенного давления на экосистему водоёма путём широкомасштабной вырубке деревьев на водосборе озера. Почва на месте вырубок интенсивно подвергается водной эрозии, в результате чего происходит массовый смыв в водоём органики в виде гуминовых и фульвокислот. Экосистема водоёма не успевает перерабатывать эту органику, и трофность оз. Вымно повышается. Индикатором данных изменений и является высшая водная растительность. Воздушно-водная растительность значительно увеличила своё присутствие в озере, а погруженная сократила свои площади. Это указывает на сокращение глубины проникновения солнечных лучей в толщу воды. Последнее произошло из-за насыщения водной массы озера органикой.

Исследование на озере Вымно будут продолжены и в дальнейшем.

Список литературы

- Блакiтная кнiга Беларусi. Энцыклапедыя. Мн.: Бел. Энцыклапедыя, 1994.
Катанская В. М. Высшая водная растительность водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981.
Мартыненко В. П. Флора и растительность озёр северо-восточной части Белорусского Поозерья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мн., 1972.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ ВОДОЁМОВ ПО ОТНОШЕНИЮ К ВОДНОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

А. А. Шмыгов

Калужский областной эколого-биологический центр учащихся
248600 г. Калуга, пер. Старообрядческий, д. 4. E-mail: krmus_irina@mail.ru

В российской гидробиотанике наметилась устойчивая тенденция к упорядочению терминологии. Среди обсуждаемых терминов и категорий одно из ключевых мест занимают так называемые экологические группы растений водоёмов, далее ЭГ (Лапиров, 2003), или экотипы (Папченко, 2001, 2003). При этом критерии, на основании которых растения относятся к выделенным ЭГ,

основаны только на наблюдении степени погруженности тела растения в водную среду и занимаемых растением глубин в водоёме, а также степени увлажнения местообитания по шкале Л. Г. Раменского. Однако, в экологии растений для характеристики адаптационных возможностей растительных организмов по отношению к какому-либо одному экологическому фактору (вода, свет, тепло и др.) принято выделять экологические типы растений не только на основании наблюдений, а с учётом особенностей анатомо-морфологического строения и физиологии, свойственных каждому конкретному типу (Шенников, 1950; Горышина, 1979; Белавская, 1982; и др.). Мы также считаем, что наблюдения в природе при отнесении видов растений к определённым ЭГ являются предварительным, хотя и необходимым этапом. Окончательный вывод должен быть сформирован после изучения анатомо-морфологического строения и физиологических особенностей растений в различные периоды жизненного цикла с учётом разнообразия жизненных форм в рамках специальных исследований.

Что означают понятия «экологические типы и группы растений по отношению к водной среде обитания»? Что они показывают? Какой природный процесс иллюстрируют? Как построить их классификацию, более близкую к естественной и удобную для применения?

Начнём с процесса. Таковым является процесс вторичного приспособления высших растений (вплоть до полного перехода) к жизни в водной среде через наземную стадию эволюционного развития (Тахтаджян, 1948, 1970; Серебряков, 1962; Кокин, 1982). В этом случае, экологические типы растений по отношению к водной среде обитания представляют собой некие стадии, результаты этого процесса. Эти стадии издавна наблюдаются исследователями на водоёмах в виде общеизвестных прибрежных растительных поясов и, стало быть, реально существуют в природе. Следовательно, правомерно создание для них классификации, максимально возможно приближенной к естественной, описывающей данный эволюционный процесс.

С точки зрения экологии экологические типы растений по отношению к водной среде обитания характеризуют определённый тип (уровень) взаимоотношений растений соответствующих групп с окружающей средой (в данном случае с водной средой обитания) и другими живыми организмами водоёмов, и дают ответ на вопрос: как, каким образом осуществляется это взаимодействие? Как гидробиологов нас интересует, прежде всего, процесс обмена веществ растений с водной средой обитания и анатомо-морфологические особенности, способствующие этому процессу. Основные процессы обмена веществ у растений это: 1) газообмен в процессе фотосинтеза (главный процесс, характеризующий растения), 2) газообмен в процессе дыхания, 3) поступление воды с минеральными солями для поддержания постоянства внутренней среды организма и процессов жизнедеятельности, 4) испарение воды для предотвращения перегрева и обеспечения подачи минеральных солей, 5) поступление солнечной энергии. Совершенно очевидно, что у «полностью водного растения» все эти процессы, исключая 4-й, должны происходить в воде, и этому должна соответствовать определённая анатомо-морфологическая структура. Этому типу соответствует общеизвестная ЭГ полностью погруженных гидрофитов, называемых иногда гидатофитами (Рычин, 1948). Следующий тип взаимоотношений — воздушно-водный. Ему соответствует ЭГ, представители которой осуществляют газообмен частично через водную среду, частично через — воздушную. У этих растений, в отличие от гидатофитов, осуществляется процесс транспирации. Этому типу соответствует ЭГ гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями, укореняющихся и свободно плавающих на поверхности воды, а также амфибийные формы растений водоёмов (растения, имеющие одновременно как надводные, так и подводные ассимилирующие органы). Следующий тип, соответствующий ЭГ растений только с надводными ассимилирующими органами, ещё менее связан с водной средой обитания. Газообмен у этих растений идёт фактически полностью через воздушную среду, однако, поступление воды с минеральными солями идёт из водоёма через корневую систему, а отмершие части этих растений фактически включаются в цепи питания водной среды водоёма. Наземные ЭГ растений водоёмов (гидрофиты, мезофиты), выделенные по отношению к воде (не к водной среде!), хорошо обозначены в рамках классификации Е. Варминга (1901), уточнённой А. П. Шенниковым (1950).

