



# ***ГидрОБОТАНИКА***

**методология, методы**

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

---

# **ГИДРОБОТАНИКА: МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДЫ**

Материалы Школы  
по гидробиотанике

Борок, 8—12 апреля 2003 г.

Рыбинск 2003

ББК 28.082

**Гидрботаника: методология, методы:** Материалы Школы по гидрботанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. 188 с.

ISBN 5-88697-097-5

Сборник материалов включает доклады ведущих ботаников России, посвященные подходам к изучению флоры и растительности водоемов и водотоков, гербаризации водных растений и анализу флор, методам картирования и определения продуктивности водных фитоценозов, классификации растений вод и водной растительности. Особое внимание уделено гидрботанической терминологии и определению сложных групп водных растений. Во вторую часть сборника вошли краткие сообщения слушателей Школы, 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. Папченков*  
*А. А. Бобров*  
*А. В. Щербаков*  
*Л. И. Лисицына*

Оргкомитет выражает благодарность Российской Академии наук, Институту биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН и Администрации Ярославской области за финансовую поддержку, позволившую провести Школу по гидрботанике и опубликовать ее материалы.

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН от 30 апреля 2003 г.

Дата публикации — 15 июля 2003 г.

ISBN 5-88697-097-5

© Коллектив авторов, 2003  
© Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина РАН, 2003

*Посвящается памяти одного из  
основоположников русской  
пресноводной гидробиологии  
Экзерцева Вадима Анатольевича,  
в связи с 70-летием со дня рождения.*

## **Предисловие**

Гидробиология, как наука о процессах зарастания водоемов и водотоков, о таксономическом и синтаксономическом разнообразии их растительного покрова, о морфологии, физиологии, биологии и экологии водных макрофитов, о роли их в природных экосистемах и жизни человека, берет начало в конце XIX столетия с работ Б. А. Федченко, А. Ф. Флерова (1897) и К. Ламперта (1900), но начала активно развиваться лишь в конце 40-х—начале 50-х годов XX столетия. Послевоенной стране требовались новые ресурсы. Их поиск, коснувшийся и водных растений, позволил усилиями ботаников, географов и охотоведов накопить большой фактический материал по продуктивности и запасам, биологии и экологии растений вод, по их флоре. Публикации, обобщающие этот материал, отчетливо обозначили контуры гидробиологии, что позволило И. М. Распопову (1963) заявить о существовании этой науки.

С конца 50-х—в 70-е годы, в период массового строительства водохранилищ и резко-го усиления загрязнения природных вод, наблюдался расцвет гидробиологии. Почти все ее направления сформировались именно в это время. Если за период с 1941 по 1950 гг. в русскоязычной научной литературе удалось найти лишь 93 публикации гидробиологической направленности, среди которых не было работ по химическому составу и деструкции водных макрофитов, по их фитоценологии, участию в процессах самоочищения и очистки вод от загрязнений и т.д., то список публикаций 1951—1960 гг. насчитывает уже 264 наименования, в 1961—1970 гг. их 461, а в 1971—1980 гг. — 912. И разнообразие работ в последнем из этих десятилетий отражает все известные сейчас направления, хотя, как и в предыдущие годы, доминируют публикации по общей характеристике растительного покрова водных объектов (313), по их флоре (115), по биологии и экологии макрофитов (114).

Следующее десятилетие становится переломным. Число публикаций все еще возрастает (1030), но основная их часть приходится на первую половину 80-х годов. К концу же десятилетия явно ощущается спад интереса к гидробиологии, который достиг своего предела в середине 90-х. С 1991 по 1998 гг. появилось всего 314 публикаций. Это было свидетельством глубокого кризиса молодой науки (Папченков, 1995, 1998). Собравшаяся же в Борке на рубеже веков V Всероссийская конференция «Гидробиология 2000» показала, что кризис, который несомненно был, уже прошел, гидробиология вновь ожила и привлекла к себе внимание многих новых, молодых исследователей, приход которых в науку требует осмысления сделанного предшественниками, четкого изложения методологии, хорошо обоснованных и проверенных на практике методик полевой, камеральной и лабораторной работы, подходов к обработке и анализу полученных материалов. В резолюции конференции было зафиксировано высказанное многими пожелание провести Школу для молодых гидробиологов и интересующихся этой наукой студентов.

В апреле 2003 г. на базе единственной в России лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН такая Школа состоялась. В Оргкомитет по ее организации и проведению вошли:

**Председатель:**

Папченков Владимир Гаврилович, д.б.н., ИБВВ РАН, п. Борок

**Члены:**

Бобров Александр Андреевич, к.б.н., ИБВВ РАН, п. Борок

Кузьмичев Анатолий Иванович, д.б.н., ИБВВ РАН, п. Борок

Лисицына Людмила Ивановна, к.б.н., ИБВВ РАН, п. Борок

Матвеев Владимир Иванович, д.б.н., Самарский гос. пед. университет, Самара  
Распопов Игорь Михайлович, д.б.н., Институт озераведения РАН, Санкт-Петербург  
Щербаков Андрей Викторович, к.б.н., МГУ, Москва.

Секретарь:

Гарин Эдуард Витальевич, ИБВВ РАН, п. Борок

Согласно разработанной Оргкомитетом программы Школы с ее слушателями было проведено 8 занятий по следующим темам:

Занятие 1-е. Гидробиотаника и место ее в системе наук. Методология гидробиотаники. Занятие вели: д.б.н., профессор А. И. Кузьмичев (ИБВВ РАН, п. Борок) и д.б.н. И. М. Распопов (Институт озераведения РАН, Санкт-Петербург).

Занятие 2-е. Гидробиотаническая терминология. Классификации растений водоемов и водной растительности. Занятие вели: д.б.н. В. Г. Папченков (ИБВВ РАН, п. Борок), к.б.н. А. Г. Лапиров (ИБВВ РАН, п. Борок), к.б.н. А. В. Щербаков (МГУ, Москва).

Занятие 3-е. Гербаризация водных растений, оформление коллекций. Знакомство с гербарием ИБВВ РАН. Занятие вел к.б.н. Л. И. Лисицына (ИБВВ РАН, п. Борок).

Занятие 4-е. Определение сложных групп растений и гибридов. Занятие вели: д.б.н. В. Г. Папченков (ИБВВ РАН, п. Борок) и к.б.н. А. А. Бобров (ИБВВ РАН, п. Борок).

Занятие 5-е. Биология и экология водных и прибрежно-водных растений: морфология, онтогенез, жизненные формы. Занятие вели: д.б.н., профессор Н. П. Савиных (Вятский гос. пед. университет, Киров) и к.б.н. А. Г. Лапиров (ИБВВ РАН, п. Борок).

Занятие 6-е. Продукция макрофитов вод и методы ее изучения. Занятие вели: д.б.н. В. Г. Папченков (ИБВВ РАН, п. Борок) и д.б.н. И. М. Распопов (Институт озераведения РАН, Санкт-Петербург).

Занятие 7-е. Описание водных фитоценозов, способы их обработки. Подходы к классификации и современная синтаксономия водной и прибрежно-водной растительности. Занятие вели: д.б.н., профессор В. И. Василевич (БИН, Санкт-Петербург), д.б.н. В. Г. Папченков (ИБВВ РАН, п. Борок), к.б.н. А. А. Бобров (ИБВВ РАН, п. Борок).

Занятие 8-е. Картирование растительности водоемов и водотоков. Занятие вел д.б.н. В. Г. Папченков (ИБВВ РАН, п. Борок).

Занятия проходили в виде лекций ведущих специалистов в области гидробиотаники и смежных дисциплин. Слушатели задавали вопросы и имели возможность изложить свои представления по рассматриваемой проблеме. Практически на каждом занятии лекции перерастали в активную дискуссию, что позволяло достаточно подробно рассмотреть нюансы многих методик и методических подходов к решению основных гидробиотанических проблем.

Всего в работе Школы по гидробиотанике «Гидробиотаника: методология, методы» (Борок, 8—12 апреля 2003 г.) приняли участие 62 представителя 34 научно-исследовательских учреждений и учебных заведений из 26 городов и поселков России и стран СНГ (по одному из Казахстана и Украины). Большинство участников дало высокую оценку прошедшей Школе и высказало мнение о необходимости регулярного проведения подобных школ.

Все доклады, прозвучавшие на Школе, и материалы представленные ее участниками в полном объеме вошли в настоящий сборник. Надеемся, что начинающий гидробиотаник найдет в этом сборнике ответы на многие вопросы, которые возникнут перед ним.

В. Г. Папченков

# **1. Гидрботаническая терминология.**

## **Классификации растений водоемов и водотоков**

---

УДК 574.5:581+58:001.4

### **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ ВОДОЕМОВ**

**А. Г. Лапиров**

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

Ранее мы отмечали, что существуют трудности разграничения водных и наземных растений в связи с наличием переходных групп и что необходимо различать такие понятия как «растения, или флора водоема» и «водные растения, или водная флора» (Лапиров, 2002). У исследователей нередко возникают «большие затруднения, в связи с отношением растений к той или иной экологической группе» (Катанская, 1979 : 32), поскольку в водоеме развиваются не только водные, но и заходящие в воду береговые растения. Возникают самые разнообразные названия экологических групп, к которым они относятся. Это вызвано тем, что «некоторые авторы почему-то считают нужным давать им свои, далеко не лучшие, чем... издавна употребляющиеся, названия» (Катанская, 1981 : 8). Поэтому одна и та же экологическая группа в классификациях разных авторов часто называется по-разному. Так, «много наименований имеет экологическая группа надводных растений: воздушно-водные, поднимающиеся над водой, аэрогидрофиты, земноводные, прибрежно-водные, гелофиты и т.д.» (Катанская, 1981 : 8). В. А. Экзерцев с сотрудниками (Экзерцев, 1966, 1975; Экзерцев и др., 1974) называет воздушно-водные растения то гидрофитами, то гелофитами, а плавающие и погруженные — гидатофитами или гидрофитами. В одних классификациях группа гидрофитов охватывает все водные и большую часть прибрежных растений (Шенников, 1950; Распопов, 1971), в других — только растения, погруженные и имеющие плавающие на поверхности воды вегетативные органы (Кутова, 1957; Белавская, 1958; Лукина, Никитина, 1975; Папченков, 1985), в третьих — только погруженные растения (Корелякова, 1977). Еще более осложняет ситуацию применение исследователями двойных названий — «гидрофиты прибрежноводные» (Гецен, Попова, 1978), «молодые земноводные» (Кутова, 1957), а также громоздких, трудно выговариваемых и запоминающихся названий, типа «Pelochthotherofyta» (Hejný, 1960), «прикрепленные гидрофолиофиты и аэрогидрофолиофиты» (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989). Не добавляет четкости и применение приставок «амфи-», «эу-», «геми-», «псевдо-», «про-» и др. Все это говорит о том, что в названиях, применяемых к экологическим группам растений водоемов, наблюдается такая же терминологическая путаница, как и с терминами гидрботаники вообще.

В настоящей статье мы сосредоточили свое внимание только на терминологии и объеме понятий, применяемых для описания экологических групп растений водоемов, не касаясь подробно их различных классификаций.

#### **Связь экологических групп растений с зональным расчленением водоема**

В контексте применения тех или иных названий для обозначения экологических групп растений водоемов данный вопрос требует специального рассмотрения. Нам кажется, что именно здесь кроются корни путаницы в понятийном аппарате, и, как следствие этого, терминологическая неразбериха.

Экологические группы растений водоемов выделяются по степени их связи с водной средой. Причем, степень этой связи очень сильно меняется в зависимости от уровня увлажнения местообитания. Недаром еще Г. И. Поплавская (1948), пытаясь как-то отразить это, подразделяла все местообитания на водные, избыточно увлажненные, достаточно увлажненные, недостаточно увлажненные, а характерные для них растения — на гидатофиты, гидрофиты, гигрофиты и мезофиты. Как отмечал этот автор «...последние три местообитания представляют собой наземные условия существования» (с. 18). Таким образом она, фактически, поддержала точку зрения Г. К. Лепиловой (1934), которая считала, что водоем не кончается прибрежной мелководной зоной. К нему относится и расположенная выше уреза воды береговая зона, которая подразделяется (считая со стороны водоема) на затопляемое побережье, омываемое побережье и побережье (Зернов, 1934). М. А. Великанов (1964) зону выше уреза воды делит на затопляемую и сухую часть, Л. Г. Раменский (1971) — на периодически обсыхающую зону затопления и зону прибой и заплеска, орошаемую брызгами воды, И. М. Распопов (1975) — на увлажняемое побережье и берег.

Так или иначе, особое внимание к области выше и ниже уреза воды связано с различиями в степени насыщения грунта водой, а также с тем, что «прибрежная мелководная зона и береговая зона затопления являются тем местом, где водные макрофиты проникают на сушу, а растения суши — в водную среду» (Папченков, 2001 : 41). Особо следует сказать о береговой зоне затопления, величина которой зависит от амплитуды колебания воды, а также от отлогости берега. «В пределах зоны затопления условия постепенно меняются — от низших точек, почти все время находящихся под водой, до высших, затопляемых редко и не надолго. Эта смена хорошо отражается растительным покровом, образованным смесью растений водяных (переносящих временное обсыхание), земноводных и наземных» (Раменский, 1971 : 278), которые появляются с первых дней заселения этой зоны и находят здесь благоприятные условия для своей жизни (Куртова, 1957).

Таким образом, как нет резкой границы между экологическими группами наземных растений, так нет ее и между подобными группами растений водоемов (Катанская, 1981). Однако определенная очерченность экологических границ все-таки присутствует, и это обстоятельство необходимо учитывать, применяя для обозначения различных экологических групп растений водоемов сложные слова с греческими корнями «гигро» (от греческого *hygros* — влажный), «гидро» (*hydor* — вода, влага), «гидато» (*hydor, hydatos* — вода), «гело» (*helos* — болото).

Все они, этимологически так или иначе, отражают различное отношение растений к степени увлажнения среды, кроме, пожалуй, корня «гело» (болото). Последний наиболее сложен с точки зрения определения его содержания, поскольку «болото можно принимать как ботаническое, геологическое или географическое явление» (Кац, 1941 : 7). Исходя из этого, содержание этого понятия, в каждом случае, будет иметь различное толкование. Однако, общим для всех их является то, что «болото возникает и развивается при постоянном и весьма продолжительном периодическом избыточном увлажнении поверхностных слоев земной коры» (Пьявченко, 1985 : 5).

С этих позиций, чтобы не возникла путаница в названиях групп растений, нужно стараться следовать изначальной этимологической сути, которую отражает та или иная приставка или тот или иной корень. Именно этого мы и будем придерживаться далее, делая критический обзор широко распространенных в отечественной и зарубежной литературе терминов, применяемых к экологическим группам растений водоемов.

Прежде чем перейти к их рассмотрению, напомним, что мы, также как В. М. Катанская (1979, 1981), А. П. Белавская (1982, 1994) и В. Г. Папченков (1985, 2001) придерживаемся широкого понимания «флоры водоемов» и считаем, что это понятие следует отличать от понятия «водная флора». Первое шире, так как включает в себя не только водные, но и заходящие в воду наземные растения.

## Критический обзор терминов

Попытка разделить водные растения на группы по степени их приспособления к жизни в водной среде была предпринята уже давно. Так, Феофраст (372—287 г. до н. э.) по внешнему виду выделял растения прибрежные (*kathydra*), собственно водные (*ehydra*), амфибийные и болотные (*heleia*). При этом он писал, что «из них одни растут у берегов, другие — в открытом море, третьи — и там и здесь (Феофраст, 1951 : 134); «одни из водяных растений целиком находятся под водой, другие — только немного из нее выдаются; у третьих — в воде только корни и небольшая часть ствола, а все остальное снаружи» (с. 140). В начале XIX века I. F. Schouw (1823; цит. по: Кокин, 1982) для погруженных водных растений был предложен термин «гидрофиты», как собственно водные растения (*plantae aquaticae verae s. plantae submersae*), полностью находящиеся под поверхностью воды. Растения, часть которых соприкасается с атмосферой, особенно цветки и листья (*plantae aquaticae spuriae s. plantae emersae*), и живущие как в воде, так и на суше, (*plantae amphibiae*) были выделены этим автором в отдельные группы, но четких названий не получили.

Гораздо шире понимает термин «гидрофиты»<sup>1</sup> эколог Е. Варминг (1901), относящий к этой группе растения, которые «сполна или большей частью окружены водой, или растут на почвах, богатых водой (процентное содержание воды в почве, вероятно, превышает 80)» (с. 144). Не вдаваясь подробно в классификацию гидрофильной растительности, приспособившейся к избытку влаги, предложенную этим автором (14 классов сообществ), отметим лишь наиболее важные моменты, лежащие в русле проблемы, обсуждаемой нами. Так, термином «гелофиты» в своей классификации Е. Варминг обозначил растительность пресных болот и к болотным растениям (гелофитам) отнес «все растения, которые укореняются под водой или растут в почве, богатой водой, но побеги которых значительно поднимаются над водой» (с. 199). К земноводным данный автор отнес растения, «которые встречаются и как водяные и как наземные формы» (с. 195), термином «гидрохариты» обозначил растительность прибрежную, плавающую в пресной воде. И если последний термин в дальнейшем не «прижился», то три остальных — «гидрофиты, гелофиты» и «земноводные растения» — прочно вошли в последующие системы и классификации. В своей более поздней работе Е. Warming — Vahl (1909; цит. по: Гребнер, 1914) относит гидрофиты (как, впрочем, и гелофиты) к растениям очень сырых почв, что значительно уже его предыдущего определения.

L. Diels (1908, 1910; цит. по: Александрова, 1969<sup>2</sup>), обозначил в своей эколого-физиономической классификации как «Hygrophytien» формации с высоким водным балансом (мангровые, дождевой лес, луг, низинное болото, сфагновый торфяник). Этот же автор для водных формаций вводит другой термин «Hydatophytien», придавая ему очень широкий объем, включающий растительность морей, озер и рек. В переизданной работе «Pflanzengeografie» L. Diels (1918) под «гидатофитами (Wasserpflanzen)» понимал растения, которые полностью погружены в воду или плавают на воде, «вся поверхность их тела становится органом абсорбции; ... преобладают большие тонкие или сильно разветв-

---

<sup>1</sup> Наряду с этой группой, основываясь на зависимости растений от воды и их отношения к воде, он выделяет ксерофиты, галофиты и мезофиты. При этом он использовал понятия «гидрофил» и «ксерофил», введенные J. Thutmann (1849; цит. по: Александрова, 1969).

<sup>2</sup> В ссылке В. Д. Александровой (1969 : 65) на работы L. Diels (1908, 1910) обнаружилась досадная неточность: вместо названий «Hydrophytia» (здесь и далее выделение мое — *А.Л.*), следует читать «Hygrophytia». Именно этим термином (в немецком написании — «Hygrophytien») L. Diels в более ранних работах и в переизданной работе 1918 г. (Diels, 1918) обозначал формации с высоким водным балансом, в которые среди прочих входят «Hygrodrumium» — дождевой лес и «Hygrooim» — луг, а не «Hydrodrumium» и не «Hydrooim», как у В. Д. Александровой (1969 : 65). Справедливости ради следует отметить, что эта неточность была перенесена В. Д. Александровой (1969) из цитируемой ей работы А. П. Ильинского (1937), где приводится классификация L. Diels с теми же ошибками, хотя в более ранней работе (Ильинский, 1935) часть терминов дана верно.



ленные стебли, которые лежат под водой или на поверхности» (с. 45—46). Гигрофитами он называл растения, преобладающие «во влажных частях Земли, где частые и сильные осадки содержат почву длительное время пропитанной влагой и одновременно длительно держится высокая влажность воздуха... Это характерные растения болотистых почв на экваториальном поясе» (с. 46). По-видимому, именно с работ L. Diels термины «гидатофиты» и «гигрофиты» начали «путешествовать» по различным классификациям, меняя свой «облик».

Следует отметить, что в данном случае, видимо впервые, был использован термин «гидатофиты» вместо термина «гидрофиты», обозначающего погруженные водные растения. Этимологически эти названия обозначают одно и то же, поэтому предпринятые в дальнейшем попытки придать им разный смысл и привели к путанице при определении объема и содержания термина, обозначающего водные растения. В связи с этим необходимость использования термина «гидатофиты», на наш взгляд, очень сомнительна.

K. Raunkiaer (1934) в обзоре жизненных форм растений рассматривает гидрофиты как растения, вегетативные органы которых находятся в погруженном состоянии или плавают на поверхности воды, но не возвышаются над ней, и которые переживают неблагоприятное время в виде погруженных зародышей (почек), прикрепленных к родительским растениям или свободно лежащих на грунте.

Б. А. Келлер (1938) рассматривает гидатофиты в объеме L. Diels (1918) и гигрофиты — в объеме K. Raunkiaer (1934), а вот термин «гидрофиты», в отличие от предыдущих авторов, Б. А. Келлер использует для растений, которые «погружены в воду только нижней частью своего тела, а значительная верхняя часть поднимается над поверхностью воды» (по сути, это гелофиты Е. Варминга). При этом он пишет, что «указанные разделения» — (т.е. на гигрофиты, ксерофиты, мезофиты, гидатофиты и гидрофиты) — «могут быть сохранены лишь для первой грубой ориентировки. Искусственность их очевидна уже с самого начала» (Келлер, 1938 : 5).

В работе «Водная и прибрежная флора» Ю. В. Рычин и П. В. Сергеева (1939) термином «гидрофиты» называли «растения, приспособившиеся к жизни в воде или близ воды» (с. 15), что, по сути, близко к определению Е. Варминга (1901) и Y. E. Weaver, F. E. Clements (1938), хотя понятие «близ воды» может трактоваться как угодно (как очень широко, так и очень узко). Тем более что в предисловии к своей книге Ю. В. Рычин и П. В. Сергеева, на 3-й странице указывают, что «книга является «кратким определителем» водно-болотных Cormophyta», а на стр. 5, что «в книгу вошли виды береговой и водной флоры». Лишь через 9 лет один из этих авторов уточняет, что «гидрофиты» — растения собственно водные, целиком или большей своей частью погруженные в воду, и выделяют их в пределах «гигрофитов» (Рычин, 1948). Последняя группа — это «растения, живущие в условиях с избытком влаги (растения водные, растения луговых болот, сырых лесов и т.п.)» (Рычин, 1948 : 14).

Следует также отметить, что Ю. В. Рычин (1948), фактически, уточнил высказывание В. В. Алехина (1944), что гигрофиты — это растения, которые не испытывают недостатка в воде и поэтому не имеют никаких приспособлений к защите от излишней транспирации. Тем более, что, по-видимому, опираясь именно на В. В. Алехина (хотя напрямую об этом не сказано), Ю. В. Рычин, как мы писали выше, в пределах гигрофитов выделил гидрофиты как растения собственно водные, целиком или большей своей частью погруженные в воду. Правда, и среди гидрофитов, «считаясь со степенью этой погруженности, ... совершенно погруженные формы рассматривают, как самостоятельную группу под названием гидатофитов» (Рычин, 1948 : 14)<sup>1</sup>. Однако, совершенно справедливо счи-

---

<sup>1</sup> По-видимому, это могло возникнуть из-за неточного толкования того факта, что «...Haberlandt обнаружил действенное, выделяющее воду приспособление — *hydator*, у некоторого числа гигрофитов и наблюдал их действие» (Diels, 1918 : 46). Отсюда, видимо, эти растения, входящие в состав гигрофитов и стали называть гидатофиты, т.е. имеющие гидатоды. Более того, эта точка зрения проникла даже в некоторые словари ботанических терминов (Богорад, Нехлюдов, 1963).

тает, на наш взгляд, К. А. Кокин (1982 : 84), что «объединение всех водных растений, как и растений сырых местообитаний, в общую группу «гигрофитов» (Рычин, 1948) вряд ли можно считать целесообразным, поскольку собственно гигрофиты являются обитателями влажной и теплой атмосферы тропиков, а в средней полосе растут во влажных условиях под пологом леса или на открытых, постоянно сырых почвах». Это высказывание, на наш взгляд, справедливо и по отношению к взглядам В. В. Алехина (1944) о выделении среди гигрофитов особой группы — гидрофитов.

Все эти термины — «гигрофиты», «гидрофиты», «гидатофиты» — были использованы в классификации Г. И. Поплавской (1948), которая все растения, в зависимости от снабжения местообитания водой и степени погружения наземных частей растения в воду разделила на две группы. В первую вошли «растения с наземными частями в той или иной степени погруженными в воду: гидатофиты — растения совсем или большей своей частью погружены в воду и гидрофиты — растения меньшей своей частью погружены в воду; во вторую — растения с наземными частями вовсе не погруженными в воду: гигрофиты — растения, обычно свойственные избыточно увлажненным местообитаниям и мезофиты — растения, приуроченные обычно к достаточно увлажненным местообитаниям» (с. 18).

Следует отметить, что Г. И. Поплавская (1948), с одной стороны, совершенно правильно отделила гидрофиты и гидатофиты от гигрофитов. Это верно как этимологически, так и по сути. Однако, с другой стороны она, также как и ранее Б. А. Келлер (1938), понимая под гидрофитами растения, большая часть которых выступает из воды и относя к этой группе многие прибрежные растения, не корректно, на наш взгляд, применила в их названии корень «гидро». Как справедливо отмечает в этой связи А. П. Шенников (1950 : 279) «растения, с торчащими над водой стеблями и листьями соответственно теряют характерные черты водных растений».

Гидатофиты, в свою очередь, Г. И. Поплавская (1948) «по характеру развития» (с. 36) разделяет на три группы: гидатофиты настоящие, аэрогидатофиты погруженные и аэрогидатофиты плавающие. Хотя, судя по описанию этих групп<sup>1</sup>, основа их деления, в данном случае, не характер развития, а местоположение генеративных органов и способ опыления: в воде или над водой. Однако эти особенности уже указывал В. В. Алехин (1944) при характеристике гидрофитов. Кроме того, на наш взгляд, расплывчатость определений («в той или иной степени», «большой своей частью») при описании термина «гидатофиты» у Г. И. Поплавской не позволяет четко очертить его границы. Введение же составной части «аэро» вообще ничего нового не дало, а лишь внесло путаницу в терминологию. Все это еще раз подтверждает, что вводить термин «гидатофиты», и тем более выводить на его основе новые названия, вряд ли было целесообразно. Хотя некоторые авторы, следуя Г. И. Поплавской (1948), до сих пор используют оба этих термина (Распов, 1992, 1998).

О трудностях точного определения типов растений по отношению к водному режиму указывал и А. П. Шенников (1950). При этом в понятие «гигрофит» он вкладывал достаточно широкий смысл, понимая под этим «сухопутные растения, в процессе онтогенеза требующие всегда большой влажности среды и наименее засухоустойчивые» (с. 135). Однако очень ценно, что он, также как и Г. И. Поплавская, четко разграничивал понятия «гигрофит» и «гидрофит», уточнив, что «название гигрофит означает именно приуроченность к воздуху, насыщенному водяными парами (в отличие от гидрофитов, живущих в воде)» (с. 135—136). А. П. Шенников (1950) отмечал, что «у растений, вегета-

---

<sup>1</sup> «Гидатофиты настоящие. Это погруженные водные растения. Рост и развитие этих растений происходит только в водной среде. Аэрогидатофиты погруженные. У этих растений рост происходит в воде, но для полного их развития цветы выдвигаются над водой, так как они опыляются не в воде, а в воздухе. 3. Аэрогидатофиты плавающие. У этих растений часть листьев и стеблей погружена в воду, а часть плавающая. Опыление происходит над водой» (Поплавская, 1948 : 36).

тивные органы которых хотя бы частично соприкасаются с воздушной средой есть черты, свойственные сухопутным растениям» (с. 279). Поэтому, «воздушно-водные растения, поднимающиеся высоко над водой (гидрофиты, по Г. И. Поплавской), ... называют гелофитами» (с. 280). Вероятно, здесь А. П. Шенников ссылаясь на Е. Варминга (1901), так как, по сути, данное высказывание лежит в границах широкой трактовки этого термина, который последний автор применял для болотных растений. Кроме того, А. П. Шенников (1950), считал, что «гелофиты... образуют промежуточную группу между водными растениями и сухопутными... Называют их также прибрежно-водными, земноводными». Таким образом, фактически, был поставлен знак равенства между понятиями «гелофит» и «воздушно-водные», «прибрежно-водные» и «земноводные» растения. Применение последнего термина для обозначения экологической группы гелофитов ни этимологически, ни по сути неверно. Даже Е. Варминг (1901) болотные растения (гелофиты) совершенно справедливо не называл земноводными, а лишь отмечал, что «болотные растения часто более или менее пластичны («земноводны»), так что строение их может изменяться, смотря по тому, заливают их вода или нет (Constantin, Schenck и др.)» (с. 199). Н. Г. Холодный (1924 : 14) отмечал, что «растения-амфибии, как показывает само название, приспособлены к жизни в двух различных средах. Эти приспособления закреплены веками исторической жизни вида и в современном своем состоянии каждое такое растение представляет как бы вполне готовый «механизм двойного действия».

Что же касается гелофитов, то в эту группу ряд зарубежных исследователей (Warming, 1909; Warming, Graebner, 1918; Clements, 1920; все цит. по: Богдановская-Гиенэф, 1946а) объединяют болотные гидрофильно-травяные<sup>1</sup> растения вместе с воздушно-водными растениями водоемов. Мы согласны с мнением И. Д. Богдановской-Гиенэф, (1946а) и Н. Н. Цвелева (2000) считающих, что «обе эти группы близки и связаны рядом видов, произрастающих как на болотах, так и в водоемах» (Богдановская-Гиенэф, 1946а : 38) и что «прибрежная растительность пресных водоемов: рек и озер имеет много общего с растительностью хорошо дренируемых болот, болотистых лесов и болотистых лугов» (Цвелев, 2000 : 18). Однако между этими группами существуют и отличия. «Эти морфологические различия являются внешним выражением довольно глубоких физиологических различий между растениями обеих групп. Они дают основание разделить травяные воздушно-водные гидрофиты на две группы: прогелофиты и евгелофиты. Водно-болотные виды образуют третью группу, группу амфигелофитов, произрастающих как в водоемах, так и на болотах» (Богдановская-Гиенэф, 1946а : 39).

Соглашаясь с разделением первых двух групп, мы считаем, что для их обозначения не нужны были новые термины, в которых используются разнообразные приставки к корню «гело», как, впрочем, не было и необходимости в выделении третьей группы. Слабым доводом в пользу новых терминов является то, что воздушно-водные растения «заслуживают название прогелофитов, потому [что] часто выступают в роли предшественников евгелофитов. Прогелофиты не являются торфообразователями, но остатки некоторых из них принимают участие в образовании торфянистых сапропелей» (Богдановская-Гиенэф, 1946а: 39). Тем более, что И. Д. Богдановская-Гиенэф далее сама пишет, что прогелофиты «составляют воздушно-водные обитатели водоемов, как камыш озерный, виды рогоза и ежеголовника, манник водный, сусак и др.», а «евгелофиты растут почти исключительно на болотах; часть их изредка встречается в биологически равноценных или близких местообитаниях, например, на постоянно влажном песке или на сапропеле, но в общем, они приурочены главным образом к торфяному субстрату» (с. 39).