Сравнивая экологические особенности жизни конкретных видов на водоёмах с выделенными экологическими типами растений, мы относим эти виды к какой-либо из ЭГ, соответствующей этим типам, подкрепляя визуальные наблюдения исследованием анатомо-морфологической структуры и физиологии растений в этих условиях. Таким образом, экологические типы растений по отношению к водной среде обитания — это некие эталоны, выражающие определённый уровень взаимодействия (связи) растений с водной средой обитания.

Однако во время исследований на водоёмах мы подчас затрудняемся при отнесении отдельных видов к какой-либо ЭГ, наблюдая целую палитру их взаимоотношений с водной средой оби-

тания. Особенно показательно в этом плане поведение стопроцентных амфибий (амфибий по А. Г. Лапирову, 2003) — растений с максимально широкой нормой реакции по отношению к водной среде, способных пройти весь свой жизненный цикл как по типу полностью водного растения, так и в наземных условиях, подобно гигрофитам (виды родов *Callitriche*, *Limosella*, *Elatine* и др.), а также других видов, ярко демонстрирующих свои амфибийные возможности, например, таких, как *Hippurus vulgaris*, *Myriophyllum verticillatum*, *Veronica anagallis-aquatica* s.l., *Hottonia palustris*. Типичные гелофиты *Phragmites australis*, *Glyceria maxima* и *Typha latifolia* способны расти как на водопокрытом грунте, достигая значительных глубин, так и в наземных экотопах, например, в заболоченных лесах и на сырых лугах в поймах рек. Все эти примеры показывают, что фактически каждый вид, имеющий какое-либо отношение к водной среде обитания, обладает по отношению к ней своеобразной широтой нормы реакции, выражающейся определённой степенью амфибийности, или амфибности, а отнесение какого-либо вида к определённой ЭГ до некоторой степени условно. В особо засушливые сезоны типичные гидрофиты *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton natans*, виды рода *Batrachium* и другие виды оказываются подчас на обсохшем дне водоёма, частично или полностью переходя в наземно-воздушную среду обитания с анатомо-морфологической перестройкой своих вегетативных органов. При этом меняется их уровень взаимоотношений с окружающей средой, и они переходят как бы в другую ЭГ — гелофитов или даже гигрофитов.

Другой пример, когда в многоводные годы или по другим причинам некоторые береговые наземные растения оказываются частично или полностью затопленными водой и начинают развивать вегетативные органы с нехарактерной анатомо-морфологической структурой. Например, *Lysimachia nummularia* (Холодный, 1924), *Mentha arvensis* (по наблюдениям Н. М. Решетниковой), *Ranunculus sceleratus* (нами найден экземпляр в виде розетки плавающих листьев). Подобные примеры способностей растений переживать неблагоприятные периоды демонстрируют скорее не принадлежность их сразу к нескольким ЭГ, а выражают крайние степени широты нормы реакции данных видов, свидетельствующие о возможных путях адаптаций их предков. Однако, некоторые виды регулярно дают вегетативные формы, хорошо размножающиеся в не очень характерных условиях, образуя при этом устойчивые растительные группировки. Например, водные формы *Oenanthe aquatica* и *Butomus umbellatus* в реках на течении образуют заросли и имеют тип обмена веществ полностью погруженного растения. Вероятно, это даёт нам право относить эти и подобные им виды к нескольким ЭГ, в том числе к ЭГ погруженных гидрофитов.

Выводы: 1) В природе мы наблюдаем вполне конкретные экологические типы растений по степени связи (по уровню обмена веществ) с водной средой обитания с определённой анатомо-морфологической структурой, имеющие до некоторой степени идеальный характер. 2) ЭГ, соответствующие этим типам, — группы видов растений водоёмов со своеобразной широтой нормы реакции по отношению к водной среде обитания (степенью амфибийности). 3) Виды относятся к определённым ЭГ на основании преимущественного соответствия этим группам своих анатомо-морфологических и физиологических особенностей, которые первоначально фиксируются визуально на водоёмах, затем подтверждаются инструментальными методами или базируются на известных данных. 4) Выделение ЭГ растений водоёмов целесообразно проводить на основе двух классификаций экологических типов: по степени связи растений с водной средой обитания и по отношению к воде как компоненту наземно-воздушной среды обитания для береговых представителей. 5) Многие виды в разных условиях могут давать несколько форм с нормальной жизненностью, соответствующих двум и более ЭГ.

Список литературы

- Белавская А. П. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1313—1320.
- Варминг Е. Ойкологическая география растений. М., 1901. 542 с.
- Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
- Кокин К. А. Экология высших водных растений. М.: МГУ, 1982. 160 с.
- Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоёмов // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 5—22.
- Папченко В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.