В том же году (но позднее) вышла другая статья И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946б)<sup>2</sup>, где она достаточно четко делит болотные растения тоже на три группы, но вы-

---

<sup>1</sup> Здесь, судя по тексту, термин «гидрофильно» применен в объеме Е. Warming (1901).

<sup>2</sup> Первая статья И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946а) получена редакцией Ботанического журнала 28.12.1944 г., а вышла только в 1946 г., а вторая (Богдановская-Гиенэф, 1946б), подписана и вышла из печати в 1946 г.

деляет облигатные и факультативные гелофиты (без всяких дополнительных приставок!!) и амфигелофиты. При этом первая группа — это «виды, на протяжении своего ареала встречающиеся исключительно, или почти исключительно на болотах, будь это заболоченные земли, заболоченные воды или торфяники» (с. 429). Что же касается второй группы (факультативных гелофитов), то «факультативное обитание на болотах видов этой группы отнюдь не означает широту их экологической амплитуды, так как их местообитания на минеральных почвах большей частью если не равноценны биологически болотным местообитаниям, то, во всяком случае, экологически очень близки к ним» (с. 430). Название амфигелофиты, для видов, встречающихся как на болотах, так и в прибрежно-водных местообитаниях, на наш взгляд, неудачно, поскольку: во-первых — приставка «амфи-» (от греческого — со всех сторон, вокруг) не совсем четко отражает внутреннее содержание понятия; во-вторых, эта приставка, привычнее ассоциируется со словом амфибии (т.е. земноводные), что отражает совсем иную сущность. Кроме того, термин «амфигелофиты» очень созвучен с термином «амфифиты», тем более что последним обозначали тоже «гигрофильные (болотные) растения с органами, находящимися как в водной, так и воздушной среде» (Быков, 1967 : 10). И это несмотря на то, что изначально J. Iversen (1936; цит. по: Sculthorpe, 1967) ввел термин «амфифиты»<sup>1</sup> для растений с воздушными и водными листьями, но способными образовывать подводные формы. Поэтому правильнее, на наш взгляд, вообще никакого общего названия этой группе не давать, а просто, при необходимости, обозначить их как растения водоемов и болот (т.е. растений, которые могут расти как на болотах, так и в водоемах).

Термин «гелофиты» (следуя этимологии корня, а также различному толкованию его объема — см. выше) можно оставить только за болотными растениями (очень узкое понимание), либо применять его в широком смысле, принимая вслед за А. Флеровым (1914; цит. по: Кац, 1941) за характерный признак болота — влаголюбивую растительность, а не признак субстрата. Либо — в очень широком смысле, если, следуя Н. Я. Кацу (1941), включать в это понятие водоемы с водной растительностью, тундровые болота, засоленные болота полупустынной полосы и ряд других типов<sup>2</sup>. В последних двух случаях термин «гелофиты» вполне подходит как для некоторых растений водоемов так и, безусловно, для болотных растений. И. В. Шаркинене (1964) для обозначения подобных растений водоемов, предложила термин «гидрогелофиты», в отличие от болотных видов — гелофитов, что по мнению В. М. Катанской (1979 : 32) «вполне оправдано».

Характеризуя гелофиты V. F. Schimper (1935; цит. по: Хантамер, 1964) считал, что они, «будучи по своей природе семиаквальными»<sup>3</sup>, относятся к растениям топяных сообществ, являющихся генетически связующим звеном между водными и болотными сообществами». Е. В. Лукина, Е. Г. Никитина (1975), В. М. Катанская (1981), а также И. М. Распопов (1992) относили гелофиты к переходной группе между гидрофитами и гигрофитами. При этом В. М. Катанская (1981) называла гелофиты — гидрогигрофитами (что с точки зрения экологии видов абсолютно верно) и, следуя, видимо, А. П. Шенникову (1950), свела гидрогигрофиты в синонимы с земноводными или водно-болотными растениями. Хотя ранее И. М. Распопов (1985), ссылаясь на эту точку зрения В. М. Катанской справедливо, на наш взгляд, считал, что это «вряд ли целесообразно делать» (с. 14).

Отсутствие резкой границы между гидрофитами и гигрофитами и наличие большого количества переходных форм (Лукина, Никитина, 1975; Горышина, 1979; Катанская, 1981; Распопов, 1985), а также трудности в разграничении гигрофитов открытых мест, растущих на сырых почвах и во влажном воздухе умеренно холодного и континентального климата, от гелофитов (Шенников, 1950) привело к появлению крайней точки зрения,

---

<sup>1</sup> Позднее G. E. Hutchinson (1975) вообще приравнял амфифиты (Iversen, 1936) к земноводным растениям.

<sup>2</sup> При таком расширении понятия болота «...формулировка его поневоле делается весьма общей» (Кац, 1941 : 9)

<sup>3</sup> От лат. *semi* — полу; аквальными V. F. Schimper (1935; цит. по: Хантамер, 1964) называл настоящие водные растения.

что «по-видимому, выделение группы гигрофитов наряду с гелофитами неправомерно. Тем более, что некоторые авторы понимают экологический тип гигрофитов широко и называют гигрофитами все водные и прибрежные растения» (Лукина, Никитина, 1975 : 49). В отличие от этого, М. В. Сенянинова-Корчагина (1949) объединила гелофиты и «гигрофиты с корневищем» и привела их как синонимы. Ряд отечественных ученых рассматривали гигрофиты как растения влажных или переувлажненных местообитаний (Белавская, Кутова, 1966; Экзерцев, 1966, 1975; Лисицына, 1972), что близко к трактовке, используемой Б. А. Келлером (1938) и Г. И. Поплавской (1948) и несколько отлично от определения А. П. Шенникова (1950).

В. Г. Папченков (1985, 1993, 1995, 2001) ввел термин «гигрогелофиты»<sup>1</sup>, которым обозначил растения низких уровней береговой зоны затопления, прибрежных отмелей с глубиной воды до 20(40) см и окраин сплавин и отнес их к группе экотипов прибрежно-водных растений. Далее этот термин был использован им и соавторами, а также другими исследователями в работах по изучению флоры и растительности мелководий и островов Куйбышевского водохранилища, прудов среднего Поволжья, малых искусственных водоемов Самарской области, водохранилищ Верхней Волги (Папченков и др., 1986, Голубева и др., 1990, Соловьева, 1995, Папченков, Соловьева, 1995, Папченков и др., 2001).

А. П. Шенников (1950) для многих злаков и осок сырых местообитаний ввел термины «гигромезофиты» и «мезогигрофиты», которые считает переходной группой от гигрофитов к мезофитам. Т. Н. Кутова (1957) гигромезофитами называет «виды, являющиеся по своей экологии наземными растениями, предпочитающими селиться на очень влажных местах. Часть из них растет даже в неглубокой воде, но испытывает угнетение. В этом отношении группа гигромезофитов является как бы поставщиком группы водных растений, когда создаются условия, благоприятствующие этому» (с. 459). Тем не менее, М. Г. Раменская (1958 : 34) принимает, вслед за А. П. Шенниковым, что «ценозы гидро-мезо- и мезо-гидрофитов, которые не являются настоящими водными растениями, а только прибрежно-водными, относятся еще к лугам. И действительно, по строению своих ценозов эти промежуточные ассоциации все же стоят значительно ближе к лугам, чем к типичной водной растительности». Той же точки зрения придерживается и И. М. Распопов (1963 : 454), который считает, что «... гигрофиты могут произрастать при умеренном увлажнении, причем одни из них, поселяясь в умеренно увлажненных местообитаниях, сохраняют анатомическое строение, присущее водным растениям, а другие утрачивают его. Растения, утрачивающие признаки, характерные для водной растительности, следует причислять к гигромезофитам, которые уже не подлежат отнесению к водной растительности». И. Д. Голубева с соавторами (Голубева и др., 1990), придерживаясь, в основном, мнения А. П. Шенникова (1950) полагает, что представители гигромезофитов предпочитают более мезофильные условия и стоят ближе к мезофитам, чем гигрофитам. В отличие от них, представители мезогигрофитов — это растения, которые произрастают в сыроватых береговых ивняках, сырых участках лесов, по окраинам сырых лугов (Голубева и др., 1990).

Рассматривая различные точки зрения относительно объема того или иного понятия следует отметить, что большая группа исследователей использует термин «гидрофит» в широком смысле, понимая под ним все водные растения или только высшие водные растения (Белавская, 1975; Быков, 1967, 1973; Горышина, 1979; Ботанико-фармакологический словарь, 1990; Распопов, 1958, 1971, 1977, 1978, 1985; Богорад, Нехлюдова, 1963; Белавская, Кутова, 1966; Fassett, 1957; Weaver, Clements, 1938; Reid, 1961 — цит. по: Sculthorpe, 1971; и др.). Это, с учетом целей исследования, дает возможность разделить гидрофиты на различные группы, каждой из которых предлагается соответствующее название.

---

<sup>1</sup> Наряду с ними В. Г. Папченков выделяет гидрофиты, гелофиты, травянистые и древесные гигрофиты и гигромезофиты.

Так Н. Luther (1949; цит. по: Sculthorpe, 1971 : 7 и Hutchinson, 1975 : 121), взяв за основу связь растений с субстратом «классифицировал гидрофиты (включая водные споровые (cryptogams) также как и покрытосемянные растения) на: haptophytes — растения, которые связаны с субстратом, но не проникают в него (т.е. многие водоросли, лишайники и мхи (bryophytes), а также *Podostemaceae* среди покрытосемянных растений); rhizophytes — у которых базальные части фактически проникают в субстрат; и planophytes — свободно плавающие растения с погруженными или плавающими на поверхности ассимиляционными органами. Эта третья группа включала микроскопические planktophytes (phytoplankton) и макроскопические pleustophytes (большие плавающие водоросли, печеночники (liverworts), папоротники и покрытосемянные растения). Luther далее разделил pleustophytes на три группы согласно уровню, на котором они плавают: на асрплеустофиты, плавающие на поверхности, mesopleustophytes, плавающие между поверхностью и дном, и benthopleustophytes растущие на дне, но способные к медленному дрейфованию с токами». С. D. Sculthorpe (1971) справедливо отмечает, что подобное разделение «не может быть четко установлено» (с. 7), потому что в зависимости от сезона года и стадии развития такие растения как *Lemna* spp., *Ceratophyllum* spp., *Stratiotes aloides* и другие могут подниматься и опускаться в водной толще. С. Hartog и S. Segal (1964; цит. по: Hutchinson, 1975 : 122) используют «термин для таких видов как *Eichhornia crassipes* и в случаях *Calla palustris*, в котором растение, плавающее на поверхности воды, растёт несколько сантиметров или больше вверх в воздух», а Р. Hogeweg and A. L. Brenkert (1969; цит. по: Hutchinson, 1975 : 123) применяли термин «„rhizopleustohelophyte“ для растений, укореняющихся на берегу, с плавающим стеблем и вегетативными частями, растущими вверх в воздух, как *Decodon*». Позднее, в том же объеме, что и С. Hartog and S. Segal термин «pleustohelophyte» (в немецком написании pleustohelophyten) был использован S. J. Casper, Н.-D. Kraush (1980). Эти авторы ввели также название «псевдогидрофиты» (pseudohydrophyten) для описания растений, которые в течение длительного периода времени растут полностью погруженными в воду, размножаются вегетативно и не доходят до стадии генеративного размножения. Ввиду этого, они не могут рассматриваться как облигатные водные растения (например, виды рода *Marsilea* и *Eryngium*, многие Cyperaceen и Gramineen — Casper, Kraush, 1980).

S. Thunmark (1952; цит. по: Hutchinson, 1975) взяв за основу степень контакта вегетативных частей растения с водой вводит следующие термины: hyphydates — растения живут неизменно под водой, ephydates — те которые имеют вегетативные части, плавающие на поверхности, hyperhydates — те, которые растут через воду и имеют вегетативные структуры в воздухе (полупогруженные). Первые две группы ряд авторов (Raunkiaer 1934; Hartog и Segal 1964 цит. по: Hutchinson, 1975) объединяют и называют гидрофиты, а третью — гелофиты.

Кроме того, Г. Е. Hutchinson (1975 : 122) отмечает, что было предложено разделение гидрофитов «на основе пути, по которому растение преодолевает неблагоприятную часть года, критерий, являющийся самым важным в определении жизненных форм наземных растений, по крайней мере в умеренных широтах (Raunkiaer, 1904). Так, однолетние виды, такие как *Subularia aquatica*, *Trapa natans*, и различные виды *Najas*, согласно Braun-Blanquet (1928), hydrotherophytes, принимая во внимание, что те растения, которые образуют почки на зарытом корневище, были бы hydrogeophytes. Почки, произведенные на поверхности раздела вода — седименты квалифицировали бы их владельцев как hydrohemiscryptophytes, но если бы они были несколько выше (в 25 см от дна озера), их носители были бы hydrochamaephytes». Несмотря на то, что «эти термины экстенсивно не использовались» (Hutchinson, 1975 : 122), тем не менее М. А. Падеравская (1977 : 19—20) считает, что «понятие „гидрокриптофит“ необходимо расширить и рассматривать эту группу растений как тип жизненной формы наряду с гемикриптофитами и геокриптофитами, объединив под этим названием гидро- и гидатофиты Поплавской (1948). Такое расширение понятия, вызванное наличием ряда общих черт в строении почек, облегчит экологический анализ сообщества». Однако, мы полностью согласны с А. В. Щербак-

вым (1991 : 86), который считает, что «выделение крупных подразделений в классификации К. Раункиера (1934) ведется на основании положения почек возобновления относительно поверхности раздела фаз „почва—воздух“, либо „вода—воздух“ (группа гелофитов и гидрофитов), но никак не „грунт—вода“. Поэтому... абсолютно бессмысленно выделение группы водных гемикриптофитов с почками возобновления, расположенными на дне водоема..., поскольку все входящие в нее растения на самом деле являются криптофитами».

Несмотря на то, что некоторые термины, предложенные рядом зарубежных авторов (Luther, 1949; Thunmark, 1952; Hartog, Segal, 1964; Hogeweg, Brenkert, 1969 — цит. по: Sculthorpe, 1971; Hutchinson, 1975) были рассмотрены и использованы в классификациях в крупных монографических сводках по водным растениям (Sculthorpe, 1971; Hutchinson, 1975) их применение было крайне ограничено, как среди гидробиотаников России, так и за рубежом.

Значительно чаще, особенно украинскими ботаниками (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989; Дубына и др., 1993) и их последователями (Краснова, 1996; Ершов, 1997; Крылова, 2001) стали использоваться термины, предложенные S. Hejný в своей ранней (Hejný, 1957; цит. по: Sculthorpe, 1971) и более поздних работах (Hejný, 1960, 1971). Основываясь на изучении растительности приречных местообитаний, мелководных болот и рисовых полей и, взяв в качестве критерия для выделения экобиоморф адаптации растений к смене экофаз в течение года — глубоководной, мелководной, болотной и наземной, S. Hejný (1960) выделил 10 главных категорий и дал им следующие названия: Euhydrophyta, Hydroaerophyta, Hydrochlophyta, Ochnohydrophyta, Euochlophyta, Tenagophyta, Pelochlophyta, Pelochlotherophyta, Uliginosophyta и Trichohydrophyta. Не вдаваясь в характеристики каждой из этих категорий, отметим прежде всего бросающуюся в глаза громоздкость и трудную выговариваемость этих терминов. Кроме того, критерии разделения некоторых из категорий (например, Euhydrophyta и Hydroaerophyta) очень расплывчаты и не конкретны (что отмечал ранее и G. E. Hutchinson, 1975), что, подчас, затрудняет отнесение растения к той или иной группе.

И. М. Распопов вслед за W. T. Penfound (1952) и C. D. Sculthorpe (1971) (обе работы цит. по: Распопов, 1977, 1978, 1985) предложил разделить гидрофиты на три группы и использовать для них следующие названия: гидатофиты, или погруженные растения (submerged plants, submerse Pflanzen), нейстофиты или плейстофиты — растения с плавающими ассимиляционными органами (floating leaf plants, Schwimmblattpflanzen) и гелофиты, или воздушно-водные растения (emerged plants, emerse Pflanzen). Содержание и объем двух терминов (гидатофиты и гелофиты), используемых И.М. Распоповым мы уже обсуждали выше. Что же касается термина «плейстофиты», то C. Schroter and O. Kirchner (1896; цит. по: Hutchinson, 1975 : 121) «вводили существительное „pleuston“ как собирательный термин для всех свободноплавающих макроскопических растений независимо над или ниже поверхности». Кроме того, в данной классификации два термина носят явно экологический смысл (гидрофиты и гелофиты), а названия «нейстофиты или плейстофиты» — скорее выражают физиономические особенности этих групп растений. На наш взгляд, вряд ли стоит объединять их в одной классификации, поскольку это нарушает логику выделения экологических групп растений (выпадает основной признак, по которому растения разделяются на группы — степень увлажнения субстрата). Несмотря на то, что сам И. М. Распопов считает, что «...такое деление не всегда бывает достаточным... и приходится применять более дробные классификации...» (Распопов, 1978 : 22; Распопов, 1985 : 16), оно используется некоторыми гидробиотаниками (Свириденко, 1987, 2000; Лукина, Смирнова, 1988).

В. М. Катанская (1981 : 8) отмечает, что «в западноевропейских странах в классификациях водных растений, составленных по тому же принципу, что и у нас, используется другая терминология: элодеиды — погруженные растения, нимфеиды — плавающие растения, изоэтиды — придонные растения, гелофиты — надводные растения. Данных названий в своих классификациях придерживается В. Н. Беклемишев (1934, 1944) с уче-

никами. Его классификация широкого распространения не получила». В. М. Катанская (1981) и А. В. Щербаков (1991) обращают внимание, что «в литературе появляются высказывания, совершенно, на наш взгляд, справедливые, против употребления для наименований выделяемых единиц (типов, групп, жизненных форм и т.д.) родовых и видовых названий растений» (Катанская, 1981 : 9), поскольку при этом, с учетом правил «Международного кодекса ботанической номенклатуры» «неизбежно возникает путаница между названиями таксонов и экологических групп» (Щербаков, 1991 : 80). Кроме того, как часто бывает, под одним и тем же термином исследователи понимают совершенно разные группы растений. Достаточно сравнить «элодеиды» в работах А. А. Потапова (1954), П. М. Потульницкого с соавт. (1973) и Г. Е. Hutchinson (1975), или «нимфеиды» И. Д. Богдановской-Гиенэф (1974) и И. В. Шаркинене (1964).

Таким образом, проведенный анализ показывает, что для обозначения растений, относящихся к различным экологическим группам, используется многочисленная и разнообразная терминология. Это, зачастую, приводит к серьезной неразберихе, когда в один и тот же термин вкладывается разный смысл; или когда разные термины используются для обозначения одной и той же экологической группы растений и, наоборот. Отметим, что некоторые термины, хотя они и «короткие, выразительные, но, будучи созвучными, ... часто путаются» (Катанская, 1981 : 9). Все это усугубляется «обильностью квази-точных определений» и сопровождается «громоздкой терминологией» (Sculthorpe, 1967 : 9).

Как мы уже отмечали выше, «некоторые авторы почему-то считают нужным давать им свои, далеко не лучшие, чем приведенные выше и издавна употребляющиеся, названия» (Катанская, 1981 : 8), поэтому, в дальнейшем, не стоит идти по пути «...сочинения новых названий к имеющимся уже в классификациях» (Катанская, 1981 : 8—9).

Причем, мы хорошо понимаем, что «отнесение растений к той или иной экологической группе иногда вызывает большие затруднения» (Катанская, 1979 : 32), а само разделение растений на экологические группы до некоторой степени условно, что связано с большим количеством переходных форм (Лукина, Никитина, 1975; Лукина, Смирнова, 1988). Кроме того, «любые экологические группы имеют, очевидно, редуccionистскую природу, выделяются из прагматических соображений и... их условность тем выше, чем большее число факторов использовано для оценки экологии видов» (Миркин, Наумова, 1998 : 40).

Однако, следуя C. D. Sculthorpe (1967 : 9), нам бы хотелось «создать некоторый элемент порядка среди хаотичной естественной обильности видов для того, чтобы облегчить методическое описание и сравнение».

### **Подходы к выделению экологических групп растений водоемов и предложения по упорядочиванию их названий**

Прежде чем перейти к изложению основных положений, связанных с терминологией экологических групп растений водоемов отметим, что «...практика установления экологических групп (ЭГ) видов привела геоботаников к прагматическому решению — при выделении ЭГ учитывать не более 2—3 наиболее важных факторов» (Миркин, Наумова, 1998 : 40). Причем, эти авторы считают, что «при разных вариантах выделения ЭГ видов исследователь опирается на принцип «тройной верности видов» (Миркин, 1971): виды верны друг другу, если они верны сходным местообитаниям и формирующимся в них сообществам» (Миркин, Наумова, 1998 : 41).

Поскольку для растений водоемов основным фактором является степень насыщения среды водой, то именно этот фактор, прежде всего, лежит в основе выделения экологических групп. Так, W. T. Penfound (1952, на основе классификации A. D. Hess и T. F. Hall, 1945) разделил все травянистые сосудистые гидрофиты, под которыми он понимал водные растения в широком смысле, на **ветландные** типы — растущие на почвах, которые насыщены водой в течение большей части вегетационного сезона и **водные** ти-



пы — обычно растущие на почвах, которые покрыты водой в течение большей части вегетационного сезона. Степень связи с водной средой, а также ее динамичность и периодичность были положены в основу разделения на экологических групп в классификации S. Hejný (1960), который выразил это через понятие «экофаза». Последняя представляет собой временную жизненную среду, в которой особую роль играет определенный экологический фактор (вода) (Hejný, 1960). Данный автор различал гидрофазу, литоральную, лимозальную и наземную экофазы. Именно к ним и были «привязаны» все виды, которые S. Hejný (1960) объединил в 10 основных экологических групп и дал им свои названия (см. выше).

Однако, по нашему мнению, наиболее удобным для работы и простым для восприятия является подход к выделению экологических групп растений водоемов, предложенный В. Г. Папченковым (1985) и уточненный и углубленный А. В. Щербаковым (1991), В. Г. Папченковым и В. В. Соловьевой (1993, 1995). В основе своей он очень близок к подходу W. T. Penfound (1952) и, в дальнейшем, был применен при работе на различных водоемах и водотоках (Папченков, 1985, 1993, 1995, 2001; Папченков и др., 1986, Голубева и др., 1990, Соловьева, 1995; Папченков, Соловьева, 1995, Папченков и др., 2001).

Прежде всего В. Г. Папченков и В. В. Соловьева (1993, 1995) разделили всю флору водоема (вслед за А. В. Щербаковым, 1991) на виды «**водного ядра**» — не способные пройти весь жизненный цикл в наземных местообитаниях и **прибрежные** виды — не способные пройти весь жизненный цикл в водных местообитаниях, при контакте с водой всего вегетативного тела (Щербаков, 1991). К первым они отнесли гидрофиты (или настоящие водные растения), к последним — комплекс прибрежно-водных и заходящих в воду береговых видов растений. В состав прибрежно-водных растений вошли гелофиты и гигрогелофиты (Папченков, 1985), а заходящие в воду растения были представлены гигрофитами и мезофитами. Подобное экологическое разделение видов на группы и выделение их в специфические комплексы позволяет, что очень важно, составить полное представление не только о водной флоре, но и о флоре водоемов и водотоков в широком смысле слова. Кроме того, это дает возможность представить не только экологическую приуроченность того или иного вида, но также оценить весь комплекс возможных факторов окружающей среды, влияющих на растение. Исходя из этого, прибрежно-водные растения<sup>1</sup> — это группа, объединяющая воздушно-водные растения и растения уреза воды; воздушно-водные растения — это растения, вегетативное тело которых расположено как в воде, так и над ее поверхностью; заходящие в воду растения — это береговые растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте.

Говоря о терминологии, применяемой исследователями для обозначения той или иной экологической группы при флористических, геоботанических или экологических работах на водоемах и водотоках необходимо, по нашему мнению, учитывать следующие моменты:

1. Большая часть терминов, употребляемых в различных классификациях «...в большей или меньшей степени скомпрометирована и требует осторожности при употреблении» (Щербаков, 1991 : 77).

2. Использовать термины только с соответствующей расшифровкой и, что очень желательно, со ссылкой на первоисточник, а не на различные прочтения его многочисленными авторами.

3. При употреблении в терминах латинских и греческих корней, по возможности, строго следовать их изначальной этимологической сути.

4. «Полностью отказаться от использования в качестве основы для создаваемых терминов родовых названий» (Щербаков, 1991 : 80).

---

<sup>1</sup> Приводимое определение этого и последующих понятий (воздушно-водные и заходящие в воду растения) сформулировано совместно В.Г. Папченковым, А.В. Щербаковым и автором статьи. Также как и понятие «земноводные растения», которое будет представлено ниже.

5. Принять во внимание, что тот или иной термин, как правило, становится основой для образования названий соответствующих ступеней при классификации растительности (например, гидрофиты и класс формаций — гидрофитная растительность). В этой связи, при применении таких сложных многокорневых терминов, как например, аэрогидрофолиофиты (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989) это будет чрезвычайно затруднено. Не говоря уже о их произношении и переводе на иностранные языки.

6. Постараться не изобретать новых терминов, поскольку это может только усилить терминологическую путаницу. Тем более, что недостатка в терминах, на наш взгляд, не ощущается.

Учитывая все вышеизложенное мы предлагаем взять за основу терминологию, построенную на базе традиционного деления растений на экологические группы и вложить в каждое название следующее содержание:

Гидрофиты, или настоящие водные растения — свободно плавающие на поверхности воды или в ее толще, а также погруженные укореняющиеся растения, с плавающими листьями или без них. Кроме того, в состав этой группы В. Г. Папченков (2001) включает макроводоросли и водные мхи. Гидрофиты «могут образовывать фитоценозы на всех доступных макрофитам глубинах. В условиях водоемов и водотоков Среднего Поволжья они обычны в пределах глубин 0,5 до 3 м и более» (Папченков, 2001 : 41). В состав этой группы могут быть включены и земноводные растения, у которых преобладает водная форма (виды рода *Callitriche*, *Persicaria amphibia* и др. — Папченков, Соловьева, 1993). Необходимо учитывать, что некоторые гидрофиты могут «в угнетенном состоянии непродолжительное время... существовать и на обсохших мелководьях» (Голубева и др., 1990 : 32). Этот факт лишь указывает на форму, в которой данное растение переживает неблагоприятный период. При этом такие растения **могут приобретать черты**, характерные для растений других экологических групп. Однако, даже с учетом этого, вряд ли целесообразно относить типичный гидрофит — *Nymphaea alba* к гелофитам, как это сделали А. К. Тимонин и А. А. Нотов (1993), только из-за того, что «нередко растения данной группы целиком растут на суше, хотя и не все виды способны в таких условиях вступать в фазу репродукции» (Тимонин, Нотов, 1993 : 8). В этой связи совершенно справедливо, говоря о подобных растениях (укореняющихся гидрофитах с плавающими на воде листьями), В. Г. Папченков отмечает, что у этих видов развиваются наземные формы, но «для прохождения всего жизненного цикла им необходима водная среда» (Папченков, 2001 : 41).

По шкале увлажнения Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), включающей 120 ступеней, объединенных в 12 более крупных градаций с учетом «приуроченности диапозона распределения при максимальном обилии к разным частям градиента» (Миркин, Наумова, 1998 : 52), гидрофиты занимают ступень 110—120 — местообитания водной растительности<sup>1</sup>. Представителями этой экологической группы являются *Batrachium divaricatum*, *Caulinia minor*, *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton natans*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*, *Salvinia natans*, *Sparganium angustifolium*, *Stratiotes aloides*, *Trapa natans*, *Utricularia vulgaris* и др.

Гелофиты (прибрежно-водные, или воздушно-водные растения). Применение данного термина в ряду экологических групп растений, предложенных нами, возможно лишь при широком понимании термина «болото» (в смысле Кац, 1941). Растения данной экологической группы занимают прибрежные мелководья с глубиной до 1(2) м. Ранее В. Г. Папченков (1985) делил их на три группы по высоте побегов (высокотравные — средняя высота побегов 180—250 см, низкотравные — 60—100 см и приземные — высотой, менее 10 см), позднее он оставил только две — высоко- и низкотравные (Папченков, 2001). При этом данный автор отмечал, что наиболее глубоко проникают высокотравные гелофиты; низкотравные обычны на глубинах до 0,5 м, однако некоторые из них могут

---

<sup>1</sup> В дальнейшем, для всех экологических групп величина градиента будет указана по этой шкале.

Таблица. Названия основных экологических групп растений и их синонимы

Названия экологических групп	Синонимы, применяемые различными исследователями и объем термина
<b>Гидрофиты</b>	гидрофиты (Schouw, 1823; Рычин, 1948; Шенников, 1950); гидатофиты (Diels, 1918; Поплавская, 1948) гидатофиты (только погруженные формы) (Рычин, 1948) аэрогидатофиты (погруженные и плавающие) (Поплавская, 1948) нимфеиды (только растения с плавающими листьями) (Богдановская-Гиенэф, 1974) аквальные (Schimper, 1935; цит. по: Хантимер, 1964) haptophytes + rhizophyte + planophytes (Luther, 1949; цит. по: Sculthorpe, 1967) pleustohelophyte (для форм с плавающими листьями) (Hartog, Segal, 1964 — цит. по: Hutchinson, 1975; Casper, Kraush, 1980) hyphydates + ephydates (Thunmark, 1952; цит. по: Hutchinson, 1975) гидатофиты + (плейстофиты или нейстофиты) (Распопов, 1977, 1978, 1985, 1992) Euhydatofyta + Hydatoaerofyta (Hejný, 1960) гидрофиты + гелофиты (Варминг, 1901; Raunkiaer, 1934; Келлер, 1938) гидрофиты + гелофиты + гигрогелофиты + гигрофиты (Weaver, Clements 1938; Рычин, Сергеева, 1939)
<b>Гелофиты</b>	гелофиты (болотные растения — Варминг, 1901; Богдановская-Гиенэф, 1950, 1964) гидрофиты (Келлер, 1938; Поплавская, 1948) гелофиты (Шенников, 1950) воздушноводные гидрофиты (Богдановская-Гиенэф, 1946) амфигелофиты (Богдановская-Гиенэф, 1946) аэрогидатофиты (Богдановская-Гиенэф, 1950) прогелофиты (Богдановская-Гиенэф, 1974) гидрогелофиты (Шаркинен, 1964; Катанская, 1981; Распопов, 1992) семиакральные (Schimper, 1935; цит. по: Хантимер, 1964) hyperhydates (Thunmark, 1952; цит. по: Hutchinson, 1975) Hydroochthofyta, Ochthohydrofyta, Tenagofyta (частично Hejný, 1960)
<b>Гигрогелофиты</b>	Euochthofyta (Hejný, 1960) Tenagofyta (частично Hejný, 1960)
<b>Гигрофиты</b>	гигрогелофиты + гигрофиты (Diels, 1918; Келлер, 1938; Поплавская, 1948) гидрофиты + гелофиты + гигрогелофиты + гигрофиты (Рычин, 1948) Trichohygrofyta, Uliginosofyta, Pelochthofyta, Pelochthotherofyta (частично Hejný, 1960)
<b>Мезофиты</b>	Trichohygrofyta, Uliginosofyta, Pelochthofyta, Pelochthotherofyta (частично Hejný, 1960)

проникать и на большие глубины, образуя погруженные формы с лентовидными листьями (Папченков, 1985, 2001). Обычно базальные части надземных побегов гелофитов частично погружены в воду, однако эти растения способны переносить длительное обсыхание в период вегетации (Голубева и др., 1990; Папченков, Соловьева, 1993). Гелофиты занимают по степени увлажнения ступень 104—109 — местообитания прибрежно-водной растительности. Представителями этой экологической группы являются *Butomus umbellatus*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*, *Zizania latifolia* и др.