Папченков В. Г. О классификации растений водоёмов и водотоков // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 23—26.

Рычин Ю. В. Флора гигрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Сов. наука, 1948. 301 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 145 с.

Холодный Н. Г. К вопросу о влиянии водной среды на анатомическое строение наземных растений // Русский гидробиол. журн. 1924. Т. 3. № 1—2. С. 14—20.

Шенников А. П. Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с.

РЕКОМЕНДУЕМЫЕ К ОХРАНЕ ВИДЫ ВОДНОЙ ФЛОРЫ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М. М. Юдин

Уральский государственный университет им. А. М. Горького
620083 г. Екатеринбург, просп. Ленина, 51. E-mail: yumaxim@mail.ru

Значительный объём материалов по распространению высших водных растений на территории Свердловской обл., накопленный за последние сто пятьдесят лет до сих пор не нашёл отражения в виде цельной сводки или монографии. Разрозненные же по разным работам и гербариям сведения вряд ли можно считать достаточными. Особенно запутанной является ситуация с редкими и исчезающими видами растений водной флоры. В вышедшую в 1996 г. Красную книгу Среднего Урала, охватывающую территории Пермской и Свердловской областей, включено лишь семь видов водных экосистем Свердловской обл. Реальной охраны требуют лишь три из них (*Isoëtes lacustris* L., *I. echinospora* Durieu и *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze). Такие же виды как *Nuphar lutea* (L.) Smith, *N. pumila* (Trimm.) DC., *Nymphaea candida* J. Presl и *N. tetragona* Georgi (также внесённые в Красную книгу Среднего Урала (1996) вряд ли можно считать уязвимыми или, тем более, рекомендуемыми к охране. Более того, *Nuphar lutea* в Свердловской области является апофитом, положительно реагирующим на антропогенное воздействие (Юдин, 2003). К тому же, ряд находок был попросту не учтён авторами работы, в силу чего целая группа видов, заслуживающих охраны вообще оказалась за чертой рекомендаций.

Нами были проанализированы материалы гербариев Уральского государственного университета, Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), Института биологии внутренних вод РАН (IBIW), а также Ботанического института РАН (LE), по данным этих гербариев дополненных собственными исследованиями, выявлена группа высших водных растений, заслуживающих охраны на территории Свердловской обл. Ряд видов не отмечался на рассматриваемой территории на протяжении длительного времени, что позволяет говорить о них как об исчезнувших. Для всех приведённых ниже видов указана рекомендуемая категория охраны (по аналогии с используемыми в Красной книге Среднего Урала (1996), к которым добавлена категория 0 — по видимому, исчезнувшие виды — виды, не отмечаемые в местах находок прошлых лет (с промежутком не менее тридцати лет).

Sparganium angustifolium Michx. (Сем. *Sparganiaceae*) — редкий аркто-бореальный вид на южной границе распространения. Известно единственное местонахождение вида на территории Свердловской обл. Более поздняя находка вида (Мухин и др., 2003) не подтверждена специалистами. Вид экологически крайне специфичен, предпочитает крупные стоячие водоёмы, что и обуславливает его редкость в регионе. Рекомендуемый статус охраны — **III категория**.

Potamogeton rutilus Wolfg. (Сем. *Potamogetonaceae*) — исключительно редкий для всего Урала европейский вид, известный на Среднем Урале по единственной находке Ю. К. Шелля (Ургинский пруд близ Талицкого завода (современный г. Талица, находка сделана в пределах современной территории Национального парка «Припышминские Боры») 1868 г., LE!). Описываемое реликтовое местонахождение вида является одним из самых восточных в ареале. Более поздними исследованиями на территории национального парка (Юдин, 2002; Мухин и др., 2003) вид не обнаружен. В настоящее время считается исчезнувшим с территории Среднего Урала, рекомендуемый статус — **0 категория — исчезнувший вид**.

Potamogeton obtusifolius Mert. & Koch (Сем. *Potamogetonaceae*) — редкий для Среднего Урала вид, известный для Свердловской обл. по трём находкам. Мотив охраны — крайняя ред-

кость вида, его экологическая специфичность (предпочитает стоячие, слегка загрязнённые воды). Охраняется в Природном парке «Оленьи ручьи» (Юдин, 2004). Рекомендуемый статус охраны — **III категория**.

Alisma gramineum Lej. (Сем. *Alismataceae*) — довольно редкий для Свердловской области лесостепной вид, известный только из Нижне-Сергинского р-на области (две находки 1944 и 2003 гг. на территории организованного в 1999 г. Природного парка «Оленьи Ручьи»). Нахождение вида на пределе распространения объясняет необходимость его охраны в статусе **III-й категории — редкий вид**.

Caulinia tenuissima (A. Br. ex Magnus) Tzvel. (Сем. *Najadaceae*) — исключительно редкий реликтовый вид занесённый в Красную книгу РСФСР (1988). Реликтовый по характеру вид известен в области по единственной находке 1890 г. с Исетского озера. Более поздними исследователями (Катанская, 1979) не подтверждён. Реликтовый характер местонахождения вида в области сомнителен (в силу крайней близости южной границы покровного Днепровского оледенения к описываемому местонахождению), поэтому более вероятен его вторичный занос в последнее межледниковье. В настоящее время вид считается исчезнувшим с территории области. Рекомендуемый статус охраны — **0 категория**.

Caulinia flexilis Willd. (Сем. *Najadaceae*) — чрезвычайно редкий на Урале реликтовый вид, в настоящее время, видимо, исчезнувший в Свердловской обл. Известны всего две находки вида. Первая — 1890 г., Исетское озеро, вторая — 1949 г., Верхне-Тагильский пруд. В обоих случаях, более поздние исследования (Катанская, 1979) не показали присутствия вида. Во втором случае, вид мог исчезнуть при вселении в пруд белого амура (целью вселения было именно уничтожение зарослей макрофитов). Рекомендуемая статус охраны — **0 категория**.

Batrachium eradatum (Laest.) Fries (Сем. *Ranunculaceae*) — редкий везде по ареалу вид аркто-альпийского характера. Известны всего три находки в области. Заслуживает охраны в связи с нахождением близ границы распространения. Все находки только из горно-лесной полосы Урала (Невьянский р-он — оз. Таватуй, Нижне-Сергинский р-он — пруд Михайловского завода). Охраняется в Висимском государственном природном биосферном заповеднике (Марина, 1987). Рекомендуемый статус охраны — **III категория**.

Subularia aquatica L. (Сем. *Brassicaceae*) — редкий бореальный вид, представленный в Свердловской обл. двумя находками, обе — в горно-лесной полосе (Ново-Лялинский район, г. Верхний Тагил). В виду крайне незначительных размеров вида, часто просматривается коллекторами. Для выявления его распространения на территории области требуются специальные исследования. Вид рекомендован к охране в статусе **III категории**.

Elatine alsinistrum L. (Сем. *Elatinaceae*) — редкий по всему ареалу вид близ восточной границы распространения. Для Свердловской обл. известно две находки (1876 г., Талицкий завод, LE!; и 1993 г., Каменский район, SVER!), что может служить косвенным подтверждением его более обширного распространения — в виду своих малых размеров вид смешивается при сборах и определениях с *Hippuris vulgaris*. Основания для охраны — малое количество находок вида и нахождение его близ границы ареала. Рекомендуемый статус охраны — **III категория**.

Tillaea aquatica L. (Сем. *Crassulaceae*) — крайне редкий для всей территории России вид голарктического распространения, известный на Урале по двум, а в Свердловской обл. по единственной находке 1949 г. (г. Верхний Тагил). Более поздние исследования того же водоёма (Катанская, 1979) не выявили его. Распространение вида на Урале косвенно свидетельствует о его реликтовом характере. Спорадическое распространение вида можно также объяснить его исключительно мелкими размерами — он может просматриваться коллекторами. Вид рекомендован к охране на всей территории России (Краснова, 2001). Рекомендуемый статус охраны — **0 категория**.

Utricularia minor L. (Сем. *Lentibulariaceae*) — редкий аркто-бореальный вид близ южной границы распространения. Редкость вида определяет приуроченность к специфичным олиготрофным болотам, вытянутым в Свердловской обл. вдоль главного Уральского хребта. Четыре из пяти находок вида в области сделаны в треугольнике: оз. Таватуй — оз. Исетское — станция Северка. Рекомендуемые меры охраны — ограничение мелиоративного использования болот указанного участка. Рекомендуемый статус — **III категория**.

По результатам наших полевых и гербарных исследований рекомендовано к охране одиннадцать видов водных растений Свердловской обл., из которых три вида являются реликтовыми, два — по-видимому, исчезнувшими с территории области. Все виды характеризуются единичными находками в узком диапазоне экологических условий. Для каждого вида предложена рекомендуемая категория охраны.

Список литературы

- Катанская В. М.* Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л.: Наука, 1979. 279 с.
- Красная книга РСФСР: Растения* / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
- Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений* / Под ред. В. Н. Большакова и П. Л. Горчаковского. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1996. 279 с.
- Краснова А. Н.* Проблемы охраны генофонда гидрофильной флоры. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2001. 160 с.
- Марина Л. В.* Сосудистые растения Висимского заповедника (оперативно-информационный материал). М.: ВИНТИ, 1987. 44 с.
- Мухин В. А., Третьякова А. С., Прядин Д. В., Пауков А. Г., Юдин М. М., Фелелов К. А., Ширяев А. Г.* Растения и грибы национального парка «Припышминские Бору». Екатеринбург: Издательство Уральского университета, 2003. 204 с.
- Юдин М. М.* Высшая водная и околоводная флора Национального парка «Припышминские Бору» // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Тезисы докладов XII международной конференции молодых учёных «Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия», посвящённой 50-летию назначения контр-адмирала, дважды героя Советского Союза И. Д. Папанина директором института Биологии Внутренних Вод. 23—26 сентября 2002. г. Борок, 2002. С. 25.
- Юдин М. М.* Синантропный компонент флоры водоёмов Особо охраняемых территорий Среднего Урала // Проблемы глобальной и региональной экологии: Материалы конф. молодых учёных, 31 марта—4 апреля 2003 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2003. С. 348—351.
- Юдин М. М.* Флора водоёмов и водотоков природного парка «Оленьи ручьи» // Екатеринбург, 2005 (в печати).