Необходимо также отметить, что термин «гелофиты» в объеме, указанном выше, не совсем корректен при работе с мхами. Вместо него подходит термин «гигрогидрофиты» (Bobrov, Chemeris, 2001), который используется для экологической характеристики некоторых видов листостебельных мхов европейского Северо-Востока (*Pseudobryum cinclidioides*, *Paludella squarrosa* и др.) Г. В. Железновой (1994).

Гигрогелофиты (Папченков, 1985) — растения уреза воды, освоившие сырые, перенасыщенные водой, слабо залитые и водопокрытые грунты. Эта экологическая группа типична для низких уровней береговой зоны затопления, растения встречаются на прибрежных отмелях на глубине до 20—40 см, многие из них типичны для окраин озерных сплавин. Нередко, укореняясь на топких берегах, они наплывают на открытую воду (Папченков, 2001). По степени увлажнения гигрогелофиты занимают ту же ступень, что и гелофиты. К этой экологической группе относятся *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* и др.

Гигрофиты — растения сырых местообитаний. Занимают средние уровни береговой зоны затопления, заходя довольно часто в воду у низких топких берегов. В последнем случае могут входить в состав сообществ гигрогелофитов и гелофитов. В. Г. Папченков (1985) выделяет травянистые и древесные гигрофиты. К последним он относит ивы, которые часто обрамляют берега водоемов и водотоков, нередко растут и в воде. По шкале увлажнения они занимают ступень 94—103 — болотное местообитание. Представителями этой экологической группы являются *Bidens cernua*, *B. tripartita*, *Epilobium palustre*, *Juncus articulatus*, *Mentha arvensis*, *Salix cinerea*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *Scirpus sylvaticus* и др.

Гигромезо- и мезофиты характерны для высоких уровней береговой зоны затопления и зоны заплеска. В водной среде встречаются редко (Папченков, 1985, 2001; Папченков и др., 2001). По шкале увлажнения гигромезофиты занимают ступени 64—76 — влажнолуговое и 77—88 — сыролуговое местообитания, а мезофиты — 53—63 — сухолуговое (и свежелуговое) местообитание. В эту экологическую группу могут входить *Agrostis gigantea*, *Calamagrostis epigeios*, *Elytrigia repens*, *Inula britannica*, *Potentilla anserina*, *Tussilago farfara*, *Veronica longifolia* и др.

Особую группу представляют земноводные растения, которые могут пройти весь свой жизненный цикл как по типу истинно-водного, так и наземного растения. Среди них *Callitriche palustris*, *Elatine hydropiper*, *Limosella aquatica*, *Tillaea aquatica*, *Persicaria amphibia*, *Ranunculus reptans* и др.

Таким образом, принимая эти названия экологических групп и их объем за основные, все остальные термины могут быть сведены в их синонимы (см. табл.).

#### Список литературы

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Алехин В. В. География растений. М.: Сов. наука, 1944. 455 с.
- Белавская А. П. Изменение высшей водной растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня (1954—1955) // Тр. биол. станции «Борок» АН СССР. М.—Л., 1958. Вып. 3. С. 125—141.
- Белавская А. П. Высшая водная растительность // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 117—132.
- Белавская А. П. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1313—1320.
- Белавская А. П. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР). СПб., 1994. 64 с.
- Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.—Л.: Наука, 1966. С. 162—190.
- Богдановская-Гиенэф И. Д. О некоторых вопросах болотоведения // Бот. журн. 1946а. Т. 31. № 2. С. 33—44.
- Богдановская-Гиенэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1946б. Вып. II. С. 425—469.
- Богдановская-Гиенэф И. Д. Водная растительность СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 12. С. 1728—1733.
- Богоряд В. Б., Нехлюдов А. С. Краткий словарь биологических терминов. М., 1963. 236 с.
- Ботанико-фармакологический словарь. М., 1990. 272 с.
- Быков Б. А. Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1967. 168 с.
- Быков Б. А. Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1973. 216 с.
- Варминг Е. Ойкологическая география растений. М., 1901. 542 с.
- Великанов М. А. Гидрология суши. Л., 1964. 403 с.

- Гецен М. В., Попова Э. И. Гигро- и гидрофиты // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л.: Наука, 1978. С. 31—37.
- Голубева И. Д., Папченков В. Г., Шпак Т. Л. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Казань, 1990. Часть I. 80 с.
- Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
- Гребнер П. География растений. М., 1914. 416 с.
- Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Принципы классификации высшей водной растительности // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 2. С. 9—18.
- Дубына Д. В., Сытник С. М., Тасенкевич Л. А., Шеляг-Сосонко Ю. В., Гейны С., Гроудова З., Гусак М., Отягелова Г., Эржабкова О. Макрофиты — индикаторы изменения природной среды. Киев: Наук. думка, 1993. 434 с.
- Ершов И. Ю. Дифференциация аквальных фитоценозов Валдайской возвышенности и научные вопросы их охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 21 с.
- Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 1994. 149 с.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. Л.: Наука, 1934. 587 с.
- Ильинский А. П. Высшие таксономические единицы в геоботанике // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 49—66.
- Ильинский А. П. Растительность Земного шара. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 458 с.
- Катанская В. М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л.: Наука, 1979. 279 с.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кац Н. Я. Болота и торфяники. М.: Учпедгиз, 1941. 400 с.
- Келлер Б. А. Растения и среда. Экологические типы и жизненные формы // Растительность СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. I. С. 1—13.
- Кокин К. А. Экология высших водных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 158 с.
- Кореякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 200 с.
- Краснова А. Н. Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов европейской России (на примере Северо-Двинской системы): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1996. 32 с.
- Крылова Е. Г. Структура и сукцессии растительного покрова техногенно трансформированных пойменных водоемов Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2001. 21 с.
- Кутова Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления и влияние на нее изменений уровня воды // Тр. Дарвинского гос. зап. Вологда, 1957. Вып. 4. С. 403—466.
- Лапиров А. Г. Основные термины и понятия гидробиологии // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 113—119.
- Лепилова Г. К. Инструкция для исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исследованиям вод. Л., 1934. Ч. 1. Раздел А. Вып. 5. 48 с.
- Лисицина Л. И. К изучению флоры Угличского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 16. С. 13—16.
- Лукина Е. В., Никитина И. Г. Экологическая классификация высших водных растений // Биологические основы продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковской области. Горький: Изд-во ГГУ, 1975. Вып. 3. С. 44—49.
- Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 188 с.
- Миркин Б. М. «Блок-метод» выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 141—180.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Падеравская М. И. Биологические особенности почек высших водных и прибрежных растений и вопрос классификации их жизненных форм // Первая Всесоюз. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 18—20.
- Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. 1985. № 6. С. 8—13.
- Папченков В. Г. Речная флора Среднего Поволжья // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара: Изд-во «Самарский ун-т», 1993. С. 16—35.

- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Папченков В. Г., Соловьева В. В. Флора прудов Среднего Поволжья // Самарская лука: Бюл. 1993. № 4. С. 172—190.
- Папченков В. Г., Соловьева В. В. Анализ флоры прудов Среднего Поволжья // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 59—67.
- Папченков В. Г., Голубева И. Д., Шпак Т. Л. Флора мелководий Куйбышевского водохранилища // Вторая Всесоюз. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1986. С. 33—34.
- Папченков В. Г., Лисицина Л. И., Бобров А. А., Чемерис Е. В. Высшие водные растения // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 40—45.
- Поплавская Г. И. Экология растений. М.: Сов. наука, 1948. 295 с.
- Потапов А. А. Распределение водных растений в заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ в зависимости от химического состава воды и характера донных отложений // Строительство водохранилищ и проблемы малярии. М.: Наука, 1954. С. 40—64.
- Потульницький П. М., Погребенник В. П., Кучерява Л. Ф. Екологічна типологія макрофітів // Укр. бот. журнал. 1973. Т. 30. № 5. С. 584—590.
- Пьяченко Н. И. Торфяные болота (их природное и хозяйственное значение). М.: Наука, 1985. 152 с.
- Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельск. АССР, 1958. 400 с.
- Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 333 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сов. наука, 1956. 472 с.
- Распопов И. М. Высшая водная растительность малых водоемов междуречья Хопра и Медведицы // Тр. Лаборатории озераведения. М.—Л., 1958. Т. 7. С. 112—117.
- Распопов И. М. Об основных понятиях и направлениях гидробиологии в Советском Союзе // Успехи современной биологии. 1963. Т. 55. Вып. 3. С. 453—464.
- Распопов И. М. Макрофиты Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука, 1971. С. 21—87.
- Распопов И. М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия) // Первая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 91—94.
- Распопов И. М. О некоторых понятиях гидробиологии // Гидробиол. журн. 1978. Вып. 14. № 3. С. 20—26.
- Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.
- Распопов И. М. Мониторинг высшей водной растительности // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 173—244.
- Распопов И. М., Андронникова И. Н., Слепухина Т. Д., Расплетина Г. В., Рычкова М. А., Барбашова М. А., Доценко О. Н., Протопопова Е. В. Прибрежно-водные экотоны больших озер. СПб., 1998. 54 с.
- Рычин Ю. В. Флора гидрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.
- Рычин Ю. В., Сергеева П. В. Водная и прибрежная флора. М.: Учпедгиз, 1939. 181 с.
- Свириденко Б. Ф. Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей (видовой состав, экология, продуктивность): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1987. 17 с.
- Свириденко Б. Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 687—698.
- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 196 с.
- Сенянинова-Корчагина М. В. К вопросу о классификации жизненных форм // Ученые записки ЛГУ. Серия географическая. 1949. Вып. 5. С. 54—152.
- Соловьева В. В. Закономерности формирования растительного покрова малых искусственных водоемов Самарской области под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 1995. 20 с.
- Тимонин А. К., Нотов А. А. Большой практикум по экологической анатомии покрытосеменных растений. Тверь, 1993. Ч. I. 106 с.
- Феофраст. Исследование о растениях. Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 590 с.

- Хантимер И. С.* Водная растительность р. Усы // Изв. Коми филиала Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1964. Вып. 9. С. 55—60.
- 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.
- Цвелев Н. Н.* Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
- Шаркинене Н. В.* Анализ флоры и растительности макрофитов озер восточной и южной частей Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1964. 16 с.
- Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с.
- Щербаков А. В.* Флора водоемов Московской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 481 с.
- Экзерцев В. А.* Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году его существования // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. М.—Л., 1966. Вып. 11(14). С. 143—161.
- Экзерцев В. А.* Флора Иваньковского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.—Л.: Наука, 1966. С. 101—143.
- Экзерцев В. А.* О растительности Саратовского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1975. № 26. С. 22—26.
- Экзерцев В. А., Лисицина Л. И.* Конспект флоры Горьковского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. Рыбинск, 1974. Вып. 28(31). С. 100—116.
- Bobrov A. A., Chemeris E. V.* On the flora of beaver ponds in the Darwin Reserve (Upper Volga, Russia) // The European Beaver in a new millenium: Proc. 2nd European Beaver Symposium, 27—30 Sept. 2000, Bialowieza, Poland / A. Czech, G. Schwab (eds.). Krakow: Carpathian Heritage Society, 2001. P. 113—121.
- Casper S. J., Krausch H.-D.* Susswasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta. Teil 1. Jena: G. Fischer Verlag, 1980. Bd. 23. 403 s.
- Diels L.* Pflanzengeographie. Berlin—Leipzig: G. F. Götschen. Verlagshandl., 1918. 167 s.
- Hutchinson G. E.* A treatise on limnology. Limnological botany. N.Y.—London—Sydney—Toronto: A Wiley Intersci. Publ., 1975. Vol. III. 660 p.
- Hejný S.* Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet). Bratislava: Vyd. SAV, 1960. 489 s.
- Hejný S.* The dynamic characteristic of littoral vegetation with respect to changes of water level // Hidrobiologia. 1971. T. 12. P. 71—85.
- Penfound W. T.* An outline ecological life histories of herbaceous vascular hydrophytes // Ecology. 1952. Vol. 33. № 1. P. 123—128.
- Raunkiaer C.* The life forms of plants and stastical plant geography. Oxford: Clatrendon Press, 1934. 632 p.
- Sculthorpe C. D.* The biology of aquatic vascular plants. London: Edward Arnold Publishers Ltd., 1967. 610 p.

## О КЛАССИФИКАЦИИ РАСТЕНИЙ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ

В. Г. Папченков

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

Водные растения как естественную биологическую группу в России стали рассматривать и изучать в конце 19-го века. За прошедший более чем 100-летний период накоплен большой фактический материал по этой группе растений, нашедший отражение в многочисленных публикациях, среди которых не мало и тех, что касаются вопросов классификации макрофитов вод. Первую отечественную сводку по водным растениям мы находим в работе К. Ламперта (1900), посвященной жизни пресных вод. Все водные растения этим автором подразделяются на три группы: 1) растения с листьями, погруженными в воду, или подводные растения; 2) растения с листьями, плавающими на поверхности воды, — плавающие растения; 3) растения со стеблями и листьями, частично погруженными в воду и частично выступающими из воды в воздух. Все дальнейшие многочисленные классификации водных растений в том или ином виде включают в себя эти группы (Раменский, 1909; Федченко, 1925, 1949; Лепилова, 1934; Поплавская, 1948; Шенников, 1950; Кутова, 1953; Потапов, 1954; Дулепова, 1958; Экзерцев, 1960; Томилина, 1961; Марков, 1962; Катанская, 1963, 1981; Богдановская-Гиенев, 1974; Лукина, Никитина, 1975; Корелякова, 1977; Распопов, 1977, 1978, 1985; Папченков, 1982, 1985, 2001; и др.). Разнообразие и обилие этих классификаций связано с их детализацией, а также с различиями в используемой терминологии и в представлениях об объеме понятия «водные растения».

К. Ламперт (1900) для всей Средней России отмечал лишь 80 видов водных цветковых растений. Но позже, как у нас, так и за рубежом (Walter, 1944), стала складываться тенденция отнесения к водным всех макрофитов, у которых хотя бы часть жизненного цикла в той или иной степени связана с водной средой, то есть не только чисто водных, но и пограничных болотных и сыролуговых. И уже Ю. В. Рычин (1948), который совместно с водными рассматривал и растения избыточно увлажненных местообитаний, для европейской территории СССР указывал 541 вид. Т. Т. Таубаев (1966) для водоемов Средней Азии и их сырых побережий привел 819 видов с учетом мхов и харовых водорослей. В. А. Экзерцев и Л. И. Лисицына (1974) в конспект одного лишь Горьковского водохранилища включили 240 видов, среди которых были деревья и кустарники. Эта тенденция включения в списки макрофитов водоемов и водотоков большого числа растений побережий сохраняется до сих пор.

С таким подходом можно не соглашаться, поскольку в водной среде по разным обстоятельствам, например, при создании искусственных водоемов или в результате сползания части берега в воду, могут оказаться типично сухопутные растения. С другой стороны, не всегда можно с уверенностью сказать, водное это растение или сухопутное. Многие гидробиологи, например, рассматривают в качестве водных растений ряд представителей рода *Carex* L., растущих по берегам водоемов и в воде, хотя это скорее обитатели сырых, чем водопокрытых грунтов. В то же время представители рода *Salix* L., у которых требования к влажности среды сходны с береговыми осоками, в списках растений водоемов встречаются редко. Между тем ивы часто занимают прибрежные отмели на реках, водохранилищах и озерах, в дельтах крупных рек. Они входят в состав тростниковых и рогозовых сообществ, играют важную роль в зарастании кос, песчаных наносов. В. Н. Беклемишев (1956) считал, что «ивняки, встречающиеся... на внутрирусловых отмелях наших больших рек, являются скорее земноводными формами, нежели наземными», так как они «часто начинают вегетировать до обнажения занятой ими полосы, а



именно — с того момента, когда из воды выходят верхушки» (с. 83). Все это дает основание рассматривать ивы среди макрофитов водоемов и водотоков.

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

Водоем не кончается на урезе воды — к нему относится и расположенная выше уреза береговая зона (Лепилова, 1934), 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, подъем от нагонных ветров и от сезонных колебаний стока на площади водосбора). Другим обстоятельством, определяющим ширину зоны затопления, является отлогость берега. В пределах зоны затопления условия постепенно меняются — от низших точек, почти все время находящихся под водой, до высших, затопляемых редко и ненадолго. 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.

Из сказанного следует, что водная флора, которую представляют растения, оптимальные условия жизни которых связаны с обводненными местообитаниями, не равна по объему флоре водоемов и водотоков — в последняя гораздо шире, поскольку в нее входят не только водные и прибрежно-водные, но и заходящие в воду береговые растения. С учетом этого, при классификации растений водоемов и водотоков необходимо выделять три группы экотипов и может выглядеть следующим образом.

#### **Группа экотипов. Настоящие водные растения**

Экотип I. Гидрофиты, или настоящие водные растения.

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

Сообщества с доминированием гелофитов располагается преимущественно у берегов до глубины 1,0—1,2 м, реже глубже. Наиболее глубоко проникают высокотравные гелофиты (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus lacustris* L., *Typha angustifolia* L. и т.д.), средняя высота побегов которых 180—250 см. Низкотравные воздушно-водные растения — средняя высота побегов до 1 м (*Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium erectum* L. 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 озерных сплавин, нередко они, укореняясь на топких берегах, наплывают на открытую воду. Этот экотип представляют *Agrostis stolonifera* L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Calla palustris* L., *Caltha palustris* L., *Carex acuta* L., *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Cicuta virosa* L., *Comarum palustre* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Iris pseudacorus* L., *Lythrum salicaria* L., *Oenanthe aquatica* L., *Ranunculus lingua* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Rumex hydrolapathum* Huds., *Sium latifolium* L. 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 отчетливо 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. Еще 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, которые в момент обследования исследователь видит растущим на покрытом водой грунте.** Причем, это событие не является случайным, т.е. оно не связано с весенним или последождевым паводком, подъемом уровня воды в водохранилище, со сползанием в воду береговой дерновины, с заполнением водой нового пруда и т.д. Нельзя включать в список и виды, которые в других местах были замечены в воде, а здесь растут вне ее. То есть, если видите вид в воде, растущий там не случайно, — включаете его в список флоры, не видите — нет.

#### Список литературы

- Беклемишев В. Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова земли // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1956. Т. 7. С. 77—98.
- Богдановская-Гиенев И. Д. Водная растительность СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 12. С. 1728—1733.
- Дулепова Б. И. К вопросу о классификации гидрофильной растительности // Изв. Иркут. с.-х. ин-та. 1958. Вып. 9. С. 139—146.
- Катанская В. М. Водная растительность дельты реки Аму-Дарьи и материалы по продуктивности ее зарослей: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963. 21 с.

- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Корелякова 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.
- 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.
- Лукина Е. В., Никитина И. Г. Экологическая классификация высших водных растений // Биол. основы повышения продуктивности и охрана луговых и водн. фитоценозов Горьков. Поволжья. Горький, 1975. Вып. 3. С. 44—49.
- Марков М. В. Общая геоботаника. М.: Высшая школа, 1962. 450 с.
- Папченко В. Г. Характеристика высшей водной растительности рек Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 20 с.
- Папченко В. Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. 1985. № 6. С. 8—13.
- Папченко В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 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. Водная и береговая растительность // Программа для ботанико-географических исследований. СПб., 1909. Вып. 1. С. 1—34.
- Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 333 с.
- Распопов И. М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия) // Первая Всесоюз. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 91—94.
- Распопов И. М. О некоторых понятиях гидробиологии // Гидробиол. журн. 1978. Вып. 14. № 3. С. 20—26.
- Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.
- Рыгин Ю. В. Флора гидрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.
- Таубаев Т. Т. Флора и растительность водоемов Средней Азии и их использование в народном хозяйстве: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1966. 61 с.
- Тихомиров В. Н., Щербаков А. В. О некоторых подходах к анализу информации по региональным флорам водоемов // Водн. растит. внутр. водоемов и качество их вод: Матер. III конф. Петрозаводск, сент. 1992 г. Петрозаводск, 1993. С. 66—67.
- 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 водоемов Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 25 с.
- Щербаков А. В., Тихомиров В. Н. Трудности анализа региональных флор водоемов и пути их преодоления // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 83—87.
- Экзерцев В. А. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 6. С. 10—13.
- Экзерцев В. А., Лисицына Л. И. Конспект флоры Горьковского водохранилища // Тр. Ин-та внутр. вод АН СССР. 1974. № 28(31). С. 100—116.
- Walter C. M. Aquatic plants of United States. Ithaca, 1944. 374 p.

## ОСНОВНЫЕ ГИДРОБОТАНИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ И СОПУТСТВУЮЩИЕ ИМ ТЕРМИНЫ

В. Г. Папченков<sup>1</sup>, А. В. Щербаков<sup>2</sup>, А. Г. Лапиров<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок. E-mail: rapch@mail.ru

<sup>2</sup> МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т. 119899, г. Москва, Воробьевы горы

Многообразие и неоднозначность толкования терминов и понятий — один из острых вопросов гидробиологии, с которым эта молодая наука столкнулась еще в конце 70-х годов прошедшего столетия и не смогла разрешить до сего времени. О необходимости унификации гидробиологической терминологии говорила еще А. П. Белавская на Первой Всесоюзной конференции по водным и прибрежно-водным растениям (Борок, 1977 г.), что было отражено в резолюции конференции. Данный вопрос возникал и на всех последующих конференциях, однако какой-либо прогресс в этом направлении отсутствовал. В связи с этим и по решению Пятой Всероссийской конференции по водным растениям авторы данного проекта решили создать временную группу для подготовки некоторого свода основных терминов и понятий гидробиологии для последующего его представления на грядущей конференции.

Предлагаемый для обсуждения словарь используемых в гидробиологической литературе терминов следует рассматривать как самый предварительный и открытый для дальнейшего обсуждения. Он состоит из трех основных частей, включающих общие, сопутствующие и вспомогательные термины и понятия гидробиологии, при определении содержания которых авторы использовали различные словари, монографии и научные статьи (Варминг, 1901; Доктуровский, 1925; Лепилова, 1934; Raunkiaer, 1934; Келлер, 1938; Поплавская, 1948; Рычин, 1948; Шенников, 1950; Кутова, 1957; Hejný, 1960, 1971; Катанская, 1963, 1981; Шаркинене 1964; Быков, 1967; Segal, 1971; Богдановская-Гиенэф, 1974; Лукина, Никитина, 1975; Корелякова, 1977; Распопов, 1978, 1985; Чеботарев, 1978; Горышина, 1979; Папченков, 1985, 2001; Лукина, Смирнова, 1988; Щербаков, 1991; Папченков, Соловьева, 1995; Свириденко, 2000; Лапиров, 2002), выбирая варианты определений и формулируя их согласно своим представлениям о сути рассматриваемого понятия. Термины, являющиеся подчиненными по отношению к какому-либо другому, более общему, выделены дополнительным отступом от начала строки.

При выборе терминов и понятий, относящихся к сопутствующим и вспомогательным, мы руководствовались двумя принципами: частотой использования термина в гидробиологии и доступностью специального справочного материала для практикующих гидробиологов. Поэтому сравнительно обширным оказался список гидрологических и гидрохимических терминов: ведь большинство гидробиологов, будучи биологами, с ними мало знакомы, а справочники по гидрологии и гидрохимии — не частые гости в биологических библиотеках.

Мы не стремились создать всеохватывающий гидробиологический словарь (возможно, кто-нибудь в будущем возьмется за эту задачу), поэтому отсылаем читателя к иным словарям и сводкам, связанным с терминологией смежных дисциплин, в которых тот или иной термин уже определен достаточно четко и однозначно. Если же такого единодушия в дефинициях нет (например, гидрологи, болотоведы и ландшафтоведы понимают слово «болото» по-разному), мы считали необходимым включить этот термин в список в такой редакции, которая в наибольшей степени соответствовала бы выбранным нами логике и базовым принципам.

Как отмечалось выше, это лишь первый вариант списка основных гидробиологических понятий и сопутствующих им терминов. Он открыт для дополнений, исправлений и

уточнений. Мы будем благодарны тем исследователям, которые попытаются внести свою лепту в его совершенствование. Однако мы просили бы лиц, присылающих свои пожелания по изменению тех или иных терминов, до отправки их нам самостоятельно попытаться оценить, насколько хорошо эти предложения укладываются в созданную нами схему и не противоречат ли они ее принципам. Предложения ждем по E-mail: papch@mail.ru.

## **I. Общие понятия гидробиологии**

**Гидробиология** — наука о растениях вод и о процессах зарастания водоемов и водотоков.

**Зарастание** — процесс появления и развития растительного покрова на акватории водоема или водотока, который завершается переходом водной экосистемы в болотную.

**Макрофиты** — крупные, видимые невооруженным 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 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.

**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 natans* 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 *Pontederiaceae*, *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).

**Воздушно-водные растения, или гелофиты** — укореняющиеся растения, вегетативное тело которых расположено как в воде, так и над ее 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.).

**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*, *Persicaria amphibia*, некоторые *Potamogeton*) и растения, плавающие на поверхности воды (*Hydrocharis*, *Lemna*, *Spirodela*).

**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 озерных 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*).

**Земноводные растения** — растения, которые могут пройти весь свой жизненный цикл как по типу истинно-водного, так и наземного растения (*Callitriche palustris*, *Elatine hydropiper*, *Persicaria amphibia* и др.).

**Заходящие в воду растения** — береговые растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте.

**Прибрежно-водные растения** — группа, объединяющая воздушно-водные растения и растения уреза воды.

**Растительный покров** — совокупность растений (флоры и растительности) на какой-либо территории или акватории.

**Водная растительность** — растительность, образованная сообществами истинно-водных и прибрежно-водных растений.

**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.

**Гидрофитная растительность** — растительность, образованная сообществами истинно-водных растений (гидрофитов).

**Плавающая растительность** — растительность, образованная сообществами истинно-водных свободно плавающих на поверхности воды растений. Нередко этот термин используется для сообществ укореняющихся растений с плавающими на воде листьями.

**Погруженная растительность** — растительность, образованная сообществами истинно-водных погруженных укореняющихся, прикрепляющихся, либо свободно плавающих в толще воды растений.

**Прибрежно-водная растительность** — растительность, образованная сообществами воздушно-водных растений и 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 водоемов (водотоков)** — совокупность видов водных и заходящих в воду растений, встречающихся в каком-либо водоеме (водотоке) или в водоемах (водотоках) какой-то территории.

## II. Сопутствующая терминология

### Термины и понятия, связанные с биологией и экологией растений вод

**Жизненная форма растения** — совокупность признаков, которые определяют внешний облик и отражают приспособления растения к условиям обитания.

**Экобиоморфы** — жизненные формы растений, каждая из которых представляет собой группу видов со сходной морфологией и экологией.

**Амфибииды** — то же, что и земноводные растения.

**Гаптофиты** — растения, которые связаны с субстратом, но не проникают в него (т.е. многие водоросли, лишайники и мхи, а также *Podostemaceae* среди покрытосемянных растений).

**Плейстофиты** — растения, свободно плавающие между дном и поверхностью и на поверхности воды.

**Вольфиеллиды** — от маленьких до мельчайших плейстофитов, остающихся полностью погруженными (исключая короткий генеративный период у некоторых форм) (*Lemna trisulca*, *Wolffiella* и, как специальный подтип, *Riccia* подрод *Ricciella*).

**Гидрохариды** — плейстофиты, свободно плавающие в течение, по крайней мере, значительной части их жизненного цикла, обладающие специальными плавающими листьями и зимующими органами в виде геммул или спорокарпов (*Hydrocharis*, *Trionea*, *Salvinia*).

**Лемниды (лимнеиды)** — маленькие плейстофиты, плавающие на поверхности, с или без корней, с редуцированными фрондоподобными вегетативными органами, верхняя сторона которых регулирует воздушный метаболизм (*Lemna gibba*, *L. minor*, *Wolffia*, *Ricciocarpus* и, как специальный подтип, *Azolla*).

**Пистидаы** — сравнительно крупные плейстофиты, обладающие полупогруженными вегетативными частями (*Pistia stratiotes*).

**Цератофиллиды** — сравнительно крупные полностью погруженные плейстофиты с мелко рассеченными листьями. Обычно плавающие ниже поверхности воды, осенью погружающиеся на дно и зимующие в виде специализированных зимних почек — турионов (*Ceratophyllum*, *Aldrovanda*).

**Ризофиты** — растения, которые своими базальными частями (обычно корнями), проникающие в дно или, по крайней мере, покрывающие субстрат.

**Валлиснерииды** — ризофиты, образующие столоны, отходящие от короткого или практически отсутствующего стебля, несущие длинные, рыхлые и линейные листья (*Vallisneria*, *Zostera*).

**Батрахииды** — ризофиты со стеблем, несущем плавающие и погруженные листья (ясно выраженный листовой диморфизм) (часть видов *Batrachium* и *Callitriche*).

**Изоэтиды** — ризофиты с коротким или практически отсутствующим стеблем, образующие жесткие линейные или шиловидные листья, часто располагающиеся в густой розетке (*Littorella*, *Pilularia* и погруженные виды родов *Isoetes* и *Eriocaulon*).

**Нимфеиды** — ризофиты с плавающими на поверхности воды листьями, без стебля или редко со слабо облиственными стеблями (*Nymphaea*, *Nuphar*, *Potamogeton natans*).

**Отеллиды** — ризофиты, образующие широкие, одиночные или собранные в пучки погруженные листья на своих корневищах или столонах (*Otella*).