* * *

РЕКОМЕНДУЕМЫЕ ДЛЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ ГИДРОБОТАНИКИ

Гидробиотаника — наука о растениях вод и о процессах зарастания водоёмов и водотоков.

Зарастание — процесс появления и развития растительного покрова на акватории водоёма или водотока.

Макрофиты — крупные, видимые невооружённым глазом растения независимо от их систематического положения и экологической приуроченности. К макрофитам относятся как высшие растения, так и крупные многоклеточные водоросли.

Водоросли — искусственная группа талломных организмов, обладающих окислительным фотосинтезом, обитающих преимущественно в воде, размножающихся с помощью спор и обычно имеющих одноклеточные половые органы. Водоросли являются объектом изучения науки альгологии, или фикографии.

Высшие водные растения — группа, объединяющая водные растения, относящиеся к мхам и печеночникам, плаунам, хвощам, папоротникам и семенным растениям.

Сосудистые водные растения — высшие водные растения за исключением мхов и печеночников.

Растения вод — растения, закономерно встречающиеся в водной среде или на водопокрытом грунте.

Водные растения — растения, для которых водная среда или водопокрытый грунт служат оптимальными местообитаниями.

Истинно-водные растения, или гидрофиты — растения, которые для нормального прохождения своего жизненного цикла требуют постоянного контакта своего вегетативного тела с водной средой. Различают растения, плавающие в толще воды (*Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca*), погруженные укореняющиеся или прикрепляющиеся растения (*Myriophyllum*, большинство *Potamogeton*, харовые и прочие крупные водоросли), укореняющиеся растения с плавающими на воде листьями (*Nuphar*, *Nymphaea*, некоторые *Potamogeton*) и растения, плавающие на поверхности воды (*Hydrocharis*, *Lemna*, *Spirodela*).

Водные растения плавающие — водные растения, не имеющие органов прикрепления к грунту (к этой группе относятся макрофитные планктонные водоросли, а также некоторые сосудистые растения — *Hydrocharis*, *Lemna*, *Salvinia*, *Ceratophyllum* и др.).

Водные растения прикрепляющиеся — водные растения, органы прикрепления к грунту которых выполняют только функцию фиксации организма и не участвуют в его снабжении элементами минерального питания (к этой группе относятся макрофитные бентосные водоросли, мхи и печеночники, а также некоторые сосудистые растения — ряд таксонов *Podostemaceae*, *Utricularia intermedia*).

Водные растения укореняющиеся — водные растения, специальные органы прикрепления к грунту которых помимо фиксации организма выполняют также функцию снабжения его элементами минерального питания (к этой группе относятся большая часть сосудистых водных растений).

Земноводные растения — растения, которые могут пройти весь свой жизненный цикл как по типу истинно-водного, так и по типу наземного растения (*Callitriche palustris*, *Elatine hydropiper*, *Persicaria amphibia* и др.).

Прибрежно-водные растения — группа, объединяющая воздушно-водные растения и растения уреза воды.

Воздушно-водные растения, или гелофиты — укореняющиеся растения, вегетативное тело которых расположено как в воде, так и над её поверхностью. Растения данной группы занимают прибрежные мелководья с глубиной до 1 (2) м. По высоте побегов их делят на высокотравные (*Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia* и др.) и низкотравные (*Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum* и др.).

Растения уреза воды (гигрогелофиты) — растения, типичными местообитаниями которых являются низкие уровни береговой зоны затопления, зона контакта берега и водного тела (т.е. уреза воды) и прибрежные отмели с глубиной до 20 (40) см; многие из них типичны для окраин озёрных сплавин (*Agrostis stolonifera*, *Bolboschoenus maritimus*, *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *Catabrosa aquatica*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Eleocharis acicularis*, *Glyceria fluitans*, *Iris pseudacorus*, *Lythrum salicaria*,

Oenanthe aquatica, Ranunculus lingua, Rorippa amphibia, Rumex hydrolapathum, Sium latifolium).

Заходящие в воду растения — береговые растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте.

Растительный покров — совокупность растений (флоры и растительности) на какой-либо территории или акватории.

Водная растительность — растительность, образованная сообществами истинно-водных и прибрежно-водных растений.

Гидрофитная растительность — растительность, образованная сообществами истинно-водных растений (гидрофитов).

Погруженная растительность — растительность, образованная сообществами истинно-водных погруженных укореняющихся, прикрепляющихся либо свободно плавающих в толще воды растений.

Плавающая растительность — растительность, образованная сообществами истинно-водных свободно плавающих на поверхности воды растений. Нередко этот термин используется для сообществ укореняющихся растений с плавающими на поверхности воды листьями.

Прибрежно-водная растительность — растительность, образованная сообществами воздушно-водных растений и растений уреза воды.

Воздушно-водная растительность — растительность, образованная сообществами воздушно-водных растений.

Гелофитная растительность — то же, что и воздушно-водная растительность.

Гигрогелофитная растительность — растительность, образованная сообществами гигрогелофитов, или растений уреза воды.

Водная флора — совокупность видов водных растений (истинно-водных, земноводных и прибрежно-водных), встречающихся на том или ином участке территории или акватории.

Водное ядро флоры — совокупность видов истинно-водных и земноводных растений, встречающихся на том или ином участке территории или акватории.

Флора водоёмов (водотоков) — совокупность видов водных и заходящих в воду растений, встречающихся в каком-либо водоёме (водотоке) или в водоёмах (водотоках) какой-то территории.

В. Г. Папченков, А. В. Щербаков, А. Г. Лапиров

Содержание

Предисловие	3
1. Термины гидрботаники и классификации растений водоёмов и водотоков	5
<i>Лапиров А. Г.</i> Гидрботаническая терминология на пути к её унификации	5
<i>Папченков В. Г.</i> Различные подходы к классификации растений водоёмов и водотоков	16
<i>Щербаков А. В.</i> Что такое «водное ядро флоры» и зачем нужен этот термин?	25
2. Гербаризация водных растений и анализ флор	27
<i>Лисицына Л. И.</i> Особенности гербаризации водных растений, работа с коллекциями	27
<i>Щербаков А. В.</i> Региональная водная флора как модельный объект для флористического анализа	34
3. Сложные группы водных растений	49
<i>Папченков В. Г.</i> Гибриды водных растений и особенности их определения	49
<i>Юрцева О. В.</i> Роль гибридизации в эволюции высших растений	58
<i>Чемерис Е. В., Бобров А. А.</i> Криптогамные макрофиты в водных экосистемах: разнообразие, сообщества, экологическая роль	71
4. Биология и онтогенез водных растений	87
<i>Гуреева И. И.</i> Подходы к изучению онтогенеза равноспоровых папоротников	87
<i>Савиных Н. П., Телекова Е. В.</i> Цветорасположение у водных и прибрежно-водных растений	97
5. Водные фитоценозы, их классификация и синтаксономия	106
<i>Василевич В. И.</i> Трудности использования флористического состава при классификации растительности	106
<i>Бобров А. А., Чемерис Е. В.</i> Синтаксономический обзор растительных сообществ ручьёв, малых и средних рек Верхнего Поволжья	116
6. Картирование водной растительности, её динамика и продуктивность	131
<i>Матвеев В. И.</i> Методические аспекты изучения динамики растительности озёр-старич Среднего Поволжья	131
<i>Папченков В. Г.</i> Картирование растительного покрова водоёмов и водотоков	135
<i>Папченков В. Г.</i> О закономерностях зарастания водотоков и водоёмов и продукции водных растений	143
<i>Распопов И. М.</i> Основные понятия продукционной гидробиологии применительно к макрофитам	153
<i>Распопов И. М.</i> Сообщества макрофитов в прибойной зоне озёр — особенности распространения, методы изучения	159
<i>Свириденко Б. Ф., Дмитриев В. В., Дмитриев А. В.</i> Возможности использования материалов космической съёмки для изучения водной и болотной растительности в озёрах Омской области (на примере Ик-Салтаим-Тенисской озёрно-речной системы)	167
7. Изучение растительного покрова водных объектов	181
<i>Бобров А. А., Чемерис Е. В.</i> Изучение растительного покрова ручьёв и рек: методика, приёмы, сложности	181
Краткие сообщения	204
<i>Автушко С. А.</i> Редкие виды гидрофитов озёр Березинского биосферного заповедника	204
<i>Афанасьев Д. Ф.</i> Донные фитоценозы северо-кавказского шельфа Чёрного моря и их продуктивность	204