**Пеплиды** — ризофиты с верхними листьями в компактной розетке, плавающей на поверхности воды и не ясно выраженным диморфизм погруженных листьев (*Peplis portula*, *Ludwigia*, *Hypericum elodes*).

**Стратиотиды** — растения, заякоренные на дне в сапропелевом слое; вегетативные части могут быть частично полупогруженными (*Stratiotes aloides*).

**Трапиды** — ризофиты с длинными стеблями и розетками плавающих листьев (*Trapa*).

**Элоиды (элоиды)** — ризофиты с удлинённым, более или менее густо облиственным стеблем, но без плавающих листьев (*Elodea*, *Hydrilla*, *Lagarosiphon*, *Ruppia*, *Najas*, *Groenlandia*, погруженные виды *Potamogeton*, и, как специальный подтип с мелко рассеченными листьями, виды *Myriophyllum*, *Hottonia*).

**Экологический тип** — группа растений разных видов, выделяемых по их сходному отношению к какому-либо экологическому фактору.

**Аэрогидатофиты** — 1) то же, что и воздушно-водные растения; 2) см. аэрогидатофиты погруженные и аэрогидатофиты плавающие.

**Гелофиты** — см. воздушно-водные растения.

**Гигрогелофиты** — см. растения уреза воды.

**Гигрогидрофиты** — промежуточная группа растений между гигрофитами и гидрофитами (истинно-водными растениями), объединяющая гелофиты и гигрогелофиты.

**Гигромезофиты** — растения влажных (сыроватых, «свежих») местообитаний. На водоемах и водотоках встречаются в сообществах гигрогелофитов и гелофитов при глубине до 5(10) см.

**Гигрофиты** — растения сырых местообитаний (сырых и заболоченных лесов и лугов, береговых сообществ). На водоемах и водотоках занимают средние уровни береговой зоны затопления, заходя довольно часто в воду у низких и топких берегов, нередко входят в состав сообществ гигрогелофитов и гелофитов. Выделяются травянистые (*Bidens cernua*, *B. tripartita*, *Epilobium palustre*, *Juncus compressus*, *Mentha arvensis*, *Scirpus sylvaticus* и др.) и древесные (*Salix cinerea*, *S. triandra*, *S. viminalis* и др.) гигрофиты.

**Гидатоэрофиты** — многолетние корневищные и однолетние растения, способные проходить весь свой жизненный цикл в гидрофазе, литоральной и лимозальной (лимозной) экофазах, либо (однолетники) только в гидрофазе. Образуют плавающие листья. Генеративные органы на 5—10 см располагаются выше поверхности воды. Многолетники размножаются вегетативно и семенами, преобладает вегетативное возобновление. Представители: *Nymphaea*, *Nuphar*, *Nymphoides*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton gramineus*, *P. natans*, *Trapa natans* и др.

**Гидатофиты** — то же, что и гидрофиты, понимаемые как истинно-водные растения.

**Аэрогидатофиты погруженные** — водные растения, рост которых происходит в воде, но цветки возвышаются над водой, так как их опыление происходит в воздухе.

**Аэрогидатофиты плавающие** — водные растения, часть листьев и стеблей которых погружена в воду, а часть плавающая; опыление происходит над водой.

**Гидатофиты настоящие** — погруженные водные растения, рост и развитие которых происходит только в водной среде.

**Гидрогелофиты** — гелофиты, растущие в водоемах (в отличие от гелофитов — растений болот).

**Гидрофиты** — см. истинно-водные растения. Нередко термин используется как синоним понятия «водные растения». При использовании термина гидатофиты, гидрофитами иногда называют воздушно-водные растения.

**Гидроохтофиты** — укореняющиеся растения, способные проходить весь свой жизненный цикл в гидрофазе, литоральной, лимозальной и наземной экофазах. В гидрофазе образуют чаще всего экоморфы с плавающими или погруженными органами, в литоральной — воздушные побеги и листья. Преобладает генеративное размножение (виды рода *Alisma*, *Oenanthe aquatica*, *Glyceria fluitans*), но характерно и вегетативное размножение (*Scirpus radicans*, *Bolboschoenus maritimus*). Если наземная экофаза очень длительная, вегетативные органы сильно редуцируются и способность размножаться генеративно падает. Цветение обычно происходит в литоральной экофазе, созревание, а также прорастание и начальное развитие — в литоральной и лимозальной экофазах. Представители (кроме названных): *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum* и др.

**Мезофиты** — растения умеренно увлажненных местообитаний. На водоемах и водотоках изредка встречаются одиночными экземплярами у береговых обнажений, пляжей, песчаных и каменистых кос, русловых побочней и осередышей и при глубине до 5 см.

**Охтогидрофиты** — растения, способные проходить весь свой жизненный цикл в литоральной, лимозальной (лимозной) и наземной экофазе, частично — в гидрофазе. Цветение обычно происходит в литоральной экофазе, созревание — в лимозальной и наземной. Растения образуют погруженные, плавающие и воздушные листья. Генеративные органы располагаются в воздухе. Корневая система на значительной глубине. Размножение вегетативное, реже — генеративное. Представители: *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Acorus calamus* и др.

**Охтофиты** — см. эухтофиты.



**Пелюхотерофиты** — растения, прорастание которых происходит на границе лимозальной и наземной фаз. Большая часть их жизненного цикла, в том числе репродукция и обсеменение, проходит в наземной фазе. Способны короткое время произрастать в литоральной фазе. Vegetационный период короткий. Образуют значительное количество цветков и семян. Представители: *Bidens tripartita*, *B. radiata*, *Rumex maritimus*, *Persicaria lapathifolia* и др.

**Пелюхтофиты** — растения, способные проходить весь свой жизненный цикл в лимозальной и наземной экофазах. В литоральной экофазе способны существовать лишь короткое время. Растения однолетние, обычно с развитой поверхностной мочковатой корневой системой; образуют только воздушные листья. Характерно частое развитие карликовых форм, если лимозная фаза быстро переходит в наземную. Прорастание и начальное развитие возможно в почве полностью насыщенной водой при высокой температуре. Отличаются преобладанием генеративного размножения, семенная продукция очень высокая. Представители: *Eleocharis ovata*, *Carex bohemica*, *Rorippa palustris* и др.

**Плейстогелофиты** — растения, большая часть жизненного цикла которых проходит в лимозальной и литоральной экофазах. В наземной экофазе эти виды способны вегетировать лишь непродолжительное время. Многолетние растения средней величины, с мощной корневой системой, стебли и листья снабжены воздушными полостями, которые обеспечивают устойчивость растений в воде на незакрепленных донных отложениях. Большую часть вегетационного периода корневая система расположена в поверхностных слоях донных отложений или в толще воды и не достигает собственно дна водоема. Иногда растения отрываются от субстрата и плавают подобно некоторым плейстофитам. Представители: *Cicuta verosa*, *Calla palustris*, *Carex pseudocyperus*, *Menyanthes trifoliata* и др.

**Тенагофиты** — растения, способные проходить весь свой жизненный цикл в литоральной и лимозальной экофазах. В гидро- и наземной экофазах существуют сравнительно короткое время. Прорастание и начало развития этой группы приходится на литоральную, цветение и созревание — на литоральную и лимозную, а обсеменение — на наземную фазы. Растения развивают погруженные, плавающие и воздушные листья, генеративные органы образуются как в воде, так и на воздухе. В связи со слабой закрепленностью корневой системы некоторые особи отрываются и становятся плавающими. Представители: *Eleocharis acicularis*, *Callitriche palustris*, *Limosella aquatica*, *Peplis portula* и др.

**Трихогигрофиты** — растения растут и развиваются в наземной фазе, при поверхностном увлажнении слоя почвы. В этой фазе проходят цветение и созревание. После высыхания поверхностного слоя грунта происходит интенсивное развитие корневой системы и образование столонов. Способны развиваться в условиях кратковременного затопления и полного осушения экотопов. Многолетние виды небольших размеров, отличаются интенсивной репродуктивной способностью за счет наземных побегов. Способность к образованию семян значительно слабее. Виды, принадлежащие к этой группе сильно изменчивы, и могут приспосабливаться к различным местообитаниям. Фитоценотически важны для водоемов с колеблющимся уровнем и длительным высыханием. Представители: *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, *R. reptans*, *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Carex hirta*, *Juncus compressus* и др.

**Улигинозофиты** — растения прорастают и начинают вегетировать в литоральной и лимозной фазе. С этими же экофазами связано их вегетативное и генеративное развитие. Преобладают многолетники, которые формируют систему плагиотропных корневищ или столонов или мочковатую корневую систему, проникающую неглубоко в почву. У видов, которые приспосабливаются к длительной наземной экофазе формируется стержневая корневая система, глубоко проникающая в почву. Это переходная группа: с одной стороны включающая растения болот и затопляемых лугов, с другой — виды, характерные для настоящих болот. В ней в качестве подгрупп выделяются виды сплавин, корневая система которых большую часть вегетационного периода находятся в лимозной фазе (*Cicuta virosa*, *Calla palustris*, *Carex pseudocyperus*, *Comarum palustris* и др.) и виды илистых водных местообитаний (*Ranunculus lingua*, *Rumex hydrolapatum*, *Epilobium hirsutum* и др.).

**Эугидатофиты** — растения, жизненный цикл которых проходит в водной среде (в гидрофазе и литоральной экофазе). Образуют только погруженные листья. Укореняющиеся однолетники или многолетники. Генеративные органы развиваются в водной среде или над поверхностью воды. Отличаются значительной репродуктивной способностью в отношении как плодов, так и турионов. Представители: *Najas*, *Zannichellia*, *Ruppia*, *Zostera*, *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens* и др.

**Эуохтофиты (охтофиты)** — растения живут в литоральной фазе, в которой у них развиваются репродуктивные органы. Гидрофаза ограничена коротким сроком высокого уровня воды. Лимозная и наземная фазы длительны. Представители этой группы — крупные прибрежные осоки с развитой корневой системой, расположенной на значительной глубине. Отличаются высокой как генеративной, так и вегетативной способностью к размножению. Представители: *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. rostrata*, *C. riparia* и др.

**Экотипы растений** — наследственные группы растений внутри вида, приуроченные и приспособленные к определенным условиям обитания.

### Термины, связанные с процессами зарастание водоемов и водотоков

**Динамика зарастания** — различные формы изменения процесса зарастания (сукцессии, флуктуации и т.п.).

**Заросли** — а) совокупность водных растений на акватории водоема или водотока (обычно применяется к группировкам воздушно-водных растений); б) несформированные, как правило, одновидовые сообщества растений.

**Сплавина** — растительный ковер из сосудистых растений и мхов, лежащий на поверхности воды и обычно связанный с берегом.

**Мат растительный** — плотное скопление отмерших растений, плавающее на поверхности воды.

**Характер зарастания** — понятие, включающее в себя способ, тип и скорость зарастания водоема или водотока.

**Скорость зарастания** — время прохождения сукцессионных смен растительных сообществ от начала до завершения зарастания водного объекта.

**Способ зарастания** — донный или сплавинный характер появления и развития растительности водоема или водотока.

**Тип зарастания** — характер распределения растительных сообществ по акватории, обусловленный стадией развития растительного покрова и способом зарастания водоема или водотока.

**Поясный (зональный) тип зарастания** — закономерное распределение растительных сообществ, последовательно сменяемых одно другим с увеличением (или с уменьшением) глубины воды.

**Смешанный тип зарастания** — комбинация разных типов зарастания в пределах одного водоема или участка водотока.

**Сплавинный тип зарастания** — зарастание водоема путем образования и роста сплавины.

**Сплошной тип зарастания** — зарастание, характеризующееся сплошным (или почти сплошным) освоением толщи воды и дна водоема или водотока водными растениями; оно наблюдается в мелководных высокотрофных водоемах, а также на заключительных стадиях зарастания.

**Фрагментарный тип зарастания** — зарастание, характеризующееся неравномерным, пятнистым распределением растительных сообществ по акватории водоема или водотока; оно характерно для начальных этапов зарастания и деградации растительного покрова.

## Продуктивность и связанные с нею термины

**Первичная продуктивность водоема** — общий прирост биомассы растений водоема за единицу времени (день, месяц, год).

**Продуктивность водных растений** — способность водных растений создавать, запасать и трансформировать органическое вещество.

**Продукция водной растительности** — количество органического вещества, производимое сообществом водных растений на единицу площади за определенное время.

**Биомасса растений** — количество живого вещества, накопленного растительным сообществом на единицу площади к моменту наблюдения.

**Валовая первичная продукция водной растительности** — общее количество органического вещества, производимое сообществом водных растений на единицу площади за определенное время.

**Ветошь** — отмершие части растений, сохранившие механическую связь с растением.

**Максимальная биомасса** — биомасса растений, достигаемая в пик развития растительного сообщества в данный вегетационный сезон.

**Опад** — количество поступающего в сообщество мертвого органического вещества растений. Обычно этот термин используется для надземных органов растений, тогда как для отмирающих подземных органов применяют термин **отпад**.

**Прирост** — масса организма или сообщества организмов, накопленная на единице площади за единицу времени.

**Чистая первичная продукция водной растительности** — общее количество органического вещества, производимое сообществом водных растений на единицу площади за определенное время, за вычетом потерь на дыхание и потребление гетеротрофными организмами. Фактически чистая первичная продукция водной растительности представляет собой сумму биомассы и опада на единицу площади за определенное время.

## Термины, характеризующие среду обитания растений

**Типы вод** — разделение природных вод на группы по некоторым общим для них признакам.

**Жесткие воды** — воды с суммарным содержанием ионов кальция и магния превышающим 4 ммоль/л. Различают воды средней жесткости (4—8 ммоль/л), жесткие (8—12 ммоль/л) и очень жесткие (более 12 ммоль/л).

**Кислые воды** — воды, у которых pH не превышает 5,0.

**Мягкие воды** — воды с суммарным содержанием ионов кальция и магния не превышающим 4 ммоль/л.

**Минерализованные воды** — воды с минерализацией более 1‰ (1 г/л). Делятся на солоноватые, соленые и рассолы.

**Солоноватые воды** — воды с минерализацией 1—10‰ (1—10 г/л).

**Соленые воды** — воды с минерализацией 10—50‰ (10—50 г/л).

**Рассолы** — воды с минерализацией более 50‰ (50 г/л).

**Пресные воды** — воды с минерализацией менее 1‰ (1 г/л).

**Светлые воды** — воды, не окрашенные какими-либо примесями (при погружении диска Секки в такую воду его цвет не меняется до максимальной глубины).

**Цветные воды** — воды, окрашенные теми или иными примесями. Цветность воды и интенсивность ее окраски выражается в градусах платиново-кобальтовой шкалы и определяется путем сравнения исследуемой воды со специальными эталонами.

**Щелочные воды** — воды (как правило, гидрокарбонатные), в которых сумма количества эквивалентов ионов натрия и калия больше, чем сумма количества эквивалентов ионов кальция и магния.

**Трофность водоема** — богатство воды водоема доступными элементами минерального питания растений.

**Дистрофный водоем** — водоем, вода которого характеризуется низким содержанием элементов минерального питания при высокой концентрации органических веществ в ней; обычно такие водоемы характеризуются низкой прозрачностью воды, низкой концентрацией растворенного в ней кислорода, а также малопрозрачной водой бурого цвета.

**Олиготрофный водоем** — водоем, вода которого характеризуется низким содержанием элементов минерального питания и органических веществ; обычно такие водоемы характеризуются высокой прозрачностью воды.

**Мезотрофный водоем** — водоем, вода которого характеризуется средним содержанием элементов минерального питания и органических веществ; обычно такие водоемы характеризуются высокой прозрачностью воды.

**Эв - (эу-, еу-, ев-) трофный водоем** — водоем, вода которого характеризуется высоким содержанием элементов минерального питания и органических веществ; обычно такие водоемы характеризуются низкой прозрачностью воды в летнее время.

**Экофаза** — временная жизненная среда, в которой особую роль играет определенный экологический фактор (вода). Различают: гидрофазу — среду с высоким уровнем воды; литоральную фазу — среду неглубокого слоя воды; лимозальную (лимозную) фазу — среду без водного слоя, почва которой полностью насыщена водой и большая влажность в слое воздуха над почвой; наземную фазу — среду, в которой водный режим почв выступает как главный фактор.

### **III. Вспомогательная терминология**

#### **Географические понятия**

**Ветланды** — широкий спектр переходных местообитаний между типично-водными и типично-сухопутными экотопами. К ветландам относятся мелководья, болота и наземные переувлажненные местообитания.

**Водные объекты** — различные формы сосредоточения воды на поверхности суши (реки, озера, водохранилища, болота, лужи и т.д.).

**Болото** — достаточно однородный природный комплекс, занимающий определенный участок земной поверхности, характеризующийся обильным застойным или слабопроточным увлажнением горизонтов грунта в течение большей части года, наличием процесса торфообразования и специфической болотной растительности, приспособленной к условиям обильного увлажнения при недостатке кислорода в почве.

**Водоем** — скопление бессточных или с замедленным стоком вод в естественных или искусственных впадинах. При этом водная масса и вмещающая ее чаша представляют собой единый природный комплекс.

**Временный водоем** — небольшой естественный (лужа, затопленная весной низина) или искусственный водоем (пруд, запруда, копань) обсыхающий в жаркий период года или спускаемый на зиму.

**Естественный водоем** — бессточный или с замедленным стоком водный объект, возникший без вмешательства человека и животных (например, бобра) путем.

**Озеро** — водоем, располагающийся во впадине, образованной неравномерным распределением по земной поверхности продуктов разрушения горных пород в результате деятельности ледника, ветра, текучей воды и пр. В зависимости от местоположения различают озера водораздельные, долинные, пойменные, русловые. Многочисленные типы озер выделяются также по генезису их котловин, гидрологическому режиму и т.д.

**Старица (озеро-старица)** — водоем, возникший на месте бывшего участка русла реки, отчленившегося от водотока. Обычно имеет вытянутую извилистую, подково- или серпообразную форму.

**Искусственный водоем** — водоем, имеющий антропогенное или зоогенное происхождение (водохранилище, пруд, запруда, копань, карьер, бобровый пруд).

**Бобровый пруд** — водоем, возникающий при строительстве бобрами плотины на ручье или небольшой речке.

**Водохранилище** — искусственный водоем, в котором накапливаются запасы воды в периоды, когда приток превышает потребление, и из которого расходуеться вода, когда приток не покрывает потребления. Водохранилища различаются и классифицируются по гидрологическому режиму, морфометрическим и другим показателям.

**Запруда** — небольшой временный водоем, созданный на летний период путем запруживания ручья или речки. Запруды во многом сходны с бобровыми прудами.

**Карьер** — искусственный водоем, обычно неправильной формы, возникший на месте открытой добычи полезных ископаемых (торфа, песка, глины, камня).

**Копань** — малый искусственный водоем, обычно правильной формы, созданный путем выемки грунта с целью накопления и удержания талых, дождевых и грунтовых вод для бытовых, поливных, противопожарных и рекреационных целей.

**Копанный пруд** — небольшой пруд, созданный на ручье, с выкопанной для накопления вод котловиной.

**Пруд** — водохранилище небольшого размера, образуемое путем перегораживания плотиной русла небольшой реки, ручья, балки, лога.

**Постоянный водоем** — длительно существующий (не высыхающий) водоем с постоянным или переменным водным уровнем.

**Эфемерный водоем** — малый водоем, ежегодно или часто обсыхающий. К этому типу водоемов относятся заливаемые в паводок небольшие пойменные озера, мелководные старицы, копани и пруды, лужи, обводненные рытвины и ямы.

**Водоток** — обобщенное понятие для всех водных объектов, характеризующихся движением воды в направлении уклона в углублении земной поверхности, созданном их деятельностью или человеком. Водоток может быть постоянным (с течением воды в нем круглый год) или временным (пересыхающим), естественным (ключ, ручей, речка, река, протока) или искусственным (канал, канава и т.д.).

**Естественный водоток** — водоток, текущий в углублении земной поверхности, образовавшемся при воздействии текущей воды.

**Ключ (родник)** — сосредоточенный естественный выход подземной воды на дневную поверхность.

**Протока (проток)** — ответвление от основного русла реки, возникающее при обтекании островов.

**Река** — сравнительно большой водный поток, питающийся за счет поверхностного и подземного стока со своего водосбора и текущий в разработанном им русле. Для равнинных рек характерно наличие долины с хорошо выраженной поймой. В зависимости от размера различают реки большие (протекают в пределах нескольких природных зон и имеют площадь водосбора больше 50 тыс. км<sup>2</sup>), средние (протекают в пределах одной природной зоны, имеют протяженность более 100 км площадь водосбора от 2 до 50 тыс. км<sup>2</sup>) и малые реки (протяженность от 20 до 100 км, площадь водосбора от 1 до 2 тыс. км<sup>2</sup>).

**Речка** — небольшой водоток длиной до 20 км, текущий в долине со слабо выраженными элементами поймы.

**Ручей** — небольшой постоянный или временный водный поток, образованный стеканием ключевых, талых или дождевых вод, текущий в слабо разработанной долине без выраженной поймы.

**Искусственные водотоки** — водоток, текущий в искусственно созданном углублении земной поверхности.

**Канава** — искусственное русло, часто временное, предназначенное для отвода по нему вод.

**Канал** — искусственно созданная водная артерия, характеризующаяся руслом правильной, обычно трапецевидальной формы.

**Переувлажненные местообитания** — наземные местообитания с повышенной влажностью грунта.

### Элементы структуры водных объектов

**Берег** — узкая полоса суши в зоне сопряжения водной поверхности водоема или водотока с прилегающими склонами земной поверхности, находящимися под непрерывным и непосредственным воздействием воды.

**Залив** — участок водной поверхности водоема, впадающий в сушу.

**Заводь** — см. затон.

**Заноза** — см. затон.

**Затон** — часть реки, отделившаяся в процессе плановых деформаций русла от прочной его части и имеющая слепой конец, обращенный вверх по течению; применительно к средним и малым рекам подобные образования называют заводью; на небольших речках — занозами.

**Коса** — низкая и узкая намывная полоса суши, причлененная одним концом к берегу, а другим выступающая в сторону реки, озера, водохранилища.

**Осередок** — отделенное от берега скопление наносов в русле реки в виде невысоких, затопленных или частично обнаженных подвижных островов или отмелей, преимущественно продолговатой, вытянутой формы.

**Отмель** — участок дна водоема или потока, характеризующийся меньшими глубинами по сравнению с окружающими участками.

**Зона заплеска (заплесок, приплесок)** — узкая песчаная полоса по береговому склону, заливаемая даже при небольших подъемах уровня воды.

**Мелководье** — часть водоема или водотока с глубиной воды до 2 м, то есть с глубиной, на которую могут проникать воздушно-водные растения. По степени защищенности мелководья подразделяются на открытые (не защищенные от действия волн) и закрытые, т.е. защищенные от ветро-волнового воздействия. К последним относятся закрытые от ветра островами заостренные мелководья и вдающиеся в берег мелководные заливы.

**Перекаат** — характерная для равнинных рек форма донного рельефа, сформированная отложениями наносов в виде более или менее широкой гряды, пересекающей русло под некоторым углом к общему направлению течения.

**Плес** — более глубокий участок реки по сравнению с выше и ниже расположенными.

**Пляж** — 1) в условиях водоемов — отлогая намывная часть берега, расположенная между зоной опрокидывания волны и линией максимального заплеска, сложенная песком, гравием или галькой и не покрытая растительностью; 2) на реках — элемент излучины, образованный скоплением донных наносов на ее выпуклом берегу.

**Побочень** — в русле реки часть крупной перекошенной в плане ленточной гряды, обсыхающая в межень. Эта гряда формируется в половодье в условиях относительно спрямленного течения.

**Русло** — наиболее пониженная часть долины, выработанная потоком, по которой осуществляется перемещение основной части долинных наносов и сток воды в междуводочные периоды.

**Стремнина** — участок реки с очень быстрым, стремительным течением.

**Урез воды** — средняя многолетняя граница воды у берега водоема или водотока.

### Список литературы

- Богдановская-Гиенеф И. Д.* Водная растительность СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 12. С. 1728—1733.
- Быков Б. А.* Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1967. 168 с.
- Варминг Е.* Ойкологическая география растений. М., 1901. 542 с.
- Горышина Т. К.* Экология растений. М., 1979. 368 с.
- Доктуровский В. С.* Растительные ассоциации в освещении шведских фитосоциологов // Методика геоботанических исследований. Л.—М., 1925. С. 79—95.
- Катанская В. М.* Водная растительность дельты реки Аму-Дарьи и материалы по продуктивности ее зарослей: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963. 21 с.
- Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Келлер Б. А.* Растения и среда. Экологические типы и жизненные формы // Растительность СССР. М.—Л., 1938. Т. 1. С. 1—13.
- Кореякова И. Л.* Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 200 с.
- Кутова Т. Н.* Экологическая характеристика растений зоны временного затопления и влияние на нее изменений уровня воды // Тр. Дарвинского гос. запов. Вологда, 1957. Вып. 4. С. 403—466.
- Лапиров А. Г.* Основные термины и понятия гидробиологии // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 113—119.
- 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.
- Лукина Е. В., Никитина И. Г.* Экологическая классификация высших водных растений // Биол. основы повышения продуктивности и охрана луговых и водн. фитоценозов Горьков. Поволжья. Горький, 1975. Вып. 3. С. 44—49.
- Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н.* Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 186 с.
- Папченков В. Г.* О классификации макрофитов водоемов // Экология. 1985. № 6. С. 8—13.
- Папченков В. Г.* Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 214 с.
- Папченков В. Г., Соловьева В. В.* Анализ флоры прудов Среднего Поволжья // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 59—67.
- Поплавская Г. И.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1948. 295 с.
- Распопов И. М.* О некоторых понятиях гидробиологии // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 3. С. 20—26.
- Распопов И. М.* Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.
- Рычин Ю. В.* Флора гидрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.
- Свириденко Б. Ф.* Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 196 с.
- Чеботарев А. И.* Гидрологический словарь. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 308 с.
- Шаркинене И. В.* Анализ флоры и растительности макрофитов озер восточной и южной частей Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1964. 16 с.
- Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 374 с.
- Щербаков А. В.* Флора водоемов Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 25 с.
- Hejný S.* Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpflanzen in den slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet). Bratislava: Vyd. SAV, 1960. 489 s.
- Hejný S.* The dynamic characteristic of littoral vegetation with respect to changes of water level // Hidrobiologia. 1971. Т. 12. Р. 71—85.
- Segal S.* Principles on structure, zonation and succession of aquatic macrophytes // Hidrobiologia. 1971. Т. 12. Р. 89—95.
- Raunkiaer C.* The life form of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

## О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Н. П. Савиных

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

История изучения жизненных форм растений насчитывает несколько столетий. Впервые о них писал ученик Аристотеля Теофраст Эрезийский. Он охарактеризовал жизненные формы у 500 видов растений, впервые отметил влияние внешних условий на их габитус: «Деревья в горах низкорослые, сучковатые, при пересадке в долины становятся больше и красивее на вид». Классификация растений Теофраста была основана на типе их жизненных форм.

Цезальпино (XVI век) выделял 15 классов растений, из них — 2 класса деревьев, остальные — травы. Морисон (XVIII век) добавил еще один класс древесных растений и два травянистых. Турнефор в это же время описал уже 22 класса. Таким образом, классификации растений до К. Линнея были основаны на строении их жизненных форм.

Основоположником современного учения о жизненных формах считают немецкого ботаника-путешественника А. Гумбольдта. В 1806 г. в своей работе «Идея о физиономичности растений» он описал 19 основных форм растений, присвоив им название наиболее типичного для данной группы вида. Известны такие жизненные формы, как форма пальм, бананов, баобабовых, вересковых.

В истории изучения жизненных форм выделяют три эпохи: физиономическая, экологическая, сравнительно-морфологическая. В этих направлениях работали многочисленные отечественные и зарубежные ботаники. Наиболее значительный вклад в учение о жизненных формах внесли И. Г. и Т. И. Серебряковы с последователями. Они разработали эколого-физиономическое (зависимость жизненных форм от климата), сравнительно-морфологическое (зависимость жизненных форм от типа роста и других биологических признаков) и эволюционное направления в изучении биоморф. Во многом благодаря этим исследованиям в последней четверти прошлого века возникла и окончательно оформилась особая отрасль биологической науки — биоморфология. Термин «биоморфа» был введен Б. М. Козо-Полянским (1945) и долгое время употреблялся для обозначения биолого-морфологических особенностей таксонов, главным образом, В. Н. Голубевым (1956а, б, 1965). Позднее этот термин стали использовать как синоним понятия «жизненная форма».

Впервые термин «биоморфология» (Biomorphologia, от греч. *bios* — жизнь, *morphe* — тело, *logos* — учение; англ.: *biomorphology*) применил А. П. Хохряков (1975). Биоморфология — учение о жизненных формах (биоморфах) организмов, их строении, развитии в онтогенезе, распространении, экологии и эволюции. В системе биологических наук биоморфология находится на стыке экологии, морфологии, систематики, биологии развития, физиологии, биоценологии, биогеографии, эволюционного учения. Часто биоморфология рассматривается как синоним экологической морфологии, экобиоморфологии, эпиморфологии.

При изучении строения растений использовались разнообразные подходы к характеристике и классификации жизненных форм, было предложено большое число различных понятий, так или иначе связанных с изучением внешнего вида растений. Вот некоторые из них: биоморфа, экобиоморфа, габитус, эпиморфа, онтобиоморфа, основная, гаметическая, расселительная жизненная форма, биологический тип, форма роста, ценобиоморфа, фенобиоморфа, экоморфа.

Мы проанализировали их с использованием иллюстрированного словаря «Биоморфология растений» (Жмылев и др., 2002) и другой литературы. Остановимся на характеристике этих понятий и сравним их.



**Жизненная форма, биоморфа** (Biomorpha, от греч. bios — жизнь, morpha — форма, образ; англ.: biomorph, life form, growth form, biological form, dormancy form) — общий облик (габитус) растения, обусловленный своеобразием его системы надземных и подземных вегетативных органов, формирующихся в онтогенезе в результате роста и развития растения в определенных условиях среды (Серебряков, 1962). В последнее время все чаще в характеристику жизненной формы включают тип соцветия, особенно в понимании цветорасположения W. Troll (1964).

В зависимости от условий обитания жизненная форма может меняться, что справедливо было замечено еще Теофрастом. Изменяется жизненная форма и в онтогенезе растения, как у деревьев. У многих вегетативно-подвижных трав (*Veronica chamaedrys* L.) растение меняется в течение жизни от моноцентрического через неявиополицентрическое к явиополицентрическому (Савиных, 2000а). Поэтому жизненную форму определяют по внешнему виду растений зрелого генеративного возрастного состояния. Эту жизненную форму А. П. Хохряков (1981) предложил считать **основной**. Габитус растений отдельных возрастных состояний предложено называть **онтобиоморфой**.