Бабушкин А. А. Характерные черты зарастания прибрежной зоны больших озёр средней тайги на примере оз. Сыркового (Ханты-Мансийский автономный округ)	207
Баранова О. Г. Редкие и исчезающие водные и прибрежно-водные растения Вятско-Камского междуречья	209
Бобров А. А., Цельмович О. Л., Отюкова Н. Г. Речная растительность бассейна Верхней Волги и её связь с химическим составом воды	210
Борисова М. А., Папченков В. Г., Папёнова Н. П., Ремизов И. Е., Сатина С. Ю. Флора оз. Неро (Ярославская область)	214
Борисова М. А., Папченков В. Г., Папёнова Н. П., Ремизов И. Е., Сатина С. Ю. Растительность оз. Неро (Ярославская область)	217
Боровичев Е. А. Гидрофильные мхи в составе локальных экосистем Карелии	220
Васильева Н. В. Структура биомассы растений как показатель изменения стратегии жизни в онтогенезе	221
Вейсберг Е. И. Макрофитная растительность системы озёр Большое Миассово—Малое Миассово (Челябинская область)	224
Власова Е. А., Белова П. А., Фёдорова Т. А., Щербаков А. В. Флуктуирующая асимметрия листа рдеста пронзённолистного как индикационный показатель качества водной среды	227
Волкова П. А. Морфологическая изменчивость <i>Nymphaea alba</i> L. s.l. (<i>Nymphaeaceae</i>) в европейской части России	228
Гарин Э. В. Статистика библиографических записей о гидробиологии	230
Глушенков О. В., Лукичева Н. А. Новые для Среднего Поволжья ассоциации и формации водных макрофитов на озёрах Чувашской республики	233
Глушенков О. В., Лукичева Н. А. Синтаксономический состав гидрофильной флоры и геоботанические профили озера Большое Лебединое	236
Громов В. В. Классификация водной растительности	238
Губарева И. Ю., Парфёнова Я. В., Ковалёва О. Н. Анализ видового разнообразия водных и прибрежно-водных растений Калининградской области	239
Дурников Д. А. Водные и прибрежно-водные растения в Красной книге Алтайского края	242
Дьяченко Т. Н., Беляев В. В., Клёнус В. Г., Насвит О. И. Макрофиты водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС и накопление ими радионуклидов	243
Ефремов А. Н. Структурная биология вегетативных органов <i>Stratiotes aloides</i> L. (<i>Hydrocharitaceae</i>) в связи с условиями обитания	245
Жакова Л. В. Изменение водной растительности Аральского моря в условиях прогрессирующего осолонения	246
Зарубина Е. Ю., Ковешникова А. С. Флора и растительность Телецкого озера (Горный Алтай)	249
Зуб Л. Н. Продромус высшей водной растительности Украины (классы Lemnetae, Potamogetonales, Littorellales, Isoetes, Charales, Ruppietales maritimes)	251
Зуб Л. Н., Мальцев В. И., Карпова Г. О. Ландшафтно-ценотическая классификация мелководий днепровских водохранилищ	253
Иванова С. А., Сорокин А. С. О необходимости учёта охраны водных макрофитов при рассмотрении перспектив развития Калининской АЭС	256
Ипатов В. И., Дмитриева А. Г. Ответные реакции высших водных растений на загрязнение среды тяжёлыми металлами	258
Капитанова О. А. О факторах флорогенеза на аквальных местообитаниях в условиях урбаноосреды	261
Капитанова О. А., Дюкина Г. Р. О малоизвестных видах рогозов (<i>Typha</i> L.) во флоре Вятско-Камского междуречья	264
Капитанова О. А., Тукманова С. Р. К вопросу об особенностях биологии некоторых видов макрофитов в условиях теплового загрязнения поверхностных вод	266

Карпова Г. А., Зуб Л. Н. Ретроспективный анализ высшей водной флоры днепровских водохранилищ	269
Киприянова Л. М. Ботаническая классификация лесостепных и степных озёр Новосибирской области	271
Киприянова Л. М. О разнообразии и экологии рдестов в озёрах Новосибирской области	274
Клещев М. А. Водная и прибрежно-водная растительность некоторых малых рек Новосибирской области	276
Клинкова Г. Ю. Состояние изученности и некоторые региональные особенности флоры водоёмов юго-востока европейской части России	279
Клоченко П. Д., Горбунова З. Н., Пасичная Е. А., Харченко Г. В. Некоторые особенности содержания биогенных элементов в водных макрофитах урбанизированных территорий	280
Ковалёва О. Н. Предварительные данные о видовом составе и экологии водной и прибрежно-водной растительности Вислинского залива, в пределах территории Калининградской области	283
Крылова Е. Г. Влияние колебания уровня воды на динамику гидрофитов и гигрогелофитов (на примере зоны подпора р. Латки)	284
Крылова Е. Г. Микрокомбинации растительности озёр разной гидрологии (на примере озёр Некрасовской поймы)	286
Крылова Е. Г. Трансформированные растительные сообщества Валдайского озера ...	289
Кузьмин И. В., Драчёв Н. С. Биоразнообразие водных макрофитов заказников юга Тюменской области	290
Куянцева Н. Б., Вейсберг Е. И., Смагин А. И. Растительный покров водоёмов и водотоков в зонах экологических катастроф (Челябинская область)	291
Лебедева О. А., Лапиров А. Г. Формирование побеговой системы, цветорасположение и модульная организация <i>Batrachium trichophyllum</i> (Chaix) Bosch	294
Лелекова Е. В., Савиных Н. П. Особенности побегообразования и жизненной формы <i>Elodea canadensis</i> Michx. (<i>Hydrocharitaceae</i> Juss.)	298
Лихачёва Т. В. Парциальные флоры водоёмов Удмуртской республики	300
Лихачёва Т. В. Растительность рек и пойменных водоёмов Удмуртской республики	302
Ляшенко Г. Ф. Изменение флористического состава и площадей зарослей на стационарном участке литорали Рыбинского водохранилища	304
Малёва М. Г., Некрасова Г. Ф. Особенности адаптации <i>Elodea canadensis</i> Michx. к тяжёлым металлам в условиях модельного эксперимента	305
Мальцев В. И. Угодья мелководий днепровских водохранилищ	307
Матвеев В. И., Соловьёва В. В., Семёнов А. А. Флора искусственных аквальных экосистем Самарской области	309
Медведь В. А., Горбунова З. Н. Нитратредуктазная активность высших водных растений	312
Медведь В. А., Кирпенко Н. И., Баланда О. В., Горбунова З. Н. Роль алкалоидов высших водных растений в формировании альгосообществ	314
Мочалова О. А. Сосудистые растения водоёмов Магаданской области	315
Мяэметс Х. Флора и растительность лагунных озёр Эстонии	318
Мяэметс Х., Фрейберг Л., Мелс Т., Халдна М. Межгодовые различия у <i>Potamogeton</i> <i>perfoliatus</i> L. в Чудском озере	318
Немцева Н. Д. Динамика растительности Мшичинского залива Рыбинского водохранилища	319
Паляшова Н. А., Папченков В. Г. Особенности зарастания мелководий на разных участках Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища	321
Панарина Н. Г., Панарин А. Е. Особенности зарастания водоёмов и водотоков Кандалакшского государственного природного заповедника	323

Папченков В. Г., Ремизов И. Е. Характер зарастания оз. Неро (Ярославская обл.)	326
Петрова Е. А. Особенности зарастания стариц реки Суры на разных стадиях эволюции водоёмов	328
Петрова Е. А. Флора и растительность озёр-стариц реки Суры	330
Петрова Е. А., Варгоп Е. В., Силаева Т. Б. Флора озёр Симкинского лесничества Большеберезниковского района Республики Мордовия	332
Петухова Д. Ю., Савиных Н. П. Строение генеративных особей <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L. (сем. <i>Hydrocharitaceae</i> Juss.)	334
Печенюк Е. В. Динамика видового состава водных растительных сообществ	336
Ронжина Д. А., Иванов Л. А. Химический состав и конструкционная цена листьев высших водных растений	338
Русанов А. Г., Хромов В. М. Влияние плотности перифитона и субстрата на содержание биогенных элементов и взаимоотношение бактерий и водорослей перифитона	340
Сачкова О. А., Коннова С. А., Игнатов В. В. Исследование активности полисахаридов в <i>Potamogeton perfoliatus</i>	342
Синюшин А. А. Молекулярные маркеры в изучении внутривидового полиморфизма рясковых (<i>Letnaseae</i> Dum.)	345
Созинов О. В. Растительные сообщества долины р. Неман на орографическом градиенте	347
Соловьёва В. В. Гидрофильная флора Поляковского водохранилища Самарской области	349
Соловьёва В. В. Мониторинг флоры прудов г. Самары с 1936 по 2004 годы	352
Соловьёва В. В., Денисов Д. Е. Гидрботаническое изучение памятника природы «Иргизская пойма»	354
Степаньян О. В. Биологическое разнообразие макроводорослей Чёрного, Азовского и Каспийского морей. Оценка, тенденции, прогнозы	356
Суркова Е. И., Семёнов А. А. Влияние фосфора на биологическую продуктивность водных растений (на примере <i>Elodea canadensis</i> Michx.)	357
Суханова И. В. Флора водоёмов урбанизированных территорий лесной зоны юга Томской области	359
Тетерюк Б. Ю. Анализ гидрофильной флоры водоёмов бассейна реки Вычегда	361
Токарёв О. Е. Использование гидромакрофитов как индикаторов состояния водной среды р. Ишим и пойменных водоёмов	364
Федорчук И. В. Фитоиндикация поверхностных вод каньона реки Смотрич (НПП «Подольские Товтры»)	366
Фрейберг Л. Характеристика тростника в Эстонской части Чудско-Псковского озера	367
Шадрина Н. В. <i>Trapa natans</i> L. во флоре Казахстана	368
Шарендо А. В. Динамика макрофитной растительности озера Вымно (1968—2003 гг.)	369
Шмытов А. А. Экологические типы и экологические группы растений водоёмов по отношению к водной среде обитания	371
Юдин М. М. Рекомендуемые к охране виды водной флоры Свердловской области	374
Папченков В. Г., Щербачев А. В., Лапиров А. Г. Рекомендуемые для использования общие понятия гидрботаники	377

Summary

Proceedings of the VIth All-Russian workshop-conference on aquatic macrophytes «Hydrobotany 2005» (Borok, 11—16 October 2005). Rybinsk: Rybinsk Print House, 2006. 382 p.

The Proceedings include the reports of leading botanists in Russia, dealing with approaches to studying flora and vegetation of waterbodies and watercourses, collecting of aquatic plants and analysis of floras, determination of difficult aquatic plant groups, classification of aquatic plants and vegetation, mapping methods and measuring of aquatic phytocoenosis production. The special attention is devoted to hydrobotanical terminology, aquatic plant biomorphology and ontogenesis. The second part of the Proceedings contain short reports of participants of the workshop-conference with materials on various hydrobotany problems.

The book is addressed to young researchers in hydrobotany, but it will be interesting also to specialists in the field of floristics, geobotany, ecology, hydrobiology, taxonomy and syntaxonomy, and also to teachers and students of the higher school.

* * *

Научное издание

Материалы VI Всероссийской
школы-конференции
по водным макрофитам

ГИДРОБОТАНИКА 2005

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
Российской Академии наук

Оригинал-макет А. А. Боброва

Подписано в печать 03.02.2006. Формат 60×84/8. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 48. Тираж 200 экз. Заказ № 2706.
Отпечатано в ОАО «Рыбинский Дом печати» с оригинал-макета.
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.