В отличие от экологических групп жизненная форма отражает приспособленность растений ко всему комплексу факторов внешней среды. Иногда все же при описании растений дополнительно к морфологическим признакам используют и некоторые экологические характеристики. В этом случае используют уточняющие понятия, такие как **экоморфа** и **экобиоморфа**. Жизненные формы часто формируются у неблизкородственных растений, но обитающих в сходных условиях среды. Поэтому они представляют собой аналоги на уровне организмов и используются как таксономические категории разного ранга при классификациях биоморф.

**Форма роста** — внешний вид растения, выделяемый по структуре побегов: длине междоузлий или положению их в пространстве. Выделяются такие формы роста как «растение с побегами полурозеточными», «растение ползучее» или «растение стелющееся». Часто под формой роста понимают способ разрастания особи. У растений длиннокорневищных форма роста геофильная, у растений обильноветвящихся с небольшими годичными приростами — подушковидная.

Очевидно, что при рассмотрении термина жизненная форма в широком смысле понятия «жизненная форма» «форма роста» также являются синонимами (как в последнем случае), а в узком смысле — форма роста представляет собой, как в первом варианте, одну из характеристик жизненных форм. Иногда в связи с различиями в подходах и целях исследования в понятие жизненная форма вкладывается дополнительный смысл. Так для обозначения биоморф, сходных по ценотическим свойствам, Б. А. Юрцев ввел понятие ценобиоморфа (Петровский, Матвеева, 1968) и определил группы как лесные, степные и т.п. растения. Очевидно, что в этом случае выделяется совсем не жизненная форма в обычном понимании, а группа растений, обитающих в одном фитоценозе. Эти группы в последнее время определяют как эколого-ценотические (Сукцессионные процессы..., 1999).

Характеризуя ритм развития и габитус высокогорных растений и растений Крайнего Севера, А. П. Хохряков (1994) отметил у них интересную особенность: во время цветения особи имеют вид подушки, а ко времени плодоношения междоузлия цветоносных побегов вытягиваются. Эту особую стратегию роста с удлинением междоузлий в период плодоношения он назвал **фенобиоморфой**.

**Экобиоморфа** (Oecobiomorpha, от греч. oecos — дом и форма жизненная) — совокупность видов (иногда и внутривидовых таксонов), имеющих сходные форму роста, биологические ритмы, а также эколого-физиологические, в том числе приспособительные и средообразовательные особенности (Быков, 1962, 1968). При выделении экобиоморф учитывается жизненная форма и характер местообитания (напр.: травы корневищные мезофильные). Часто экобиоморфы рассматривают как « типовые адаптационные организменные системы, существующие в определенных условиях среды » (Лавренко, Свешникова, 1965) и выделяют по морфологическим, биологическим, анатомическим, экологическим, физиолого-биохимическим признакам. В самом широком смысле это понятие ис-

пользуют как синоним жизненных форм. Хотя совершенно очевидно, что экоморфа представляет собой характеристику с использованием значительно большего числа разнообразных, и не только структурных, признаков растения.

**Экоморфа** (Oecomorpha, от греч. oecos — дом, morpha — форма, образ) — группа видов, выделяемых по их сходному отношению к фитоценозу (ценобиоморфы), освещению (гелиоморфы), температуре (термоморфы), почвенному плодородию (трофоморфы), увлажнению (гигроморфы). Понятие «экоморфа» представляет собой синоним «экологической группы», так как отражает особенности растений по отношению к одному из факторов биотопа. Этот термин иногда используют для характеристики жизненной формы, обусловленной влиянием условий среды (бук на равнине — дерево, в высокогорьях — кустарник). Только в этом случае понятия экоморфа и жизненная форма являются синонимами.

Жизненная форма — понятие общебиологическое (Правдин, 1986). В связи с работами И. Х. Шаровой его все больше используют зоологи для характеристики приспособительных типов организмов с внешним сходством. Совершенно справедливо И. Х. Шарова и В. А. Свешников (1988) предлагают различать понятия жизненная форма и морфологический тип. По их представлению **морфотип** — внешнее строение организма без учета экологических критериев, совокупность признаков, характеризующих тот или иной таксон в систематике животных. Морфологические типы могут не совпадать с жизненными формами. Так, жизненная форма «уплощенные обитатели трещин в почве» включает жуков из разных семейств с разным обликом, отражающим принадлежность к определенной систематической группе. В этом случае к одной жизненной форме — уплощенные трещинные обитатели — относится несколько морфотипов: жужелицы, чернотелки, почвенные клопы. Все они темные плоские со слабым зрением. Но в них всегда можно узнать представителей разных отрядов.

В других случаях один морфотип включает несколько жизненных форм. Так морфотип особый неповторяющийся в других систематических группах «лягвообразные амфибии» образует широкий спектр жизненных форм: плавающие (лягушки), сухопутные (жабы), лазающие (квакши). У них имеются особые приспособления к плаванию, зарыванию в почву, лазанию по деревьям. Все это свидетельствует о том, что жизненные формы обладают определенными чертами габитуса, отражающими сходные приспособления видов к определенному образу жизни в конкретных экологических системах. Эти авторы определяют жизненную форму как сходную морфоэкологическую организацию группы организмов на любой фазе жизненного цикла с разной степенью родства, отражающую характерные черты их образа жизни в определенной экосистеме.

Очевидно, что жизненная форма отражает приспособления организма ко всему комплексу внешних условий биогеоценоза. В то время как экологическая группа — это совокупность организмов, обладающих сходными приспособлениями лишь к одному фактору среды. Более того, одну экологическую группу обычно представляют разные жизненные формы. Так экологическая группа «планктон» представлена такими жизненными формами (Шарова, Свешников, 1988): шаровидной (трохофора и икринка рыб), зонтиковидной (медуза, пелагическая голотурия из иглокожих), формами, парящими на перистых придатках (многощетинковый червь и веслоногий рачок). То же самое можно наблюдать и у растений: группа ксерофитов представлена деревьями (эвкалипты, сосны), кустарниками (кустарниковый дуб), многочисленными травами (ковыли). Необычайно важно при исследованиях растений с рассматриваемых позиций различать особенно два последних понятия: жизненная форма и экологическая группа.

Таким образом, понятие жизненная форма используется в современной литературе в узком и широком смысле. Мы в данной работе употребляем его в узком смысле (по И. Г. Серебрякову, 1962). Именно с этих позиций предпринята попытка составления алгоритма для характеристики жизненных форм водных и прибрежно-водных растений и их систематики.

В группу водные растения мы включаем типичных обитателей водоемов, а также виды, произрастающие на мелководьях, затопляемых в той или иной степени местах — «водное ядро» флоры (по А. В. Щербакову, 1994).

Характеристику и классификацию водных растений обычно проводят с учетом среды обитания, положения относительно уровня воды, степени засоленности, других особенностей биотопа, даже высоты. В этом случае рассматриваются не жизненные формы, даже в широком понимании этого термина, а просто экологические группы. Это в полной мере относится к классификации S. Hejný (1960).

В большей степени учтены биоморфологические признаки Б. Ф. Свириденко (1987, 1991, 2000). При характеристике растений он также использует экологические признаки. Очевидно, что жизненная форма рассматривается в данном случае в широком смысле, а точнее, как и указывается в последней работе (Свириденко, 2000), как экобиоморфа.

Классификация Б. Ф. Свириденко построена с позиций множественной классификации по принципу комплементарности, когда каждый следующий признак дополняет предшествующий. При этом отдельные признаки, важные и при характеристике биоморф, и для сравнения жизненных форм, оказались неучтенными.

Система экобиоморф в значительной степени облегчает описание растительных сообществ и отдельных представителей этой группы растений, но не решает проблемы возможного сравнения водных и наземных растений. Поэтому целесообразным считаем следующее:

- 1) при характеристике водных, как и наземных, растений рассматривать жизненную форму в узком смысле (по И. Г. Серебрякову, 1962);
- 2) ввести в характеристику и классификацию жизненных форм точное положение их не только относительно воды, но и относительно почвенного субстрата;
- 3) выделять типы биоморф по числу плодоношений, так как многие водные травы, являясь вегетативными однолетниками, по существу — поликарпики, так как с учетом развития гаметы цветут и плодоносят в течение жизни много раз и за счет вегетативного размножения переходят в разряд практически бессмертных растений.
- 4) Требуется уточнения также группа столонообразующих растений и разделение ее на две: столонорозеточные (модель — водокрас обыкновенный — *Hydrocharis morsus-ranae* L.) и столоноклубневые (модель — стрелолист стрелолистный — *Sagittaria sagittifolia* L.).

Проанализировав подходы к характеристике и классификации наземных растений, жизненных форм у видов рода *Veronica* L. (Савиных, 2000б) предлагаем для характеристики жизненных форм водных растений следующий алгоритм:

- Число плодоношений (монокарпики, поликарпики).
- Длительность жизни особей (однолетники, вегетативные одно-малолетники, двулетники, многолетники).
- Степень вегетативной подвижности (вегетативно подвижные, вегетативно неподвижные).
- Степень воздействия особи на среду обитания (моноцентрические, явнополицентрические, неявнополицентрические, ацентрические).
- Длительность жизни надземных осей (травы, древесные растения).
- Тип морфологической дезинтеграции (специализированная, неспециализированная).
- Время морфологической дезинтеграции (ранняя, поздняя, нормальная).
- Степень морфологической дезинтеграции (частичная, полная).
- Характеристика растения по типу подземных органов (стержнекорневые, кистекорневые, корневищные, в том числе — длиннокорневищные или коротkokорневищные, с корневищами гипогенными или эпигенными, столонообразующие, клубневые) и ряду других коммуникационных структур, в том числе — укореняющихся в грунте водных побегов, как у болотницы игольчатой — *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. (Алексеев, 2000).

- Группу растений по длительность жизни листьев (летнезеленые, летнезимнезеленые).
- Количество генераций листьев и их тип.
- Тип побега по длине междоузлий (длиннопобеговые, розеточные, полурозеточные).
- Тип побега по положению в пространстве (ортотропные, плагиотропные, восходящие).
- Тип побега по отношению к водной поверхности (плавающие, всплывающие, погружающиеся, погруженные или водные).
- Тип соцветия с позиций синфлоресценции.
- Модель побегообразования (моноподиальная розеточная, моноподиальная длиннопобеговая, симподиальная полурозеточная, симподиальная длиннопобеговая симподиальная розеточная). Для некоторых видов целесообразно указывать и варианты побегообразования (*Veronica anagallis-aquatica* L.).
- Жизненные формы по С. Raunkiaer (1934), в связи с положением почек возобновления (геофиты, гидрофиты). Термины «геофит» и «гидрофит» мы используем лишь в смысле С. Raunkiaer.

При характеристике видов со сложными системами побегов можно дополнительно использовать такие признаки, как способы ветвления (акротонное, базитонное, мезотонное, рассеянное) и способы нарастания (моноподиальное, симподиальное). При таком подходе будут учтены все морфологические особенности растений и исключена необходимость уточнения их экологической группы, особенно по отношению к воде. Уже в самой характеристике растений будет указано расположение их ассимилирующей поверхности. Именно этот признак используется для выделения таких экологических групп, как гелофиты, нейстофиты, гидрофиты.

Жизненные формы у водных растений целесообразно характеризовать не просто по строению особей зрелого генеративного возрастного состояния, но и в фазе цветения, т.к. растения с надводными частями находятся в разных средах относительно поверхности воды в течение вегетационного периода. Так, весной особи стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia*) полностью находятся в воде. Позднее, с появлением плавающих листьев, они располагаются уже в двух средах: водной и воздушной. Позднее листовые пластинки совсем теряют связь с водой.

В соответствии с выше сказанным жизненную форму *Sagittaria sagittifolia* мы характеризуем как поликарпик; вегетативный однолетник явнополицентрический с полной ранней специализированной морфологической дезинтеграцией, столонно-клубневой, с полурозеточными моноциклическими монокарпическими ортотропными побегами, тремя генерациями листьев: подводными, плавающими и надводными, симподиально-полурозеточный; геофит. Такой подход к характеристике биоморф позволит оценить их место в системе жизненных форм, а также сравнить габитус близкородственных таксонов, водных и наземных растений.

При классификации жизненных форм нецелесообразно учитывать все признаки, используемые при их характеристике. В противном случае классификация будет очень громоздкой и дробной. Мы учли следующие из предложенных признаков для характеристики биоморф:

- число плодоношений растения;
- длительность жизни особей;
- степень вегетативной подвижности и воздействия на среду обитания;
- длительность жизни надземных осей;
- способ разрастания особей;
- тип подземных органов у многолетников и вегетативных однолетников;
- тип побега по длине междоузлий и положению в пространстве;
- положение почек возобновления — жизненную форму по С. Raunkiaer.

Поддерживая мнение А. В. Щербакова (1994) о нежелательном использовании названий таксонов, применяемых в систематике, для определения таксонов при характеристике жизненных форм, мы не нашли ничего наиболее приемлемого для обозначения ка-

тегорий, как именно эти: отдел, тип, класс, группа. Это целесообразно еще и в связи с тем, что в классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962) используются эти же названия таксонов. Он выделял в отделе водные травы два типа: плавающие и подводные травы и земноводные травы.

В нашей системе все водные растения объединены в один отдел — водные растения. Типы выделены на основании числа плодоношений растений. Их два — поликарпики и монокарпики. При выделении подтипов учитывалась длительность жизни особей. В результате отчетливо обозначились 4 подтипа: многолетники, вегетативные однолетники, двулетники и однолетники. До недавнего времени группа вегетативные однолетники была достаточно спорной. В настоящее время она признана и включает растения с ранней полной морфологической дезинтеграцией, у которых отсутствуют многолетние части, короткая жизнь раметы (не более одного года), большую часть жизненного цикла (генеты) они находятся в фазе клона.

При выделении классов использована способность растений к вегетативной подвижности и степень воздействия особи на среду обитания. Выделено 7 классов. Подклассы отличаются длительностью жизни надземных осей. Их в системе жизненных форм 3.

При вычленении групп учитывали тип морфологической дезинтеграции, подгрупп — тип подземных органов, число центров воздействия особи на среду, секций — положение побегов в пространстве, в средах водной и воздушной, тип побегов по длине междоузлий, положение почек возобновления.

В некоторых случаях ранг таксономической единицы повышается в связи с используемым признаком. Так, очевидно, что вегетативные однолетники — вегетативно подвижные травы. Поэтому основной признак при выделении класса в этой группе — тип морфологической дезинтеграции, группы — число центров воздействия особи на среду, подгруппы — тип побегов.

С выше указанных позиций система жизненных форм водных растений выглядит следующим образом. В скобках указаны модельные виды. Они определены на основе собственных исследований и наблюдений в природе, а также работ Ю. В. Рычина (1948), Л. И. Лисицыной с соавт. (1993) и ряда других работ. В ряде случаев примеров нет. Это объясняется тем, что существование указанной группы логически возможно, но на данном этапе исследования нет примеров, так как с морфологических позиций изучены не все виды водных растений, а по литературным данным не всегда возможно получить необходимую информацию. Это задача будущих исследований. В ряде случаев выделен только один подкласс, как в 1 классе вегетативно неподвижных многолетников подкласс вегетативно неподвижные многолетние травы. Считаю логически возможным и в действительности существующим подкласс вегетативно неподвижных многолетних кустарников. Но поскольку данных на момент написания статьи нет, то и подкласс этот не указывается.

## **Отдел. Водные растения**

### **Тип 1. Поликарпики**

#### **Подтип 1. Многолетники**

##### **1 Класс. Вегетативно неподвижные многолетники**

###### **1 Подкласс. Вегетативно неподвижные многолетние травы:**

###### **Группа А. Моноцентрические многолетние травы**

###### **Подгруппа а. Плотнокустовые многолетние травянистые гидрофиты**

**Секция 1. Плотнокустовые многолетние травянистые гидрофиты с ортотропными полурозеточными водно-воздушными побегами (отдельные виды *Carex* L.)**

###### **Подгруппа б. Кистекорневые многолетние травянистые гидрофиты**

**Секция 1. Кистекорневые многолетние травянистые гидрофиты с ортотропными полурозеточными водно-воздушными побегами (*Sium latifolium* L., *Cicuta virosa* L.)**

Секция 2. Кистекорневые многолетние травянистые гидрофиты с розеточными побегами (*Lobelia dortmanna* L.)

Подгруппа в. Короткокорневищные многолетние травянистые гидрофиты

Секция 1. Короткокорневищные многолетние травянистые гидрофиты с ортотропными полурозеточными водно-воздушными побегами (*Butomus umbellatus* L.)

Группа Б. Скрытоявнополицентрические многолетние травы

Подгруппа а. Кистекорневые многолетние травянистые гемикриптофиты

Секция 1. Кистекорневые многолетние травянистые гемикриптофиты с полурозеточными побегами (*Caltha palustris* L.)

## 2 Класс. Вегетативно подвижные многолетники

1 Подкласс. Вегетативно подвижные полукустарнички

Группа А. Вегетативно подвижные полукустарнички с неспециализированной морфологической дезинтеграцией

Подгруппа а. Ацентрические вегетативно подвижные полукустарнички с неспециализированной морфологической дезинтеграцией

Секция 1. Ацентрические вегетативно подвижные хамефиты с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, эпигеогенными корневищами и удлиненными воздушными побегами (*Comarum palustre* L.)

2 Подкласс. Вегетативно подвижные многолетние травы

Группа А. Вегетативно подвижные многолетние травы с неспециализированной морфологической дезинтеграцией

Подгруппа а. Ацентрические вегетативно подвижные многолетние травы с неспециализированной морфологической дезинтеграцией

Секция 1. Ацентрические вегетативно подвижные многолетние гемикриптофиты с неспециализированной морфологической дезинтеграцией эпигеогенными корневищами и ползучими розеточными побегами (*Menyanthes trifoliata* L.)

Секция 2. Ацентрические вегетативно подвижные многолетние гидрофиты с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, эпигеогенными корневищами и ползучими розеточными побегами (*Nymphaea* L., *Nuphar* Smith)

Секция 3. Ацентрические вегетативно подвижные многолетние гидрофиты с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, погружающимися всплывающими удлиненными побегами (*Veronica beccabunga* L. — гидрофит)

Секция 4. Ацентрические вегетативно подвижные многолетние геофиты с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, водными удлиненными побегами (возможно, некоторые виды рдестов, как *Potamogeton rutilus* Wolfg., *P. pusillus* L. и другие мелкие виды с погруженными в воду побегами)

Подгруппа в. Полицентрические вегетативно подвижные многолетние травы с неспециализированной морфологической дезинтеграцией

Секция 1. Полицентрические вегетативно подвижные многолетние гемикриптофиты с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, кистекорневые, длиннопобеговые (*Veronica beccabunga* — гидрофит)

Секция 2. Полицентрические вегетативно подвижные многолетние гидрофиты с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, погружающиеся, длиннопобеговые (*Veronica anagallis-aquatica* — гидрофит)

Группа Б. Вегетативно подвижные многолетние травы со специализированной морфологической дезинтеграцией

Подгруппа б. Полицентрические вегетативно подвижные многолетние геофиты с гипогеогенными корневищами

Секция 1. Полицентрические вегетативно подвижные многолетние геофиты с гипогеогенными корневищами, надземными ортотропными удлиненными побегами (*Lytrum salicaria* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.)

Секция 2. Полицентрические вегетативно подвижные многолетние геофиты с гипогеевыми корневищами, надземными ортотропными полурозеточными побегами (отдельные виды *Carex* L.)

Секция 3. Полицентрические вегетативно подвижные многолетние геофиты с гипогеевыми корневищами, водными восходящими удлинёнными побегами (*Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L. и другие подобные виды)

Секция 4. Полицентрические вегетативно подвижные многолетние геофиты с гипогеевыми корневищами, плавающими удлинёнными побегами (*Polygonum amphibium* L. var. *natans* Moench, возможно, *Potamogeton natans* L.)

#### Подтип 2. Вегетативные однолетники

##### 1 Класс. Вегетативные однолетники с неспециализированной морфологической дезинтеграцией

Группа А. Длиннопобеговые укореняющиеся вегетативные однолетники с неспециализированной морфологической дезинтеграцией (*Veronica beccabunga* — гидрофит, *Ranunculus flammula* L.)

Группа Б. Розеточные вегетативные однолетники с неспециализированной морфологической дезинтеграцией — *Isoetes* L.

##### 2 Класс. Вегетативные однолетники со специализированной морфологической дезинтеграцией

Группа А. Столонообразующие вегетативные однолетники со специализированной морфологической дезинтеграцией

Подгруппа а. Столонноверхнерозеточные вегетативные однолетники

Секция 1. Столонноверхнерозеточные вегетативные однолетники плавающие, погружающиеся (*Stratiotes aloides* L.)

Секция 2. Столонноверхнерозеточные вегетативные однолетники плавающие, турионовые (*Hydrocharis morsus-ranae*)

Секция 3. Столонноверхнерозеточные вегетативные наземно-ползучие однолетники (*Limosella aquatica* L.)

Подгруппа б. Столонноклубневые вегетативные однолетники

Секция 1. Столонноклубневые вегетативные однолетники с полурозеточными водно-воздушными побегами (*Sagittaria sagittifolia*)

Секция 2. Столонноклубневые вегетативные однолетники с удлинёнными водными побегами (возможно, *Potamogeton pectinatus* L.)

Подгруппа в. Столонообразующие длинопобеговые вегетативные однолетники (*Veronica scutellata* L.)

Группа Б. Листецовые вегетативные однолетники со специализированной морфологической дезинтеграцией

Подгруппа а. Листецовые вегетативные однолетники плавающие (*Lemna minor* L.)

Подгруппа б. Листецовые вегетативные однолетники погружённые (*Lemna trisulca* L.)

#### Тип 2. Монокарпики

#### Подтип 3. Двулетники

##### 1 Класс. Вегетативно неподвижные двулетники

Группа А. Моноцентрические вегетативно неподвижные двулетники

Подгруппа а. Кистекорневые моноцентрические вегетативно неподвижные двулетники с полурозеточными побегами (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.)

#### Подтип 4. Однолетники

##### 1 Класс. Вегетативно подвижные однолетники

Группа А. Ацентрические вегетативно подвижные однолетники

Подгруппа а. Ацентрические вегетативно подвижные однолетники с удлинёнными побегами (?)

Подгруппа б. Ацентрические вегетативно подвижные однолетники с верхнерозеточными побегами (*Callitriche* L.)

##### 2 Класс. Вегетативно неподвижные однолетники

Группа А. Кистекорневые вегетативно неподвижные однолетники

Подгруппа а. Кистекорневые вегетативно неподвижные однолетники с полурозеточными побегами (*Ranunculus sceleratus* L.)

Подгруппа б. Кистекорневые вегетативно неподвижные однолетники розеточные (*Androsae filiformis* Retz.)

Группа Б. Стержнекорневые вегетативно неподвижные однолетники длиннопобеговые (вероники из группы *Veronica anagallis-aquatica*, в частности *V. heureca* (M. A. Fisch.) Tzvel.).

Предложенная система жизненных форм водных растений представляет один из вариантов систем биоморф по эколого-морфологическим признакам. Нельзя утверждать, что в ней учтены все возможные варианты строения этой необычайно интересной группы растений. Очевидно, что эта система практически исключает характеристику экологических групп. Считаю это совсем не обязательным, поскольку в борьбе, главным образом, за свет, кислород и углекислый газ растения достигают поверхности водоемов разными способами. У моноподиально-розеточных растений с эпигеогенными корневищами (кувшинки, кубышки и даже у столонно-верхнерозеточного водокраса) удлиняются черешки листьев, а стебель остается на поверхности почвы или в воде. У растений с гипогеогенными корневищами и удлиненными побегами верхушки последних достигают поверхности водоемов за счет растяжения междоузлий или просто продвигаются в верхние горизонты водоемов. При этом формируются системы побегов, порой образованные не просто вегетативными, а монокарпическими побегами со сложными соцветиями, как у *Potamogeton lucens*.

У растений с полурозеточными побегами (стрелолист, сусак) также удлиняются черешки или формируются длинные линейные листья, а соцветие выносится за счет удлиненной части полурозеточного побега, олиственной или безлистной. Основные адаптации к жизни в условиях избыточного увлажнения сводятся также к изменению анатомической структуры тела растений и не только листьев, но и всех остальных органов.

Условия избыточной влажности и движение воды способствует раннему отмиранию отдельных участков побегов, неспециализированной морфологической дезинтеграции, которая обеспечивает вегетативное размножение с одной стороны, а с другой — вынос дочерних особей в верхние части водоемов.

#### Список литературы

Алексеев Ю. Е. Болотница игольчатая // Биол. флора Московской обл. / Под ред. В. Н. Павлова. М.: Изд-во «Гриф и К», 2000. Вып. 14. С. 28—9.

Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата: Изд-во Каз. ССР, 1962. Т. 2. 436 с.

Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1968. 216 с.

Голубев В. Н. О биологическом значении геофиллии у травянистых растений // Бот. журн. 1956а. Т. 41. № 2. С. 236—242.

Голубев В. Н. К онтогенезу корневищ кистекорневых растений // Бот. журн. 1956б. Т. 41. № 2. С. 248—253.



- Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 286 с.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпущина В. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 240 с.
- Козо-Полянский Б. М. Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1945. Т. 13. № 1. С. 46—50.
- Лавренко Е. М., Свешникова В. М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журн. общ. биол. 1965. Т. 23. № 3. С. 12—37.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов волжского бассейна. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 220 с.
- Петровский В. В., Матвеева Н. В. Обсуждение вопроса о зональных типах растительного покрова на научном семинаре лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института Академии наук СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 5. С. 721—731.
- Правдин Ф. Н. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 3—8.
- Рычин Ю. В. Флора гигрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.
- Савиных Н. П. Вероники секции *Veronica* // Биол. флора Московской обл. / Под ред. В. Н. Павлова. М.: Изд-во «Гриф и К», 2000а. Вып. 14. С. 160—179.
- Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000б. 32 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Свириденко Б. Ф. Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей (видовой состав, экология, продуктивность): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1987. 16 с.
- Свириденко Б. Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 687—698.
- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 196 с.
- Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О. В. Смирновой, Е. С. Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. 549 с.
- Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с.
- Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 165 с.
- Хохряков А. П. Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. 1994. № 6. С. 36—41.
- Шарова И. Х., Свешников В. А. Проблемы экологической морфологии // Новое в жизни, науке и технике. Сер. биология. М.: Знание, 1988. № 1. 64 с.
- Щербаков А. В. Классификации жизненных форм и анализ информации по региональным флорам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 2. С. 70—75.
- Hejný S. Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpflanzen in den slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet). Bratislava: Vyd. SAV, 1960. 489 s.
- Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 s.

## 2. Гербаризация водных растений и анализ флор

---

УДК 579.58.002

### ГЕРБАРИЗАЦИЯ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ, ОФОРМЛЕНИЕ КОЛЛЕКЦИЙ

Л. И. Лисицына

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

Методы и техника гербаризации растений описаны в ряде публикаций, а также специальных руководствах, как отечественных, так и зарубежных (Рычин, 1948; Сюзев, 1949; Катанская, 1956, 1981; Скворцов, 1967, 1977; Гербарное дело..., 1995). Тем, кто собирается заниматься флористическими исследованиями серьезно, необходимо познакомиться хотя бы с основными из них.

Термин «гербарий» для обозначения коллекций сухих растений впервые использовал Турнефор. Этот же термин был принят и Линнеем. Роль гербариев многогранна. Основное их назначение — это хранение справочного материала, который дает возможность определять растения путем сравнения их с уже определенными видами, выявлять географическое распределение видов растений, устанавливать уровень флористического разнообразия того или иного региона, проводить систематические и таксономические исследования растений.

Гербарии по целям, стоящим перед научными учреждениям и объему хранящихся в них коллекций, подразделяются на общие или международные — очень крупные коллекции, насчитывающие не один миллион образцов, содержащие исчерпывающий круг таксонов в масштабах всей Земли; национальные (региональные) гербарии, охватывающие одну страну или крупный регион; локальные, концентрирующие гербарные сборы из штата, области, района, заповедника, парка; учебные гербарии вузов. Специализированные гербарии, например, гербарий культурных растений, гербарий древесных растений, сорных и т.д. К числу специализированных относится и Гербарий Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (IBIW), который создавался, как гербарий водных растений. В настоящее время он насчитывает 42000 образцов (род *Carex* — 2399 образцов, род *Potamogeton* — 3412, род *Batrachium* — 770, род *Callitriche* — 322 образца и т.д.). В связи с расширением тематики исследований, в настоящее время в гербарии немало и сухопутных растений, но коллекция макрофитов вод все же превалирует. Гербарии, в каком бы количестве и какого бы назначения они не были, всегда содержат важную, а иногда и уникальную научную информацию. В связи с чем, очень важно обеспечить их сохранность. Необходимо, чтобы они были правильно оформлены и, по возможности, включены в общую гербарную систему страны.

#### Сбор гербария, оснащение

Сбор и правильная сушка растений при гидробиотанических исследованиях — весьма важный участок работы. К сожалению, этому разделу уделяется все меньше внимания, поэтому часто собранные образцы оставляют желать лучшего. Для сбора растений на водоеме, как и в поле, необходимо иметь различного типа копалки и нож. Для сбора водных растений нужны водяные грабельки. Ими удобно извлекать растения из глубины с корнями, а не собирать обрывки верхушек, которые часто встречаются в гербарных сборах. Водяные грабельки не сложно изготовить в условиях лаборатории, для чего достаточно приобрести обыкновенную огородную цапку и насадить ее на длинную

(2—2,5 м) ручку. Если нанести на последнюю разметку, то получатся одновременно и водяные грабельки, и мерная линейка для измерения глубины произрастания того или иного вида. Грабельки (устное сообщение А. В. Щербакова) можно изготовить и из металлических трубок разного диаметра, вставляющихся одна в другую. Они будут удобны при перевозке, особенно при поездках в общественном транспорте, которым нередко приходится пользоваться исследователям. На озерах с высокой прозрачностью воды растения могут распространяться на глубину до 7—9—11 м. В этом случае придется пользоваться дорогой или дночерпателем. Описание этих приборов дано В. М. Катанской (1981).

Водные растения, извлеченные из воды, быстро теряют влагу, поэтому рекомендуется иметь при себе полиэтиленовые мешки или пленку. В них растения можно доставлять на базу или в лабораторию и закладывать для сушки в условиях стационара. В полевых условиях растения обычно закладывают в гербарную папку. Это также необходимый атрибут коллектора. Гербарную папку, при отсутствии таковой, можно изготовить самостоятельно. Нужен твердый картон или тонкая фанера и тесьма. Точное описание дано в руководстве А. К. Скворцова (1977, стр. 55). В папку нужно положить лист картона, который вкладывают между занятыми растениями листьями и свободными.

Для работы в поле необходимо также иметь с собой достаточный запас фильтровальной или газетной бумаги. Газетная (непроклеенная) бумага хорошо впитывает влагу и вполне подходит для целей гербаризации. В комплект снаряжения входят карандаш, шариковая ручка, блокнот, дневник. В тех случаях, когда определение растений предполагается в полевых условиях, в снаряжение должны войти определитель, лупа, скальпель (или бритва) и пинцет. Общее снаряжение, как у всех исследователей-полеводов.

Список предметов снаряжения лучше иметь постоянно в записной книжке или дневнике, чтобы, собираясь в очередную экспедицию или на экскурсию, можно было быстро проверить, все ли взято с собой.

### Техника сбора растений

Сбор растений обычно проводят с целью изучения флоры (будь то регион, водоем, болото, заповедник или парк). Сбор растений в заповедниках или питомниках, сбор редких растений, необходимо проводить только при наличии соответствующего разрешения. Забота о качестве будущего гербарного образца начинается с момента сбора, так как невнимательный и неправильный сбор обесценивает дальнейший труд. В гербарий не нужно брать первые попавшиеся растения. Выбор должен быть сознательным. Коллектор-флорист должен прежде всего постараться в каждой точке сбора выявить все присутствующие виды и наметить те, которые следует собрать. Способ «рендомизации» т.е. случайный, выбранный наугад, здесь неприменим, вернее применим лишь при специальных статистических исследованиях. Нужно стремиться собирать растения как можно более полно, чтобы присутствовали все органы: корни, стебли, листья, цветки, плоды, семена. Это не всегда осуществимо на практике, поэтому по возможности необходимо сделать повторные сборы. В два приема рекомендуется собирать ивы, так как многие из них цветут до распускания листьев; кроме того, необходимо собирать их со зрелыми листьями. Также в два приема собирают хвощи: ранней весной, когда они спороносят, и летом — в вегетативном состоянии. Осоки собирают с подземной частью и зрелыми мешочками, злаки — после развития соцветий, нецветущие злаки лучше не собирать. При этом также важно, чтобы у собранного растения были все органы — корни, стебель, листья, соцветия. Растения из сем. *Brassicaceae*, *Apiaceae* должны обязательно собираться со зрелыми плодами, виды сем. *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae* — со зрелыми семенами, виды рода *Rumex* — с прикорневыми листьями, рода *Polygonum* — неразрушенными растрескавшимися на стеблях. Не следует собирать (если только не проводятся специальные исследования) обломанные, обгрызанные, больные, угнетенные экземпляры. Их сложно, а иногда и невозможно, правильно определить.

Собранные растения раскладывают на бумаге, причем нужно постараться расположить их так, чтобы растение осталось в таком виде до монтировки. Лист должен быть

заполнен растениями или их частями по возможности полно и равномерно (рис. 1). Если растения мелкие, то их необходимо помещать по несколько штук на лист, крупное же растение (виды сем. *Apiaceae*, например), наоборот, приходится раскладывать на нескольких листах.



Рис. 3. Закладка кольцом водных растений

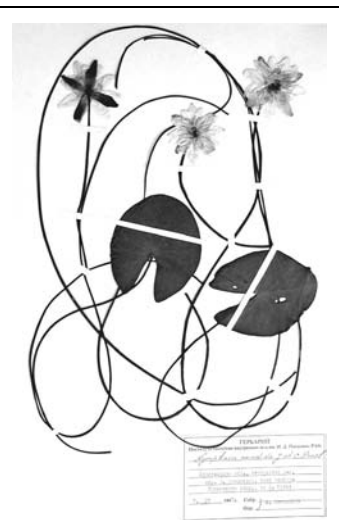


Рис. 4. Пример правильной закладки цветков кувшинки

ножа или копалки, тогда стебель не будет ломаться при укладке. Дугой или кольцом укладывают растения со слабым стеблем (рдесты, уруть, водные лютики, пузырчатки и некоторые другие) (рис. 3). Растения следует располагать так, чтобы часть листьев и цветков оказалась нижней стороной кверху. Это важно при определении т.к. с нижней стороны более заметны жилки, стороны листьев могут отличаться опушением и другими признаками. Виды кувшинок различаются основаниями чашечек. Поэтому нужно брать, как



Рис. 1. Правильное расположение на гербарном листе мелких растений



Рис. 2. Пример неправильной закладки растения для сушки

минимум, два цветка и закладывать один лепестками кверху, другой — чашечкой (рис. 4). Очень часто в гербарий закладываются целые кочки, особенно при сборе осок и злаков. Такие экземпляры не для гербария. Кочка, забитая почвой, полезной информации содержит не больше, чем правильно собранный гербарный образец. Кочки нужно разобрать, отряхнуть землю, отмыть, разделить, так, чтобы она не была слишком объемной, но при этом не потеряла необходимых признаков и тогда уже закладывать.

В последнем случае для гербария берут лишь часть корня и стебля с нижним листом, часть стебля со стеблевым листом или его частью и зонтик или его часть. Толстый стебель разрезают вдоль. Также закладывают виды сем. *Typhaceae*, отдельные виды сем. *Poaceae*, *Polygonaceae*. Высокие, но не очень мощные растения укладывают полностью, перегибая стебель под острым углом от одного края листа к другому, а не дугой или гармошкой, как это сделано с образцом, приведенном на рис. 2.

Хрупкие, ломкие стебли следует размоzzить черенком. Дугой или кольцом укладывают растения со слабым стеблем (рдесты, уруть, водные лютики, пузырчатки и некоторые другие) (рис. 3). Растения следует располагать так, чтобы часть листьев и цветков оказалась нижней стороной кверху. Это важно при определении т.к. с нижней стороны более заметны жилки, стороны листьев могут отличаться опушением и другими признаками. Виды кувшинок различаются основаниями чашечек. Поэтому нужно брать, как минимум, два цветка и закладывать один лепестками кверху, другой — чашечкой (рис. 4).

Очень часто в гербарий закладываются целые кочки, особенно при сборе осок и злаков. Такие экземпляры не для гербария. Кочка, забитая почвой, полезной информации содержит не больше, чем правильно собранный гербарный образец. Кочки нужно разобрать, отряхнуть землю, отмыть, разделить, так, чтобы она не была слишком объемной, но при этом не потеряла необходимых признаков и тогда уже закладывать.

Тонкие, нежные водные растения со слипающимися вне воды листьями, такие как узко-

кладывают в тазу с водой или в фотоковете. Такой способ позволяет получать безукоризненные образцы растений, которые на воздухе хорошо заложить не удастся (рис. 5).

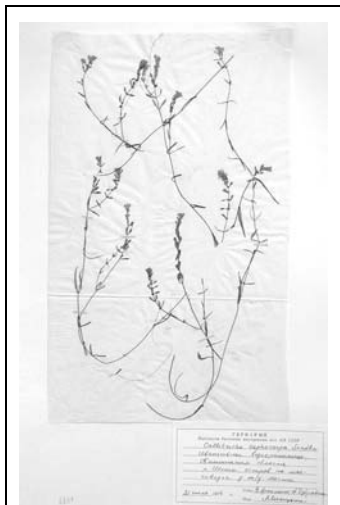


Рис. 5. Закладка растения в воде на листе пергаментной бумаги

При работе на водоеме, следует обратить внимание на земноводные макрофиты, которые при падении уровня образуют наземную форму. Желательно собрать и водные, и наземные экземпляры такого вида.

Не лишним при гербаризации растений будет иметь при себе мелко нарезанные листочки бумаги, лучше всего фильтровальной. При закладке цветков кувшинки, ирисов, некоторых видов сложноцветных и т.д., листочки бумаги нужно 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 они не только хорошо впитывают влагу, но и сохраняют окраску венчика. (устное сообщение Н. М. Дружининой). Некоторые цветки, имеющие неправильный спайнолепестный венчик (виды сем. *Lamiaceae*, *Fabaceae*, *Scrophulariaceae*), рекомендуется расчленивать, высушить, вложить в пакетики и приклеить их на гербарный лист. У некоторых видов, таких как *Utricularia*, *Mimulus* и др., цветки очень нежные, разваренные они рвутся и что-либо рассмотреть не удастся. Такие цветки лучше консервировать в 70% спирте или 0,8—2,0% формалине.

Гербарий без этикеток — это всего лишь куча сена, и до тех пор, пока гербарный лист не получит полной этикетки, он бесполезен, даже если на нем очень редкое растение. Этикетки оформляются, как правило, в два приема: в полевых условиях, непосредственно при закладке растений пишется временные (черновые) этикетки, после обработки полевого материала — окончательные чистовые.

При составлении этикеток сначала указывают регион или административную область, в которой сделан сбор, географическую широту и долготу. Затем приводят более мелкие ориентиры, которые позволяют локализовать место сбора: река, озеро, пруд, водохранилище и его участок, ближайший населенный пункт. Указывается субстрат, глубина (если это водные растения), тип растительности, дата сбора, имя и фамилия коллектора. Если растение заложено на 2—3 листах, этикетку заполняют на каждый лист.

Для чистовых этикеток нужно по возможности брать хорошие сорта бумаги. Размеры их в разных учреждениях разные, но предпочтительны этикетки 10×7 или 14×9 см. На них желательно напечатать название гербария и его международный индекс, если таковой присвоен. Приклеивают этикетки в правом нижнем углу, но если это невозможно — в любом другом свободном месте. Приклеивается этикетка полностью. Но если на обратной стороне ее есть какая-либо информация, карта, то тогда ее приклеивают одной стороной.

## Сушка растений

Сушка растений процесс достаточно трудный, особенно в полевых условиях. В руководствах как отечественных, так и зарубежных, приводятся самые разнообразные материалы, используемые для сушки. Прежде всего, это достаточный запас газетной или фильтровальной бумаги. В качестве прокладок применяют войлок, гофрированный картон, ватные матрасики, сукно и т.д. Так, в ИБВВ РАН используется сукно, нарезанное полосами 2—3 м длиной. Чаще же всего коллекторы располагают лишь одной бумагой, в этом случае высушить тоже можно, но процесс более длительный и хлопотный. Гербарными сетками располагает, очевидно, каждое учреждение. Варианты их различны и описаны А. К. Скворцовым (1977, стр. 79). Чтобы растения при сушке не деформировались,

они должны быть правильно запрессованы. Плохо спрессованные растения сморщиваются, коробятся, имеют неприглядный вид, но самое главное, такие образцы плохо сохраняются в гербарии, быстро рассыпаются и крошатся. При укладке в пресс, нужно правильно расположить растения, чтобы не было «кочек», о которых сказано выше, толстые стебли и корневища необходимо разрезать вдоль. Если при закладке растений листья налегают друга на друга, их следует переложить листом бумаги. Стебли растений видов сем. *Orchidaceae*, *Alliaceae* можно передавить ногтем под соцветием в одном—двух местах; этим предотвращается поступление воды в соцветие и облегчается его высушивание. Женские соцветия рогозов лучше всего плотно завернуть в целлофан или окунуть в раствор коллодия.

Распределив растения в суконках или стопках бумаги так, чтобы толстые части не попадали на такие же, образцы помещают в сетку и крепко стягивают. Гербарные прессы выставляют на воздух. Раз в сутки в них меняют прокладочную бумагу или сукно на сухие прокладки. И так до полного высыхания образцов.

### Определение растений

Следующий этап работы с гербарием — определение растений. Для этого, прежде всего, используют литературные источники (определители) и «Флоры», при необходимости — статьи с новыми таксономическими обработками и определительными ключами. Наличие хороших и разнообразных ключей — одно из важнейших условий успешной работы с гербарием. После работы с определителями желательным является сравнение своих материалов с уже имеющимися гербарными образцами, определения которых внушают доверие. В сложных случаях принято обращаться за консультацией к специалистам по тем или иным группам растений. При отсутствии достаточного опыта, начинать работу лучше с использования региональных флор и определителей, и только потом, для проверки своих определений, следует обращаться к крупным обобщающим сводкам. Для определения лучше всего пользоваться стереомикроскопом (бинокуляром). Обычно это отечественные бинокуляры МБС-1, МБС-2. В настоящее время имеются и более современные как отечественные, так и зарубежные оптические приборы, наличие и разнообразие которых зависит от финансового положения научного или учебного учреждения. С помощью карманной лупы точное определение сделать невозможно. Она пригодна лишь в полевых условиях для предварительных определений. Кроме того, нужны препараты иглы, лезвия, тонкие пинцеты, линейка.

При определении сухих образцов лучше их размачивать. Узколистные рдесты, болотники, наяды и другие тонкие нежные растения можно просто положить в каплю воды на стекло, они быстро набирают воду и все структуры становятся хорошо видны. В том случае, когда исследуется внутреннее строение цветков или плодов, их приходится разваривать. Для этого можно использовать спиртовку или электроплитку. Степень размягчения регулируют, добавляя глицерин или спирт. Глицерин делает структуру мягче, спирт уплотняет. Отделять те или иные части растений для определения нужно очень осторожно. После исследования фрагменты растений не выбрасывают, а вкладывают в пакетик или наклеивают на бумагу, чтобы при повторном определении не делать эту работу заново.

### Монтировка

Гербарий, предназначенный для широкого использования, 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 несмонтированный гербарий неудобен в работе, существует опасность потерять или перепутать образцы и этикетки.

Приступая к монтировке, необходимо иметь под руками пакетики разной величины. В них помещают цветки, части цветков, семена и плоды. Мелкие растения также нередко кладут в пакетики, которые приклеивают к гербарному листу. Растения монтируются обычно на листах плотной бумаги. Размеры листов в разных учреждениях разные, но наиболее приемлемые 42×28 см. Меньший формат мало вместим, больший — громоздок.

Образец на листе следует расположить так, чтобы по возможности были видны все признаки растения. Если цветки и плоды закрыты листьями, последние можно удалить и положить в пакетик, тем более что для определения часто бывает нужно осмотреть обе стороны листьев. Растения, выдернутые пучком, кустом или кочкой нужно разъединить, стараясь не повредить, и тщательно удалить почву с корней. При монтировке более одного растения рекомендуется располагать их в ряд верхушками вверх. Самые крупные экземпляры помещают внизу, чтобы лист не перегибался, когда его берут в руки. Если растение выходит за пределы листа, можно подрезать стебель, выступающие за края листья или удалить некоторые из них и положить в пакетик. Крупные растения можно расположить по диагонали листа. Тут же определить положение этикетки и пакетика, но приклеивать их надо в последнюю очередь. Для приклеивания этикеток и пакетиков пригоден клей ПВА.

Растения прикрепляют к листу или нитками, или полосками бумаги. Пришивая растение, нельзя протягивать нитку от стежка к стежку с нижней стороны листа, так как за нее могут зацепиться и сломаться растения нижерасположенного гербарного листа. Определенные требования предъявляются к бумажным полоскам и к клеящему материалу. Для приготовления клеящей ленты можно использовать следующий рецепт. Листы бумаги равномерно покрывают слоем разогретого и немного разведенного столярного клея, в который добавляют глицерин (1 чайная ложка на 250—300 мл клея). После высыхания, эти листы режут на полоски нужной ширины и длины. При монтировании полосками бумаги, не рекомендуется наклеивать ее на цветки, на кончики листьев, и соцветий. Это создает неудобства при определении растений, кроме того, цветки и листочки в месте прикрепления быстро ломаются.

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

### **Правила пользования гербарием. Этика гербарной работы**

Гербарии создаются для того, чтобы ими пользовались, чтобы они приносили пользу. И каждый гербарий гордится больше числом посетителей, чем его увеличением, т.е. чем больше он востребован, тем он ценнее. Но, с другой стороны, с увеличением числа потребителей ускоряется изнашивание коллекций. А так как каждый образец неповторим, полноценную замену изношенных и утраченных образцов осуществить нельзя. Выход один — более тщательное соблюдение правил работы с коллекциями, большее чувство ответственности у тех, кто ими пользуется. Основные правила работы с гербарием следующие.

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

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

Нельзя выравнивать образцы в рубашке, держа их вертикально и постукивая по столу. При этом части растений могут осыпаться. Выравнивать их нужно в горизонталь-

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

Нельзя удалять старые этикетки с определениями. Новое название нужно написать на небольшом ярлыке с датой и четкой подписью определившего. Он приклеивается рядом с этикеткой.

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

#### Список литературы

*Гербарное дело: Справочное руководство. Русское издание / Под ред. Д. Бридсон, Л. Формана. Кью: Королевский бот. сад, 1995. xvi + 341 с.*

*Катанская К. 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 СССР (методы исследования). Л.: Наука, 1981. С. 66—68.*

*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.*

*Сюзев П. В. Гербарий. Руководство к собиранию и засушиванию растений для гербария. 7-е изд. М.: Изд-во МОИП, 1949. 87 с.*



## ИЗУЧЕНИЕ И АНАЛИЗ РЕГИОНАЛЬНЫХ ФЛОР ВОДОЕМОВ

**А. В. Щербаков**

МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т. 119899, г. Москва, Воробьевы горы

Любая работа, любое исследование только тогда имеют смысл, если они ставят перед собой определенные цели и задачи, а реализация деятельности продумана и ведет к достижению этих целей и решению этих задач. Поэтому, когда речь идет о научных исследованиях, крайне важна их методическая корректность и связанная с нею достоверность полученных результатов и сделанных выводов.

Изучение любой флоры, и водная в этом смысле не является исключением, ставит перед собой две задачи: а) составление списка таксонов, обитающих на той или иной территории или акватории (это — задача минимум) и, б) выяснение путей формирования флоры и тенденций ее изменения в будущем (это — задача максимум). Точно так же, как и в любой другой научной работе, процесс исследований может быть разбит на ряд этапов: подготовительный, экспедиционный, обработки собранных материалов и осмысления полученных данных, ввода результатов исследования в научный оборот.

### Подготовительный этап

На этом этапе осуществляются: знакомство с объектом исследования и выбранным регионом; определение степени детальности исследований; перспективное организационное, материальное и финансовое планирование экспедиционных работ; выбор методик. Нередко начинающие исследователи абсолютно незаслуженно не уделяют должного внимания этому этапу. В результате из-за ошибок в планировании, просчетов в подготовке либо ошибочно выбранной методики работы оказываются излишне дорогостоящими, а полученные данные недостаточно объективными, а то и просто некорректными.

Здесь и далее мы будем говорить преимущественно о региональных флористических исследованиях, то есть о флористическом изучении участков площадью от 10 000 км<sup>2</sup> до 100 000 км<sup>2</sup>. Если обследованный участок меньше или больше, приводимая ниже методика потребует некоторых корректив.

Прежде всего, необходимо: а) запастись картографическими материалами; б) составить список таксонов, которые могут быть встречены при экспедиционных работах; в) определить места исследований (на ближайший год и в целом на весь период работ) на основе типифицированного списка водоемов; г) составить примерный план и смету работ (на текущий год и на перспективу), а также список необходимого оборудования и материалов.

### Картографические материалы

Для успешного планирования и ведения экспедиционных работ огромную роль играют наличие необходимых карт и планов и их достоверность. На регион требуются минимум 2 топографические карты (или атласа): обзорная (масштабом 4—5 км в 1 см) и детальная (масштабом 1—2 км в 1 см). Первая из них является обзорной, а также служит для перспективного планирования, а вторая — для текущего планирования и ориентирования на местности. Кроме того, для привязки к местности старых гербарных сборов или литературных указаний могут оказаться полезными старые топографические карты и справочники по административно-территориальному делению страны (в частности, «Списки населенных мест Российской Империи», выходившие в 1860—1880-х гг.).

## Составление списка таксонов и знакомство с ними

Предварительный список таксонов, которые могут быть встречены на водоемах изучаемого региона, составляется на основе опубликованных региональных флор (или их рукописей, если они доступны), макрорегиональных флор («Флора Сибири», «Флора Восточной Европы» и т.п.), а также локальных флористических списков. Для поиска литературных источников существуют специальные библиографические сводки типа «Литературные источники по флоре СССР» (Липшиц, 1975), «Флора Средней России: Аннотированная библиография» (1998) и др.; также для этих целей можно воспользоваться предметными каталогами библиотек. На этом же этапе предварительно очерчивается круг таксонов прибрежно-водных растений, вовлекаемых в изучение водной флоры.

Для подбора таксонов не следует ограничиваться только литературой по своему региону. Поскольку флористические исследования планируются для более детального изучения флоры, можно предположить, что в процессе работ будут встречены виды, новые для региона. При этом можно предположить, что эти виды ранее уже были встречены на сопредельных территориях. Поэтому целесообразно ознакомиться и с флористическими работами, охватывающими участки, расположенные до 200 км от границ изучаемого региона в широтном и до 400 км — в меридиональном направлениях. То же самое относится и к работе в гербариях.

Уже на основании литературных данных может быть составлен самый первый, приблизительный список видов, которые могут быть встречены на водоемах изучаемого региона. Затем следует ознакомиться с их диагностическими признаками, а также посмотреть гербарные образцы. Поскольку качество определения видов во многих периферийных гербариях крайне низко, целесообразно при знакомстве с гербарными материалами попытаться проверить точность их определения. Очень хорошо, если до начала работ исследователь сможет ознакомиться с достоверно определенными сборами интересующих его видов в одном из главных гербариев страны (БИН РАН, МГУ, ГБС РАН, ИБВВ РАН, Томского ун-та и т.п.). Кроме того, в гербарии желательно ознакомиться со всеми гербарными коллекциями по изучаемому и сопредельным регионам по таким «гидрофильным» таксонам как *Sparganiaceae*, *Potamogetonaceae*, *Nymphaeaceae*, *Batrachium* и др., поскольку велика вероятность встретить сборы видов, еще не упомянутых в региональной флористической литературе. После знакомства с гербарными коллекциями составляется рабочий список видов.

## Определение мест исследований

Понятно, что обследование всех водоемов с достаточной степенью детальности даже на площади 10 000 км<sup>2</sup> — задача, для одного человека практически невыполнимая. В подобных случаях в науке практикуется изучение репрезентативной части объекта, с которой полученные выводы и результаты экстраполируются на весь объект. Для корректной экстраполяции требуется лишь, чтобы используемая выборка была достаточной и носила случайный характер. В этом случае разумным представляется в качестве основы использовать сетку «Atlas Florae Europaeae» ([www.fmn.helsinki.fi/map/afe/E\\_afe.htm](http://www.fmn.helsinki.fi/map/afe/E_afe.htm)), ячейки которой (размером 50×50 км) можно разбить на ячейки меньшего размера (10×10 км). Понятно, что ячейки этой детальной сетки с флористических позиций окажутся расположенными на территории региона случайным образом. Наш опыт показывает, что в каждой из ячеек «Атласа...» водоемы должны быть обследованы не менее 55—60% десятикилометровых ячеек. При этом детальность обследования разных ячеек «Атласа...» в пределах региона не должна сильно различаться.

При выборе работ также должны быть учтены уже существующие системы районирования региона (естественно-географическое, геоморфологическое, геологическое, флористическое и геоботаническое), если они существуют и доступны. При этом целесо-

образно в каждый полевой сезон посещать водоемы, расположенные в различных естественно-географических районах, а изучение водоемов, расположенных в пределах одного района, не должно ограничиваться одним полевым сезоном.

Наконец, планирование работ и последующий анализ материалов существенно облегчает использование той или иной системы типификации водоемов. Ее вид и степень детальности от региона к региону и конкретным задач исследования могут существенно различаться. В качестве примера приведем эту схему, использованную при изучении водной флоры сосудистых растений Московской обл. Особенности каждой группы водоемов в этой системе определяются типом потоков в них вещества и энергии, происхождением водоема, его возрастом и сроком существования, а также рядом других параметров.

1. Озера и пруды материковые
  - 1.1. Озера материковые и сходные с ними водоемы
    - 1.1.1. Котловинно-моренные озера
      - 1.1.1а. Песчаные, песчано-гравийные и глинистые карьеры
    - 1.1.2. Водно-ледниковые озера
      - 1.1.2а. Торфяные карьеры
    - 1.1.3. Террасовые озера-старицы
    - 1.1.4. Карстовые озера
  - 1.2. Пруды материковые
    - 1.2.1. Предназначенные для полива и водопоя скота
    - 1.2.2. Пруды-охладители
    - 1.2.3. Мельничные
    - 1.2.4. Рыбоводные
    - 1.2.5. Противопожарные и для содержания водоплавающей птицы
    - 1.2.6. Рекреационные и декоративные
2. Реки и каналы
  - 2.1. Судходные
  - 2.2. Малые (с дальнейшим делением рек по геоморфологическим районам, а каналов — по назначению)
  - 2/3. Водоемы переходного типа от рек к пойменным озерам (протоки, рукава, затоны)
3. Пойменные озера и пруды
  - 3.1. Пойменные озера (старицы)
  - 3.2. Пойменные пруды (в понимании В. И. Жакина, 1949), или блюдца
4. Водохранилища (последующее деление возможно по особенностям ложа или по назначению)
5. Эфемерные водоемы
  - 5.1. Луги
  - 5.2. Дорожные колеи
  - 5.3. Периодически обводняющиеся придорожные кюветы
6. Обводненные болота

При планировании работ на реках в пределах одного водоема следует чередовать участки, где его обследование ведется точно (то есть, изучается участок реки длиной 1—1,5 км), с линейными проходами по берегу (7—10 км) в соотношении примерно 2—3 к 1. Кроме того, поскольку задача возможно более полного выявления флоры является более приоритетной по сравнению с установлением точных соотношений во встречаемости видов, озерам и водохранилищам целесообразно уделять большее внимание, чем прочим типам водоемов.

## Организационное и материально-техническое обеспечение работ

Оптимальные сроки для изучения флоры сосудистых водных растений в Средней России приходятся на 15 июня—20 августа (с колебаниями в пределах 7—10 дней в зависимости от погодных условий конкретного года). В среднем, на это время приходится около 1/3—1/4 дождливых дней, в которые вести полевые работы нецелесообразно. В среднем за один день можно сделать флористические описания на водоемах, расположенных в двух квадратах десятикилометровой сетки (при использовании личного автотранспорта или мотолодки — 3 квадрата). Не реже одного раза в неделю следует планировать выходные дни. Исходя из всех этих ограничений, за полный полевой сезон можно выполнить 70—100 флористических описаний (в зависимости от погоды, обеспеченности транспортом и густоты и качества транспортной сети).

Значительную экономию времени на этапе обработки полевых наблюдений и повышение полноты фиксации видов в поле дает использование специальных бланков флористических описаний. В шапке этого бланка (не более 20% площади листа А4) предусматриваются графы, характеризующие местоположение описания, краткие сведения о характере водоемов и т.п. Еще примерно на 40—50% площади листа выписываются названия тех водных и прибрежных видов растений, которые в изучаемом регионе не являются редкими (лучше расположить их по системе Энглера), а затем делается 5—6 строк для записи редких видов. Наконец, примерно 15—20% площади листа разумно оставить для записи замечаний, которые нельзя учесть заранее. Лучше, чтобы бланк описания помещался на одной стороне листа, а используемый шрифт был достаточно крупным и легко читаемым. Бланки заготавливаются перед началом полевого сезона, исходя из планируемого на лето числа описаний с резервом 15—20 штук. После первого полевого сезона этот бланк, вероятно, потребует внесения в него тех или иных коррективов, после чего лучше оставить его неизменным до завершения всей работы.

Из полевого оборудования кроме стандартно используемого при гербаризации (гербарные папки и сетки из расчета 2 сетки на папку; гербарные рубашки и бумага или газеты для сушки растений; копалка; нож; пинцет и препаровальные иглы; лупа; ножницы и т.п.) при гидробиотанических работах понадобятся легкие грабельки на длинной ручке для извлечения растений из водоема, диск Секки или его самодельный аналог, якорек-«кошка» на прочной веревке длиной не менее 10 м для доставания растений со дна водоема (только для чистых озер и водохранилищ), а также болотные резиновые сапоги или резиновые штаны из комплекта химзащиты. Из транспортных средств потребуются легкая одноместная резиновая лодка (для обследования озер и стариц). В случае слабо развитой дорожной сети может понадобиться байдарка.

С целью сокращения потерь времени на лишние переезды целесообразно до начала полевого сезона постараться подобрать базы, расположенные в разных частях изучаемого региона. Ими могут быть гостиницы, лесничества, биостанции, дачи родных и знакомых и т.п. Если планируется использовать общественный транспорт, такая база должна располагаться в районном центре или близ крупного транспортного узла. При использовании общественного транспорта также целесообразно заблаговременно записаться на расписаниями движения (в том числе и внутри районов).

При использовании личного моторного транспорта следует узнать расположение в регионе сети АЗС и примерные цены на топливо на них.

Наконец, заблаговременно следует определить необходимые финансовые затраты на полевые работы (включая непредвиденные расходы — 20% от сметы, а также расходы на питание и проживание) и уже с учетом этих цифр вести окончательное планирование программы полевых исследований на сезон.

## Экспедиционный этап

По нашим оценкам, для качественного изучения водной флоры сосудистых растений региона требуется от 3 до 10 лет. Как мы уже писали выше, в каждый полевой сезон целесообразно посещать водоемы, расположенные в различных естественно-географических районах, а водоемы, расположенные в пределах одного района, следует посещать в различные годы.

## Запись наблюдений

Не стоит постоянно носить с собой все бланки флористических описаний, поскольку при их случайной утере будут осложнены дальнейшие работы и пойдут насмарку все предыдущие усилия. По этой же причине нежелателен и полевой дневник. На каждый многодневный экспедиционный выезд бланки берутся по запланированному числу описаний плюс 10 резервных. На дневной маршрут берется запланированное число бланков плюс 2 резервных; остальные чистые бланки, а также бланки заполненные, остаются на базе. Сведения о флоре всех обследованных за один день в одном квадрате водоемов заносятся в один бланк (при этом можно использовать разные стили зачеркивания или подчеркивания встреченных видов в зависимости от типов водоемов). При смене квадрата заполняется новое флористическое описание.

Обычно за день можно посетить водоемы, расположенные в 2—3 квадратах. Записи в бланке имеют больше шансов сохраниться, если они будут сделаны шариковой (не гелевой!) ручкой или мягким карандашом. При первой возможности заполненные бланки следует доставить в место, где риск их утери минимален.

## Особенности обследования разных типов водоемов

Крупные реки изучаются с лодки или (хуже) путем прохода по их береговой линии. При пешем маршруте лучше двигаться против течения. Методика обследования малых рек зависит от густоты сети автомобильных дорог в регионе (или его определенной части) и их качества. При густой автодорожной сети (Центрально-Промышленный и Центрально-Черноземный экономические районы, Левобережная Украина и т.д.) малые реки лучше обследовать с берега. Дело в том, что водная растительность здесь наиболее развита на перекатах, а на плесах обычно ограничивается прибрежной полосой. Кроме того, густая автодорожная сеть определяет большое число мостиков, где лодку придется обносить. Двигаться пешком вдоль малой реки лучше по течению: так меньше риск свернуть на какой-нибудь приток. При редкой автодорожной сети для обследования малых рек лучше использовать байдарку. В этом случае следует помнить, что лесные реки в 20—30 км верхнего течения часто практически непроходимы из-за завалов. При обследовании рек следует уделять внимание также их пойменным водоемам и притокам. Как мы писали выше, допустимо на 1 линейный проход вдоль реки протяженностью 7—10 км (он вполне может попасть и на два смежных квадрата) обследовать малые реки, расположенные в 2—3 других квадратах «точечным» методом (то есть, осматривая их участки длиной 1—1,5 км).

При изучении озер (как материковых, так и пойменных) и выработанных карьеров, а также водохранилищ обязательно понадобится лодка. Если озеро или карьер не очень велики, вполне достаточно одноместной надувной лодки. На крупных же озерах и на водохранилищах обычно есть лодочные станции либо существует возможность нанять лодку у кого-нибудь из местных жителей. При обследовании озера следует двигаться зигзагами от береговой линии до границы водных растений и обратно. Желательно хотя бы один раз пересечь водоем поперек. При использовании резиновой лодки и в том случае, когда ветер дует вдоль длинной оси озера или карьера, удобнее и продуктивнее перемещаться от наветренного берега к подветренному.

Изучение флоры сточного пруда лучше начинать с его приплотинной части, куда течением сносятся обрывки растений. Изучение бессточного пруда лучше начинать с подветренного берега; на этот же берег следует направляться и с плотины сточного пруда. При изучении декоративных или вышедших из хозяйственного использования прудов также может понадобиться лодка.

### Гербаризация

Объемы гербаризации для пополнения фондовых коллекций определяют исходя из степени изученности региона. В пока еще слабо изученных регионах следует собирать больше растений для того, чтобы не только пополнить региональный гербарий, но и снабдить дублетами 1—2 ведущих национальных или макрорегиональных хранилищ страны (БИН РАН, МГУ, ИБВВ РАН, Воронежского ун-та и др.). Кроме того, принято подтверждать гербарными сборами встречи новых для региона или редких для этой территории видов, а также критических таксонов. Исключением из этого правила может служить находка очень редкого в регионе и хорошо диагностируемого в природе виде, популяция которого в данном местонахождении представлена считанными особями. Однако подобных видов среди водных и прибрежных растений крайне мало.

Следует также собирать растения, надежно не диагностирующиеся в поле, для последующего их определения в камеральных условиях. По мере приобретения опыта необходимость в таких сборах будет требоваться все меньше и меньше.

В жаркие сухие дни перед выходом на маршрут бумагу в папке следует смочить. Дело в том, что водные растения очень легко отдают воду и могут высохнуть до возвращения на базу.

### Замечания по режиму труда и отдыха

При ведении экспедиционных работ следует обязательно планировать выходные дни. Ими могут служить дождливые дни: в дождь эффективность флористических работ сильно снижается из-за ряби на поверхности воды, ее загрязнения, а также из-за дождевых паводков. Из-за паводков же нецелесообразно обследование малых рек в течение 1—3 дней после сильных дождей. Эти дни следует посвятить обследованию озер и водохранилищ либо отдыху. При длительной благоприятной погоде выходные дни следует устраивать не реже 1 раза в неделю: накапливающаяся к этому времени усталость начинает негативно сказываться на внимательности исследователя и качестве его работы.

Поскольку значительная часть солнечных лучей, падающих на поверхность воды под острым углом, от нее отражается, не стоит обследовать водоем в ранние утренние и предвечерние часы (3—4 часа после рассвета и 2—3 часа до заката в зависимости от погоды).

### Обработка собранных материалов

Период времени между сбором полевого материала и его первичной обработкой должен быть по возможности минимальным. В частности, для первичной обработки материала можно использовать и относительно длительные периоды ненастной погоды во время полевого сезона

### Обработка гербарных сборов

Гербарные коллекции подвергают сортировке (на сборы, предназначенные только для проверки правильности определения видов в поле, и на сборы, передаваемые в фондовые коллекции) и этикетируют. На сборах для проверки определения при этом подновляют полевые этикетки (если они плохо сохранились или содержащиеся в них сведения недостаточны и в будущем могут быть забыты), а для образцов, предназначенных в фон-

ды, делаются чистовые этикетки. Невозможность диагностики качественно собранного образца автором не является препятствием для чистового этикетажу и передачи сбора в фондовые коллекции. После окончания обработки гербарных сборов образцы (и их дубликаты), имеющие удовлетворительное качество или связанные с интересными флористическими находками, передают в фондовые коллекции.

#### Работа с флористическими описаниями и полевым дневником

Заполненные флористические описания сортируются в той последовательности, которая представляется исследователю наиболее удобной для последующей обработки. При необходимости в описаниях подновляются плохо сделанные и полустершиеся записи, исправляются замеченные ошибки, вносятся необходимые дополнения и т.п. Такой же ревизии подвергаются и записи, сделанные в полевом дневнике. Записи из бланков флористических описаний могут вноситься непосредственно в созданные для этой цели таблицы Microsoft Excel или же перед этим этапом их заносят в каталог на бумажных носителях (каталожных карточках, перфокартах и т.п.). Переход сразу к электронной форме хранения информации ускоряет процесс обработки данных, однако в этом случае повышается вероятность появления трудно диагностируемых ошибок на этапах ввода данных и их последующей коррекции; кроме того, в отличие от карточек картотеки непосредственная работа с компьютером при обработке литературных и гербарных сведений не всегда возможна.

Независимо от выбранной формы хранения данных полевая информация переводится в повидовой (потаксонный) формат. При этом информация на бумажных носителях обычно располагается в систематическом, алфавитном или комбинированном порядке, а при использовании Excel информация по каждому виду (гибриду, внутривидовому таксону) собирается в отдельный файл. Мы предлагаем для хранения следующую форму организации таблицы Excel в файле таксона:

- столбец 1 — двухбуквенный код квадрата размером  $100 \times 100$  км сетки «Atlas Florae Europaeae»;
- столбец 2 — однозначный код ряда шириной 10 км внутри 100-километрового квадрата сетки «Atlas Florae Europaeae»;
- столбец 3 — однозначный код строки шириной 10 км внутри 100-километрового квадрата сетки «Atlas Florae Europaeae» (то есть, рядами и строками большой квадрат делится на ячейки размером  $10 \times 10$  км, каждая из которых кодируется двумя цифрами);
- столбец 4 — код значка (в дальнейшем пригодится для рисования карт; до окончания всех работ по сбору информации обычно этот столбец не заполняется);
- столбец 5 — год самого свежего гербарного сбора с территории данного 10-километрового квадрата и место хранения этого сбора;
- столбец 6 — годы и места хранения более ранних гербарных сборов с территории данного 10-километрового квадрата (располагаются в порядке убывания дат);
- столбец 7 — год последнего литературного указания о встрече вида на территории данного 10-километрового квадрата и фамилии авторов публикации;
- столбец 8 — годы более ранних литературных указаний о встречах вида на территории данного 10-километрового квадрата и фамилии авторов публикаций (располагаются в порядке убывания дат);
- столбец 9 — год последнего наблюдения вида на территории данного 10-километрового квадрата и фамилия наблюдателя;
- столбец 10 — годы более ранних наблюдений вида на территории данного 10-километрового квадрата и фамилии наблюдателей (располагаются в порядке убывания дат);
- столбец 11 — примечания (заносятся любые сведения по желанию исследователя).

Данные в картотеку и в таблицы Excel, а также их перемещения внутри таблиц проводятся после каждого полевого сезона как можно раньше. В межсезонье картотека и таблицы дополняются данными, почерпнутыми из литературных источников, а также из работы с фондовыми гербарными коллекциями.

### Представление флористических данных

Флористические данные входят в национальный и глобальный научный оборот после их публикации, как правило, в виде флористического списка. В последние годы появились возможности существенного ускорения этого процесса путем размещения информации на Интернет-сайтах.

Информация может публиковаться в виде конспекта флоры, содержащего только сведения о наборе видов (а также гибридов и внутривидовых таксонов) и особенностях их распространения в регионе, или флоры, содержащей помимо конспекта еще и некоторую аналитическую часть. Описание каждого вида (внутривидового таксона) в конспекте должно содержать следующие сведения: а) полное латинское название с синонимами, имеющимися в основных литературных источниках по флоре региона (для гибридов также названия родительских видов); б) частоту встречаемости вида в регионе в целом, а при неравномерной встречаемости — в разных его частях (для очень редких видов могут указываться все конкретные местонахождения); в) экотопы, в которых данный таксон встречается или которые он предпочитает. Именно эти сведения являются минимально достаточными для качественного флористического списка.

Кроме того, в комментариях к каждому таксону (или к некоторым из них) могут также приводиться сведения о его жизненной форме, экологической группе, типе ареала, особенностях экологии и биологии и т.п. Эти сведения, особенно оригинальные, повышают ценность флористического списка, но обязательными для него не являются.

К составлению флористического списка и его подготовке к обнародованию приступают по завершении работ по сбору материала или незадолго до этого. Чистовой список можно начинать делать, когда: а) изучены основные литературные источники по флоре региона, особенно содержащие сведения о конкретных местонахождениях таксонов; б) изучены фонды основных гербарных коллекций, в которых хранятся сборы с изучаемой территории; в) экспедиционными исследованиями охвачено не менее 60% 10-километровых квадратов, равномерно расположенных на территории региона; г) все данные систематизированы и занесены в картотеку или в электронные таблицы.

### Частота встречаемости вида в регионе

Использование для оценки встречаемости ячеек 10-километровой сетки в качестве счетных единиц позволяет давать формализованные оценки частоты встречаемости таксонов в отличие от определения этого параметра методом экспертных оценок. Дело в том, что у разных экспертов подобные оценки могут основываться на разных принципах, а вербальные оценки не совпадать между собой. А это накладывает большие ограничения на сравнение этого параметра, базируясь на материалы разных исследователей.

Оценки же частоты встречаемости таксона, сделанные на основе формализованной шкалы, позволяют, с одной стороны, примерно однозначно понимать этот параметр разными исследователями, а, с другой стороны, оцифровывать в виде балльной шкалы встречаемость объектов, что, как мы покажем ниже, может оказаться весьма полезным при анализе флоры.

При исследовании и анализе водных флор Московской и Тульской обл. мы использовали следующую шкалу встречаемости видов:

- видимо, исчез — за последние 30 лет таксон не обнаружен, несмотря на специальные его поиски в известных местонахождениях, а также в известных подходящих для него местообитаниях (для стенотопных видов);



- единично — таксон известен лишь в одном водоеме (на участке одного водотока), расположенном в пределах одного квадрата 10-километровой сетки;
- очень редко — за последние 30 лет таксон обнаружен менее чем в 1% от числа обследованных квадратов 10-километровой сетки или в нескольких водоемах (водотоках, на нескольких участках одного водотока) в пределах одного квадрата;
- редко — отмечен в 1—2,9% обследованных квадратов;
- изредка — в 3—14,9% квадратов;
- нечасто — в 15—29,9% квадратов;
- нередко — в 30—49,9% квадратов;
- часто — в 50—70% квадратов;
- очень часто — более чем в 70% квадратов.

*Примечание:* если всего исследованием охвачено менее 200 квадратов, категории «единично» и «очень редко» следует объединить.

### Особенности распространения вида в регионе

Территория любого региона в геоморфологическом, геологическом и ботаническом плане неоднородна. Эта неоднородность обычно отражается в наборе встречающихся на этих участках видов либо в разных частотах встречаемости некоторых из них. Как правило, эти участки имеют более или менее широкие полосы взаимопроникновения, которые рассматриваются в качестве границ. Кроме того, понятно, что если мы говорим о формально выделенной территории (например, об административном регионе или бассейне реки), то эти участки будут выходить за пределы изучаемой территории.

Поиск флористических границ разного ранга — одна из важных ботанико-географических задач, а их определение в том или ином регионе имеет самостоятельную научную ценность. Поскольку число видов сосудистой водной флоры относительно невелико, оценка частот встречаемости видов в отдельных частях региона представляет дополнительную ценность.

Из наших наблюдений следует, что, вероятно, наибольшее влияние на распределение в регионе водных растений оказывают геоморфологические факторы, которые к тому же тесно связаны с геологическим строением территории. Геоморфология оказывает весьма существенное влияние на гидрологию водоемов, а геологические особенности — на гидрохимию.

Из опоры на геоморфологию вовсе не следует, что границы устанавливаемых флористических выделов должны следовать за геоморфологическими — они могут и не совпадать.

Изменения встречаемости видов по отдельным участкам есть смысл использовать лишь в тех случаях, когда в каждом таком отдельном участке водоемы обследованы не менее, чем в 30 квадратах. В противном случае выделение таких участков целесообразнее базировать только на находках видов, в других частях региона не встречающихся.

Наконец, если имеется достоверная флористическая информация по сопредельным регионам, особенности распространения видов, а также ботанико-географических границ целесообразно проследить и за пределами самостоятельно изученной территории.

### Экотопы, в которых таксон встречается или которые он предпочитает

При указании экотопов целесообразно: а) опираться на выбранную исследователем схему типификации водоемов; б) по возможности располагать их в одном и том же порядке; в) если таксон, встречаясь в разных типах водоемов, предпочитает некоторые из них, отражать это в тексте видового очерка.

## Расположение таксонов в списке

По нашему мнению, наиболее разумным и удобным для использования другими исследователями будет расположение семейств по системе Энглера, как это принято в большинстве современных работ. Роды внутри семейств и виды внутри родов лучше располагать в порядке латинского алфавита. При необходимости допустимо делать два списка: первый — видов «водного ядра» флоры (см. ниже), а второй — таксонов, в «водное ядро» не входящих.

### Анализ флоры

Анализ флористического списка призван дать ответ на следующие вопросы: 1. Каковы были пути формирования флоры региона? 2. Каковы будут ее изменения в будущем?

С этой точки зрения некоторый стандартный набор статистических показателей, выбранных без ясно представляемых исследователю критериев и не зависящих от региона исследования, мало чем может помочь. Если исследователь в силах посчитать число видов в родах, не сбившись при этом, или число видов, относящихся к той или иной ботанико-географической группе или жизненной форме (причем отнесение таксонов к группам базируется не на собственных наблюдениях, а просто переписывается из ранее опубликованных работ), набор таких цифр никак не может быть «анализом», а если и может, то анализом бухгалтерско-бюрократическим. Почему мы имеем право на столь категоричное заявление?

Даже когда речь идет о полной флоре территории при анализе информации неизбежно возникает ряд вопросов.

1. В каком объеме следует принимать таксоны?

Для анализа далеко не все равно, принимается ли, что во флоре имеется один вид *Trapa natans* L. s.l. или же десяток «мелких» видов этого рода; рассматривать ли *Batrachium* как род или же как подрод в составе *Ranunculus* и т.п.

2. Как быть с гибридами и с гибридогенными видами?

3. Как быть с адвентивными видами, которые были занесены всего один раз и в первый же год погибли?

4. Включать ли во флору культивируемые растения открытого грунта, которые в условиях нашего климата вне культуры не размножаются?

При анализе частной флоры, каковыми являются и водная флора, и флора водоемов, в дополнение к вышеперечисленным вопросам возникает еще один: «Где проходит грань, отделяющая водные растения от прочих таксонов флоры?» Анализ нескольких десятков отечественных работ, посвященных изучению флор водоемов отдельных территорий, показал, что доля истинно-водных и земноводных растений в них колеблется от 9,5% до 95,8%. Проведенное сравнение изменения ряда флористических показателей, используемых при систематическом анализе флоры, показало, что при увеличении числа прибрежных видов, включаемых в водную флору, и при изменении географического положения флоры эти показатели изменяются сходным образом, причем вклад каждого из этих изменений учесть невозможно (см. табл.).

Из таблицы следует, что, не имея исходных флористических списков, сделать корректные сравнения водных флор разных регионов на основании параметров, опубликованных разными ботаниками и при включении в водную флору большего или меньшего числа прибрежных видов, невозможно. По моему мнению, данное утверждение справедливо не только к систематическому, но и ко всем прочим видам анализа (ботанико-географическому, эколого-биоморфологическому, биологическому и т.д.).

Таблица 1. Изменения ряда флористических показателей с изменением географического положения конкретных флор (Шмидт, 1979) и доли прибрежно-водных видов в водной флоре (Щербаков, Тихомиров, 1994).

Показатель	Изменения в конкретных флорах при движении с севера на юг	Изменение при увеличении доли прибрежно-водных видов в региональной водной флоре
Число видов	увеличивается	увеличивается
Число родов	увеличивается	увеличивается
Число семейств	увеличивается	увеличивается
Среднее число видов в семействе	увеличивается	увеличивается
Среднее число родов в семействе	увеличивается	увеличивается
Среднее число видов в роде	увеличивается (слабо)	колеблется
Процент однодольных среди цветковых	уменьшается	уменьшается
Доля 10 ведущих семейств во флоре	уменьшается	уменьшается
Отношение числа видов сложноцветных к злакам	увеличивается	увеличивается

Для получения сопоставимых данных из всей водной флоры следует выделять группу растений, наиболее тесно связанных с водной средой, или «водное ядро» флоры. В него войдут истинно-водные и земноводные виды, то есть виды, особи которых могут пройти весь свой жизненный цикл (от семени до семени) при постоянном контакте с водой всех вегетативных органов. Земноводные растения будут отличаться от истинно-водных тем, что могут пройти весь свой жизненный цикл и в наземных местообитаниях.

Однако здесь возникают новые проблемы, связанные с тем, что «водное ядро», как правило, немногочисленно и в бореальных региональных флорах не достигает и 100 видов; то есть выборка становится слишком малой для корректного со статистической точки зрения анализа. Эту проблему можно решать двумя путями: а) ввести для каждого вида его «вес» во флоре, связав его со встречаемостью (а этот показатель, полученный на основе изложенной выше методики, может быть оцифрован в баллах), разнообразием занимаемых им экотопов (при использовании формализованной типификационной схемы водоемов оцифровка также возможна) или же комбинации этих двух подходов; б) вовлекая в анализ прибрежно-водную составляющую.

Первый путь позволяет получать большие (до уровня статистически значимых) разбросы в параметрах, поскольку на него значительно меньшее влияние будут оказывать случайные встречи очень редких видов; второй позволяет провести дополнительную проверку параметров, если эти показатели, полученные на основе видов «водного ядра», окажутся статистически недостаточно достоверными. Ведь прибрежно-водные растения, как правило, также не случайно связаны с местообитаниями водоемов, хотя и в меньшей степени, чем растения земноводные, а тем более — истинно-водные.

С точки зрения анализа систематической структуры «водного ядра» региональных водных флор можно сказать, что во всей бореальной флористической области он демонстрирует экстремальный характер водной флоры, выражающийся в небольшом числе многовидовых таксонов и в большом числе — моно- или олиготипных, расположенных к тому же в разных частях филогенетической системы растений.

Целесообразность разделения ботанико-географического и эколого-биоморфологического анализов также вызывает у нас сомнения. Во-первых, использование детальных схем типификации ареалов видов, как и многомерных неиерархических классификаций жизненных форм, ведет к необходимости численного анализа большого числа множеств, каждое из которых состоит из одного или немногих элементов, то есть множеств, статистически недостоверных. И здесь уже не помогает даже присвоение таксонам «веса». Во-вторых, существуют массы как иерархических, так и неиерархических классификаций ареалов и жизненных форм таксонов, причем нередко эти классификации часто не сводимы между собой. Но помимо этих методических сложностей существуют и смысловые.

Дело в том, что жизненная форма растений может быть рассмотрена как некоторый набор морфологических, анатомических и онтогенетических адаптаций таксона к условиям внешней среды. В водоемах, имеющих несколько динамичных в пространстве и времени границ раздела фаз (вода—грунт, вода—воздух, грунт—воздух), разные адаптации и их группы будут иметь разное значение в зависимости от рассматриваемого типа водоема и его географического положения.

Так, крайне важные для жизни в водохранилищах питьевого назначения, прудах для полива и бессточных материковых озерах аридных областей адаптации к обсыханию во второй половине вегетационного сезона (а именно на основе адаптаций к таким условиям построена широко используемая рядом отечественных гидробиологов классификация жизненных форм С. Гейни) в условиях сточных материковых озер гумидной зоны оказываются практически невостребованными, а их значимость в реках намного перевешивается значением адаптаций к воздействию течения. И подобные примеры можно продолжить.

Иными словами, в процессе сопряженного развития растений и среды их обитания (в нашем случае — водоемов и водотоков) постоянно происходил и происходит процесс выработки адаптаций и их «подгонки» к условиям среды. Весь этот процесс опирается на исходный генетический материал и адаптивные процессы и реализуется в процессе межвидовой конкуренции. Каждый вид стремится полностью реализовать свою потенциальную экологическую нишу, но большинству в итоге приходится довольствоваться лишь небольшим набором экотопов — тех, к условиям которых они приспособлены в наибольшей степени.

Но ведь и экотопы распределены по территории планеты не случайно, а наблюдающийся в них набор гидрологических и гидрохимических параметров определяется географическим положением, климатом, геологическим и геоморфологическим строением территории, ее историей, сроком существования водоема и т.п. Некоторые параметры, например наличие течения, слабо зависят от большинства вышеперечисленных характеристик, и наиболее приспособленные именно к воздействию этого фактора виды-реофилы, следуя за водотоками, окажутся видами с широкими ареалами (если только не возникнут в географически изолированном районе). Другие же виды, приспособленные к водоемам определенной зоны (например, виды олиготрофных болот и связанных с ними дистрофных озер, то есть экотопов, характерных для таежной зоны) будут демонстрировать зональную приуроченность.

При изменении условий в регионе (например, при заметной смене температурного или влажностного режима) экологические условия в водоемах (или части их) могут измениться в такой степени, что прежние наборы адаптаций видов станут не в полной мере соответствовать новым условиям. Если этот процесс во времени будет происходить плавно (например, как это происходит при глобальных изменениях климата), вероятнее всего произойдет замещение части видов флоры (в основном стенобионтных) видами из соседних природных зон или же пришельцами из других экотопов данной зоны.

Этот процесс иллюстрируется многочисленными находками в донных отложениях материковых озер спор, пыльцы и фоссилизированных семян видов, ныне в данном районе не встречающихся или же обитающих здесь в других типах водоемов.

При катастрофической смене условий (гидростроительство, водоемы-охладители, отстойники и т.п.) к процессам изменения флоры добавляются занос из отдаленных хорионов и природных зон (при наличии агентов такого заноса), а также гибридизация. Вероятно, насыщенность флоры региона гибридами может служить косвенным показателем степени трансформации растительного покрова территории.

Если говорить о классификации ареалов сосудистых водных растений применительно к целям сравнительной флористики, следует сделать ряд замечаний. Обычно гидробиологи не затрудняют себя самостоятельным определением ареала вида, а переписывают его из какого-либо руководства или какой-нибудь сводки. Наш опыт показывает, что при таком подходе неизбежны ошибки, поскольку разные исследователи нередко

пользуются отличными друг от друга классификационными схемами. Дело в том, что вид в пределах ареала может быть распространен неравномерно. Это, в частности, зависит от распространения занимаемых им экотопов. В то же время известно, что многие виды нередко встречаются на большом удалении от границ своего сплошного распространения, проникая в другие природные зоны по интразональным местообитаниям. Но ведь: а) такие местообитания за пределами основной зоны обычно крайне редки, и б) в этих местообитаниях моделируются природные условия иной зоны (например, в террасовых озерах-старицах степной зоны моделируются гидрологические условия материковых озер лесной зоны). Поэтому, вероятно, ареал вида для целей сравнительной флористики правильнее оценивать не по крайним точкам встречи вида, а по той области, где этот таксон более обычен и для которой он более характерен. То есть речь идет не об ареале как таковом, а о ценоареале в понимании В. Б. Куваева, области эколого-фитоценотического оптимума вида в понимании Л. М. Носовой или об ареале повышенной встречаемости в понимании автора данного материала.

Как мы уже говорили выше, сильная детализация ареалов не всегда нужна. Проиллюстрирует это на широтной составляющей ареала. Крайне важным для водных растений оказывается коэффициент увлажнения, который в огромной степени определяет особенности режима материковых озер во время вегетационного сезона. При  $K_{увл} > 1$  этот режим большинства этих водоемов и в большинство лет будет стабильным, а при  $K_{увл} < 1$  — падающим, с образованием обсыхающих участков. При  $K_{увл}$  около 1 будут и те и другие варианты режима, а на их соотношение большее влияние будут оказывать погодные условия конкретного года.

Адаптации к существованию в материковых озерах со стабильным уровнем будут у видов, имеющих разные ареалы, от гипоаркто-бореальных до бореально-неморальных, но, как правило, набор этих адаптаций оказывается в чем-то сходным, а вся эта группа применительно к Северной Евразии может быть названа группой видов северного тяготения. Аналогичный вывод мы можем сделать и для видов южного тяготения (не важно, будут ли они степными или субтропическо-степными). В условиях гумидного климата эти виды будут внедряться в растительный покров по экотопам, имитирующим гидрологический или гидротермический режимы материковых озер аридной зоны: по мелководным замкнутым пойменным водоемам, прудам, предназначенным для полива и водопоя скота, водохранилищам гидроэнергетического назначения, прудам-охладителям, а также по эфемерным водоемам.

Наконец, будут и виды, равно распространенные как к северу от границы аридных и гумидных областей, так и к югу от нее. Анализ показывает, что они связаны с водоемами и водотоками, в которых ведущими являются другие, не зависящие от климата факторы: течение — в реках или срок существования в эфемерных водоемах.

Проведение подобного комплексного анализа (тип водоема — области распространения водоемов данного типа — типы ареалов видов — набор основных адаптаций для обитания именно в водоемах этого типа) позволяет строить прогнозы изменения региональной флоры в будущем. В настоящее время основным фактором изменения существования биоты, и водных растений как ее части, является хозяйственная деятельность. При этом человек создает новые местообитания (пруды, водохранилища, каналы, карьеры), в которых существуют условия, моделирующие условия тех или иных природных водоемов и водотоков, причем не всегда характерных для данной природной зоны. Анализ данного материала позволяет прогнозировать динамику флоры региона: если искусственные водоемы, моделирующие условия определенного типа естественных водоемов, не создаются, а сами природные водоемы уничтожаются или деградируют, то сопряженные с данным типом водоемов виды, вероятно, выпадут из региональной флоры; если в искусственных водоемах моделируются условия природных водоемов иных зон и между данными искусственными и естественными водоемами существуют агенты переноса диаспор, вполне возможно обогащение региональной флоры новыми заносными видами; если в большом числе создаются водоемы, моделирующие условия редких в регионе

природных водоемах, то связанные с этими редкими природными водоемами виды растений, вероятно, увеличат свою встречаемость и обилие и т.д.

В любом случае, анализируя водную флору региона, следует помнить цели этого анализа, сформулированные в начале данного раздела, и подходить к этому анализу вдумчиво, конструктивно и творчески, избегая бездумной компиляции и формализма.

### Список литературы

Алехин В. В. Методика полевого изучения растительности и флоры. М.: Изд-во Наркомпроса СССР, 1938. 208 с.

Алещенко Г. М., Букварева Е. Н., Щербаков А. В. Использование экспертных оценок для анализа территории по критериям биоразнообразия // Успехи соврем. биол. 1995. Т. 115. Вып. 6. С. 645—654.

Гурьянова Е. Ф. К вопросу о принципах классификации континентальных водоемов и типологии пойменных озер // Тр. Юбил. науч. сес. Ленингр. гос. ун-та: Секция биол. наук. Л., 1946. С. 193—210.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1979. 278 с.

Куваев В. Б. Природные сырьевые ресурсы для производства пеуцеданина // Растительные ресурсы. М.—Л., 1966. Т. 2. Вып. 2. С. 223—229.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.

Липищ С. Ю. Литературные источники по флоре СССР. Л.: Наука, 1975. 231 с.

Носова Л. М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М.: Наука, 1973. 187 с.

Скворцов А. К. Гербарий. Пособие по методике и технике. М.: Наука, 1977. 199 с.

Флора Средней России: Аннотированная библиография / В. Н. Тихомиров, И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, Р. А. Лозарь; Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Изд-во «Рус. ун-т», 1998. 199 с.

Флора Средней России: Аннотированная библиография. Первое дополнение / И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, А. В. Щербаков. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. 60 с.

Шмидт В. М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 2. С. 172—183.

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

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

Щербаков А. В. Классификации жизненных форм и анализ информации по региональным флорам водоемов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 2. С. 70—75.

Щербаков А. В. Типы местообитаний и проблемы анализа материалов по региональным флорам водоемов // Флора Центральной России: Тез. докл. конф. М., 1994. С. 27—29.

Щербаков А. В. К вопросу об оценке типов ареалов видов в связи с задачами сравнительной флористики // Матер. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения И. И. Спрыгина, 24—26 мая 1993 г. Пенза, 1998. С. 59—61.

Щербаков А. В. Атлас флоры водоемов Тульской области. М.: Изд-во «Рус. ун-т», 1999. 45 с.

Щербаков А. В. К анализу региональных флор водоемов // Гидробиотика 2000: Тез. докл. V Всерос. конф. по водным растениям. Борок, 2000. С. 239—240.

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

Щербаков А. В., Тихомиров В. Н. Сбор и первичная обработка информации при изучении региональных флор водоемов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 3. С. 111—116.

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

Atlas Florae Europaeae. Helsinki: Commiss. for mapping the flora of Europe; Soc. biol. Fenn. Vanamo, 1972—(2002). Т. 1—(12) или [www.fmn.helsinki.fi/map/afe/E\\_afe.htm](http://www.fmn.helsinki.fi/map/afe/E_afe.htm)

Index Herbariorum. Pt. 1. The Herbaria of the World / Eds. P. K. Holmgren, N. H. Holmgren, L. C. Barnett. 8<sup>th</sup> Ed. Bronx (N.-Y., USA): N.-Y. Bot. Garden, 1990. 693 p. или [www.nybg.org/bsci/ih/ih.html](http://www.nybg.org/bsci/ih/ih.html)

### 3. Сложные группы водных растений

---

УДК 581.92 (470.1/6)

#### ШЕЛКОВНИКИ (*BATRACHIUM* (DC.) S. F. GRAY, *RANUNCULACEAE*) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И ИХ СИСТЕМАТИКА

А. А. Бобров

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

#### Введение

Род шелковник, или водяной лютик (*Batrachium* (DC.) S. F. Gray, *Ranunculaceae* Adans.) традиционно считается сложной в таксономическом отношении группой растений. Его представители важный компонент растительного покрова различных водных объектов, поэтому они часто попадают в поле зрения исследователя-гидробиолога. Как следствие всего этого, большое число ошибок и неточностей в определении и таксономии шелковников, встречающихся во многих флористических и фитоценологических публикациях по водной растительности. В этой работе мы хотели бы остановиться на основных трудностях в систематике рода, их причинах, показать родственные связи некоторых видов и основные факторы эволюции и видообразования, продемонстрировать разнообразие шелковников в европейской части России и предложить ключ для их определения.

В мировой флоре насчитывается от 20 до 30 видов шелковников (рис. 1). Род характеризуется следующими основными признаками: 1) Это настоящие водные растения, способные образовывать наземные формы при понижении уровня воды. 2) Растения гетерофильные. Одни виды имеют плавающие листья с развитой пластинкой и рассеченные, погруженные, другие же обладают только одним типом листьев. 3) Лепестки белые (с одним исключением<sup>1</sup>), не блестящие, обычно с желтым пятном и маленьким открытым нектарником в основании. 4) Семянки 1—2 мм длины с характерными поперечными морщинками (Кречетович, 1937; Cook, 1966; Dahlgren, 1995; Цвелев, Гринталь, 2001; и др.).

Основной центр видового разнообразия шелковников находится в западной и северо-западной Европе, но ареал рода (рис. 2) простирается на восток практически через всю Азию с другим центром в Китае и Японии. Часть видов встречается в Северной Америке, в Северной Африке и по одному виду — в Южной Африке, вдоль западного побережья Южной Америки, на юге Австралии и на Тасмании (Cook, 1966; Dahlgren, 1995; Dahlgren, Cronberg, 1996; и др.). Известны как однолетники, так и многолетние растения. Шелковники произрастают почти во всех типах водных объектов, они встречаются в ручьях и реках, в каналах, прудах, озерах и водохранилищах, в небольших временных водоемах и т.д., где могут формировать как небольшие заросли, так и огромные по площади сообщества. Местообитания ряда видов нередко пересыхают в течение вегетационного периода. Многолетние представители рода типичны для быстрых рек и каналов, часто они развивают значительную биомассу, занимая всю толщу воды, тем самым снижают скорость течения, вызывают выход водотоков из берегов, создают препятствия для водного транспорта (Cook, 1966; Dawson, 1976). С этой проблемой сталкиваются на равнинных реках

---

<sup>1</sup> Тибетско-гималайский вид *Batrachium flavidum* Hand.-Mazz., достаточно близкий *B. trichophyllum*, отличается бледно желтыми цветками.



Рис. 1. Представители рода *Batrachium* (по: Dahlgren, Jonsell, 2001).

1. *B. penicillatum*, 2. *B. floribundum*, 3. *B. marinum*,  
4. *B. aquatile*, 5. *B. trichophyllum*, 6. *B. eradicatum*,  
7. *B. circinatum*

Западной и Центральной Европы и там в ходе вегетационного сезона проводится неоднократное прореживание зарослей водяных лютиков, как впрочем и других водных растений (Dawson, 1976; Haslam, 1987).

Сложность систематики шелковников обусловлена 3 основными причинами: 1) Высокая фенотипическая пластичность представителей рода (Cook, 1966; Webster, 1988; Dahlgren, 1995). Однако, это свойственно практически всем водным растениям (например, *Potamogeton* L., *Nymphaea* L. и др.). 2) Хорошо развитая полиплоидия и гибридизация (рис. 3). В роде известны диплоидные, тетраплоидные и гексаплоидные формы, а также спонтанные три- и пентаплоиды (Cook, 1962, 1966, 1970; Turala, 1970; Turala-Szybowska, 1978; Dahlgren, 1991; Hong, 1991). 3) Размножение происходит как в результате



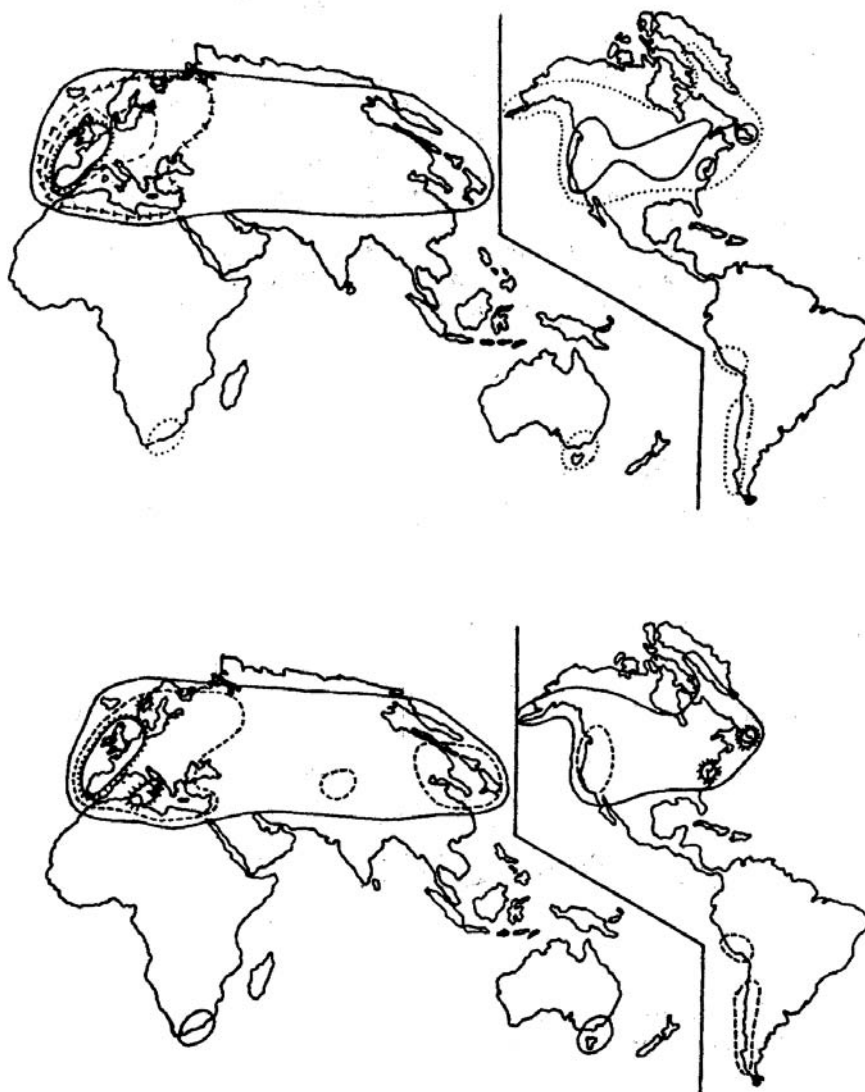


Рис. 2. Ареал рода *Batrachium* (по: Cook, 1966; с изм.).

Распределение видов (вверху)

- ..... — 1 вид
- — > 2
- - - - - — > 4
- - - - - — > 6
- ===== — > 9

Морфологическое разнообразие (внизу)

- - - - - — виды с плавающими и погруженными листьями
- ===== — виды только с плавающими листьями
- ===== — виды только с погруженными листьями

различных вариантов полового процесса (аллогамия, автогамия, клейстогамия, функциональная двудомность), так и путем вегетативного воспроизведения (Cook, 1966; Wiegand, Herr, 1983; Dahlgren, 1992, 1993, 1995; и др.). Одни виды автогамные (*B. trichophyllum* (Chaix) Bosch, *B. rionii* (Laguer) Nym., *B. baudotii* (Godr.) F. W. Schultz и др.) и могут быть даже клейстогамными (*B. eradicatum* (Laest.) Fries), другие приспособлены к перекрестному опылению (например, *B. circinatum* (Sibth.) Spach, *B. floribundum* (Bab.) Dumort., *B. fluitans* (Lam.) Wimm.). У полиплоидных и гибридогенных форм часто развивается функциональная двудомность (когда двуполые цветки выполняют роль мужских, а с не-

доразвитыми тычинками — женских), также у них обнаружены отклонения в формировании яйцеклетки и элиминация зародышевого мешка (Dahlgren, 1993, 1995). Вегетативное размножение доминирует у многих видов шелковников.

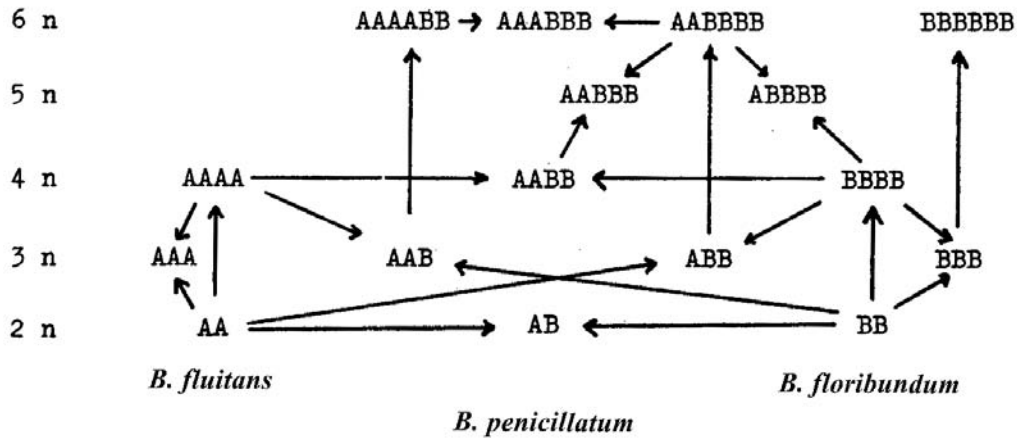


Рис. 3. Схема скрещивания *Batrachium fluitans* и *B. floribundum* и образование аллополиплоидного комплекса *B. penicillatum* (по: Wiegleb, Herr, 1983; с изм.).

Некоторые виды формируют сложные комплексы в различных частях ареала рода. Так, в Германии, Дании, Швеции и Эстонии часто трудно различить *B. aquatile* (L.) Dumort. и *B. trichophyllum* (Wiegleb, Herr 1983; Hong, 1991; Dahlgren, 1995; Dahlgren, Cronberg, 1996), в то время как в других регионах, например, на островах Греческого архипелага (Dahlgren, 1995; Dahlgren, Cronberg, 1996) или на территории России, встречается хорошо морфологически выраженный *B. trichophyllum*.

В Средиземноморской области границы между видами из родства *B. floribundum*: собственно *B. floribundum* s.str., *B. baudotii* и *B. saniculifolium* (Viv.) Dumort., обитающих соответственно в пресных, соленых и солоноватых водах, весьма размыты, т. к. в этом регионе наблюдается полный градиент от пресных до соленых вод и нет барьеров для гибридизационных процессов. Кроме того, считается (Dahlgren, 1991, 1995; Dahlgren, Cronberg, 1996), что *B. saniculifolium* возник в результате скрещивания первых двух видов, что позволило освоить ему широкий спектр переходных экотопов. Однако, в северной Европе, где их местообитания хорошо дифференцированы, виды имеют четкие границы, а гибридизация редка. *B. floribundum* обитает в пресных водах, а *B. baudotii* — в солоноватых (Dahlgren, Cronberg, 1996).

Комплекс гибридогенных форм *B. penicillatum* Dumort. (собственно *B. penicillatum*, *B. pseudofluitans* (Syme) Nym., *B. vertumnum* (C. D. K. Cook) A. A. Bobrov comb. et stat. nov.<sup>1</sup> и др.) показывает значительную морфологическую изменчивость в Великобритании, Ирландии, северной Германии, Польше и Дании (Cook, 1966; Turala, 1970; Turala-Szybowska, 1978; Wiegleb, Herr, 1983; Webster, 1988, 1991; Dahlgren, 1993). В Средиземноморье *B. pseudofluitans* б. м. мономорфный и представлен диплоидными популяциями (Dahlgren, 1991), в то время как в северной Европе распространены аллополиплоидные популяции: тетраплоиды и гексаплоиды, а также отмечены стерильные три- и пентаплоиды.

Относительная молодость шелковников по сравнению с другими лютиками, что выражается в отсутствии у них абсолютных отличительных признаков, их морфологи-

<sup>1</sup> = *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. var. *vertumnus* C. D. K. Cook, 1966, Mitt. Bot. Staatssamml. München. 6 : 160. Вслед за Н. Т. Н. Holmes (1980) мы принимаем точку зрения, что одним из родительских видов этого растения является *B. circinatum*, а вот вторым видом может быть *B. fluitans* или вполне даже *B. pseudofluitans*.

ческая изменчивость и экологическая пластичность, во многом обусловленные особенностями размножения и свойствами местообитаний, приводят к известной путанице в систематике этой группы растений, начиная от признания ее самостоятельным родом или подродом *Ranunculus* L. и заканчивая огромным разбросом в числе распознаваемых видов. Мы принимаем *Batrachium* в качестве самостоятельного рода, поскольку это достаточно естественная группа лютиковых с высокой степенью приспособления к водному образу жизни. Для европейской части России и в целом для Восточной Европы в последнее время появились хорошие обработки рода (Цвелев, 1998; Цвелев, Гринталь, 2001), однако, и они, на наш взгляд, требуют некоторых поправок.

### Обсуждение

В европейской части России, по нашему мнению, встречается 12 видов шелковников (см. ключ). Среди них представлены как «хорошие», с устойчивыми морфологическими признаками виды (например, *B. circinatum* и *B. marinum*), так и несколько сложных в таксономическом отношении групп взаимосвязанных видов. Широко распространенный на территории *B. trichophyllum* показывает родственные связи с целым рядом из них. Данное растение имеет, пожалуй, самый обширный ареал (рис. 4) среди представителей рода и может считаться одним из «старых» исходных видов.

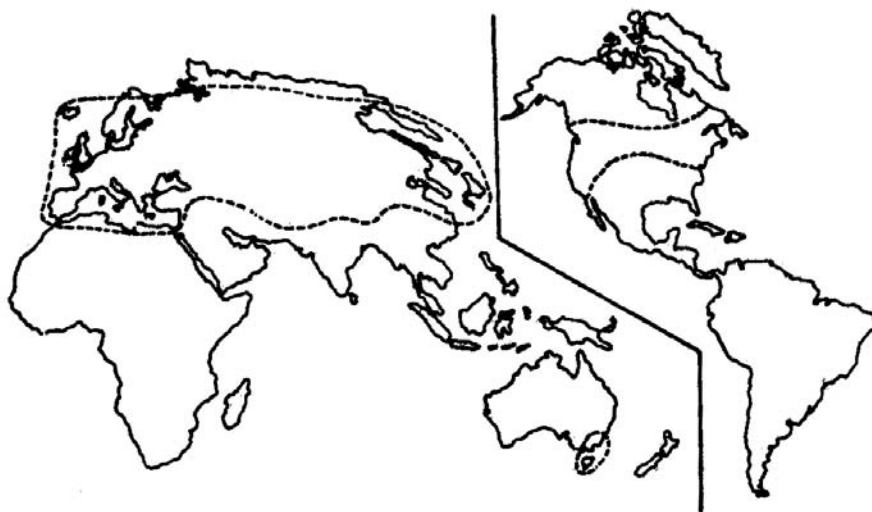


Рис. 4. Распространение *Batrachium trichophyllum* (по: Cook, 1966).

Первый комплекс, связанных с ним видов, образуют *B. eradatum* и *B. rionii*, которые произошли от *B. trichophyllum* или скорее от его предкового диплоидного вида в результате приспособления к определенным специфическим условиям среды. Тетраплоидный *B. eradatum* встречается в холодных и чистых озерах арктической и лесной зон Европы, а также ее горных областей. *B. rionii* — однолетний диплоидный вид мелких, временных, пресных и солоноватых водоемов аридных районов. Отметим, что описанный из западного Казахстана *B. saichinense* Klinkova представляет собой, по-видимому, лишь слабо отличающийся морфотип *B. rionii* и его, наверное, следует рассматривать в составе последнего вида.

*B. kauffmannii* (Clerc) V. Krecz. связан переходными формами с *B. trichophyllum*, что, во-первых, происходит в результате современной гибридизации *B. kauffmannii* и *B. trichophyllum*. Например, в Верхнем Поволжье *B. kauffmannii* самый обычный и характерный представитель речной флоры. Он обитает на перекатах и стремнинах, как правило, с каменистыми грунтами, выдерживает скорости течения до 1—1,5 м/с. *B. trichophyllum*

на реках региона встречается изредка и также тяготеет к проточным водам, но занимает более спокойные перекаты с илистыми и песчанистыми грунтами; в стоячих водах Верхнего Поволжья это более обычное растение. Местами на водотоках отмечены гибридные растения *B. kauffmannii* × *trichophyllum*, отличающиеся заметным полиморфизмом и предпочитающие переходные условия среды. Их появление обусловлено подвижностью и неустойчивостью таких местообитаний, как перекаты и стремнины, создающих мозаику экотопов, позволяющую закрепляться растениям всего спектра расщеплений. Во-вторых, *B. kauffmannii*, по нашему мнению, сам является гибридогенным видом из родства *B. penicillatum* s.l. Комплекс *B. penicillatum* представлен амфидиплоидными формами — гетерофильным *B. penicillatum* s.str. и гомофильными *B. pseudofluitans* и *B. vertumnum*, произошедшими, как предполагается (Cook, 1966; Holmes, 1980; Wiegleb, Herr, 1983; и др.), от гибридов *B. fluitans* соответственно с *B. floribundum*, *B. trichophyllum* и *B. circinatum*. *B. kauffmannii* наиболее близок *B. pseudofluitans*, от которого он отличается только меньшим размером цветков, формой нектарной ямки и несколько более стройным габитусом и, по-видимому, представляет собой континентальную расу *B. pseudofluitans*, морфологически более близкую *B. trichophyllum* и возникшую, может быть, даже в результате скрещивания этих видов. На рассматриваемой территории в эту группу также входит *B. nevense* Tzvel., сходный с *B. penicillatum*. Он имеет голое, а не густоволосистое как у *B. penicillatum*, цветоложе, что может показаться слишком незначительной разницей и быть отнесено в счет изменчивости. Однако, популяции *B. nevense* пока обнаружены только в северо-западной России и нигде больше в сравнительно обширном ареале *B. penicillatum* не встречается. Наличие этого признака может быть объяснено происхождением первого из них от скрещивания *B. fluitans* с *B. dichotomum* (Schmalh.) Trautv., очень близким к *B. floribundum* видом, отличающимся также голым цветоложем. Отметим, что степень волосистости цветоложа важный признак в систематике и других лютиков (см. например, Цвелев, 1996).

*B. aquatile* имеет целый ряд общих признаков с *B. trichophyllum*, что в последнее время некоторыми авторами (Hong, 1991; Dahlgren, Jonsell, 2001; и др.) трактуется в пользу принятия *B. trichophyllum* лишь гомофильной формой *B. aquatile*, что, на наш взгляд, не верно. Скорее, *B. aquatile* также происходит от гибридизации *B. trichophyllum*, по всем признакам, с *B. floribundum*, что хорошо объясняет ряд его морфологических особенностей и географическое распространение. В отличие от *B. trichophyllum*, *B. aquatile* имеет плавающие листья, но они более рассеченные, чем у *B. floribundum*, часто плавающие листья постепенно переходят в погруженные, что обычно не свойственно *B. floribundum*. Размеры цветков у *B. aquatile* промежуточные, они больше чем у *B. trichophyllum*, но меньше чем у *B. floribundum*. Форма нектарной ямки у *B. aquatile* чашевидная, или округлая (рис. 5). Такой тип является переходным между полулунным у *B. trichophyllum* и грушевидным у *B. floribundum* типом нектарной ямки (Dahlgren, 1992). Наибольшее распространение *B. aquatile* имеет в области перекрывания ареалов *B. trichophyllum* и *B. floribundum*, а за пределами ареала *B. floribundum* этот таксон постепенно «растворяется» в *B. trichophyllum*, который поглощает *B. aquatile* в результате возвратных скрещиваний. *B. aquatile* гексаплоид ( $2n=48$ ), в то время как *B. trichophyllum* и *B. floribundum* чаще тетраплоиды ( $2n=32$ ). G. Dahlgren и N. Cronberg на основании морфологических признаков, данных по хромосомным числам и изоферментного анализа в работе 1996 г. высказали подобную точку зрения. Однако, во «Flora Nordica» (Dahlgren, Jonsell, 2001) авторы, тем не менее, приняли более удобную и искусственную трактовку, рассмотрев *B. trichophyllum* в ранге разновидности *B. aquatile*. Гибридную природу *B. aquatile* также рассматривает Н. Н. Цвелев (1998).

Вышесказанное резюмировано нами в схеме родственных связей некоторых видов *Batrachium* (рис. 6).

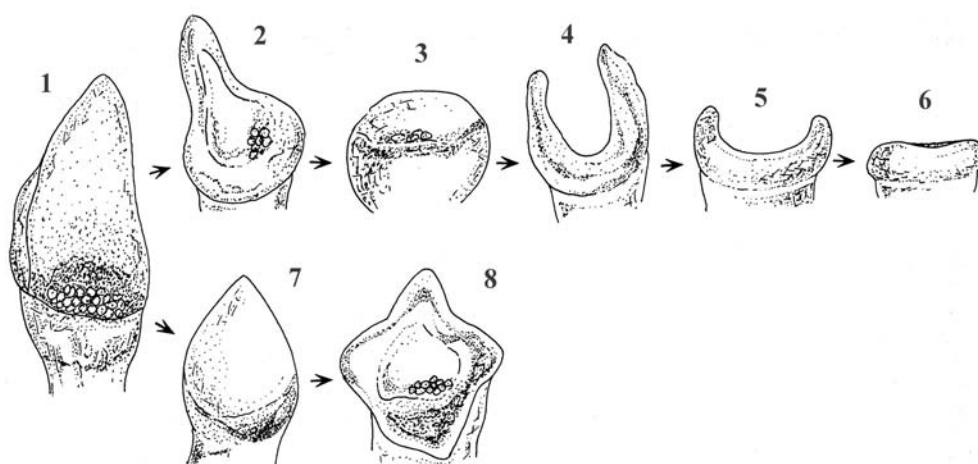


Рис. 5. Типы нектарников *Batrachium* и их возможная эволюция (по: Dahlgren, 1992).

1. чешуевидный, 2. грушевидный, 3. чашевидный (округлый),
4. подкововидный, 5. полулунный, 6. кольцевидный,
7. треугольный, 8. звездчатый.

Кроме всего, хочется акцентировать внимание на том, что уверенное определение шелкошников можно проводить на хорошо и правильно собранном материале. Для этого растения следует гербаризировать во время цветения и начале плодоношения. Часто нужно собирать их с одного и того же места, на разных стадиях развития, так как некоторые виды меняют свой внешний облик в течение вегетационного периода. Необходимо также выяснять, образует ли растение плавающие листья, на какой фазе роста это наступает, насколько они развиваются (с нормально развитой пластинкой это листья или переходные). Очень важно знать особенности местообитания шелкошников: живет ли данный

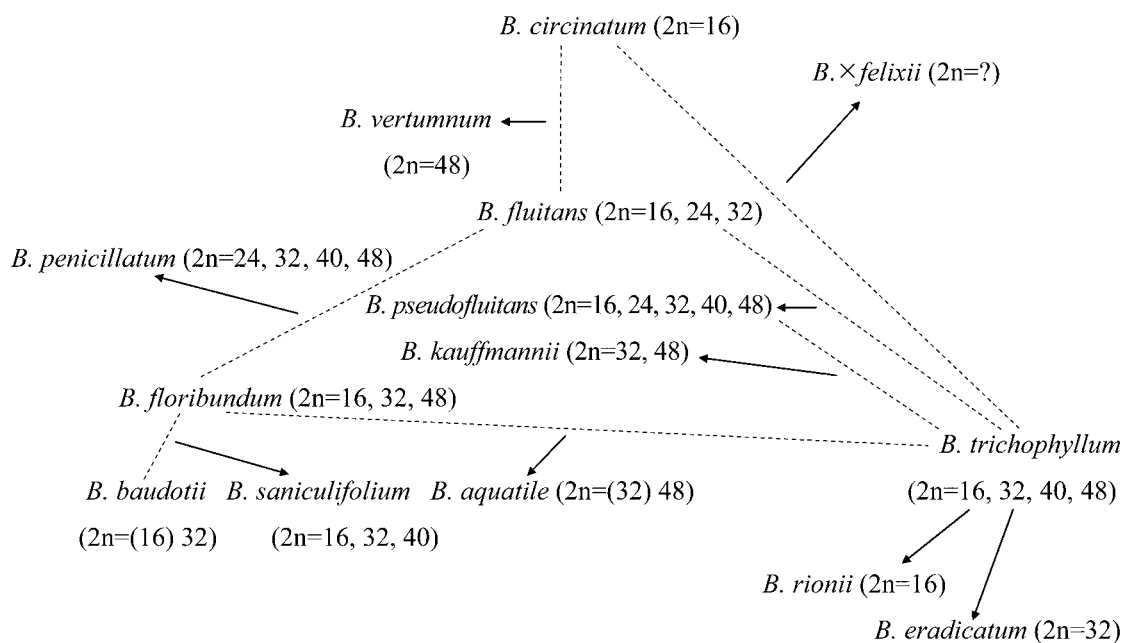


Рис. 6. Схема родственных связей некоторых видов *Batrachium* (ориг.).

Пунктирной линией соединены гибридирующие виды, стрелками обозначены производные таксоны.

вид в пресной, соленой или солоноватой воде, стоячий ли это водоем или проточные речные воды. Нередко шелковники образуют особые, наземные формы, которые невозможно определить, если тут же не собраны нормально развитые особи.

Главными признаками, которыми, на наш взгляд, следует руководствоваться при определении этой группы растений будут размеры цветков; форма нектарной ямки; число плодиков и их размеры; характер, форма и степень расчленения листьев, способность листьев спадаться вне воды, величина их конечных сегментов, наличие черешков, относительные размеры листьев и междоузлий; присутствие волосков на цветоносе, листовых влагалищах и др. частях растения; а также необходимо учитывать особенности их экологии и географии.

### Заключение

В заключение отметим, что гибридизационные процессы, экологическая специализация и географическая изоляция являются ведущими в эволюции и видообразовании данной группы водных растений. Все это приводит к объективным трудностям в идентификации шелковников, которые во многом можно преодолеть при правильном сборе материала и внимательной с ним работе. Также подчеркнем, что использование современных методов гено- и хемосистематики, может принести новые результаты, которые позволили бы уточнить таксономию данного рода и более детально осветить филогенетические отношения в этой группе. В конце мы приводим ключ для определения шелковников рассматриваемой территории, в котором отражено наше видение состава и распространения этой группы растений, основанное на литературных данных, гербарных материалах, а также личных наблюдениях автора в природе.

#### Ключ для определения видов *Batrachium* европейской части России<sup>1</sup>

*Batrachium* (DC.) S. F. Gray — Шелковник, водяной лютик  
(*Ranunculus* L. subgen. *Batrachium* (DC.) Peterm.)

1. Растения с 3—5-раздельными, -рассеченными или -лопастными округло-щитовидными плавающими и многократно рассеченными на нитевидные сегменты погруженными листьями ..... 2.
- + Растения только с многократно рассеченными на нитевидные сегменты погруженными листьями ..... 7.
2. Морские или солоноватоводные растения. Плавающие листья часто отсутствуют или слабо развиты, как правило, у особей, произрастающих на мелководьях, обычно 3-рассеченные. Цветки 12—20 мм в диам., нектарная ямка полулунная. —  
**1. *B. marinum* Fries** (*R. marinus* (Fries) C. Hartm.; син.: *B. fluitans* (Lam.) Wimm. f. *marinum* Gelert, *R. baudotii* Godr. var. *submersus* Litv., *B. baudotii* (Godr.) F. W. Schultz subsp. *marinum* (Fries) Tzvel.) — **III. приморский.**

Мн. До 300. VII—VIII. Побережье Финского залива и южное побережье Белого моря (?).

Примечание. Данный вид представляет собой балтийскую расу западно- и южноевропейского *B. baudotii* и многими авторами рассматривается в составе последнего.

---

<sup>1</sup> При цитировании видов первым дается действительное название в роде *Batrachium*, затем название в роде *Ranunculus*, далее приводится список основных синонимов и в конце — русское название растения. Далее указано однолетник это или многолетник, размеры растения (см), время цветения, охарактеризованы местообитания и распространение видов. Ряд таксонов снабжены примечаниями по таксономии, географии и др. вопросам.

- + Пресноводные растения. Плавающие листья почти всегда хорошо развиты, особенно на цветущих побегах ..... 3.
3. Погруженные листья (5)10—30 см дл., длиннее междоузлий, вне воды кистевидно спадающие, их конечные сегменты более 1 см дл. Цветки (12)18—32 мм в диам., нектарная ямка грушевидная. Речные растения ..... 4.
- + Погруженные листья 2—6(10) см дл., короче или почти равны междоузлиям, вне воды не спадающие, их конечные сегменты менее 1 см дл. Цветки 10—30(40) мм в диам., нектарная ямка грушевидная или чашевидная. Растения преимущественно стоячих вод ..... 5.
4. Цветоложе густоволосистое. — **2. *B. penicillatum* Dumort.** (*R. penicillatus* (Dumort.) Bab.; син.: *R. fluitans* Lam. var. *heterophyllus* Coss. et Germ.) — **III. кистелистный.**  
Мн. До 300—400. VII—VIII. Быстрые слабоминерализованные реки на северо-западе территории (Карелия, Мурманская обл., север Ленинградской и северо-запад Вологодской обл.).  
Примечание. Происходит от гибридизации *B. fluitans* и *B. floribundum*.
- + Цветоложе голое или с единичными волосками. — **3. *B. nevense* Tzvel.** (*R. nevesis* (Tzvel.) Luferov) — **III. невский.**  
Мн. До 300. VII—VIII. Быстрые мягководные реки Карелии, Мурманской и Ленинградской обл.  
Примечание. По-видимому, происходит от скрещивания *B. fluitans* с *B. dichotomum*.
5. Цветоложе густоволосистое ..... 6.
- + Цветоложе голое или с единичными волосками. Цветки 12—18(22) мм в диам., нектарная ямка грушевидная. — **4. *B. dichotomum* (Schmalh.) Trautv.** (*R. schmalhausonii* Luferov; син.: *R. aquatilis* L. var. *dichotomus* Schmalh., *R. dichotomus* (Schmalh.) Orlova, non DC.) — **III. дихотомический.**  
Мн. 50—100. VII—VIII. Мелководные участки озер. Карелия, Мурманская (?) и Ленинградская обл.
6. Плавающие листья хорошо развиты, б. м. отчетливо дифференцированы от погруженных, 3—5-лопастные или -раздельные с базальной выемкой обычно 120—180° и городчатым краем. Цветки 16—30 мм в диам., нектарная ямка грушевидная. Цветоножки длиннее противлежащих всегда плавающих листьев. — **5. *B. floribundum* (Bab.) Dumort.** (*R. peltatus* Schrank; син.: *B. aquatile* (L.) Dumort. var. *peltatum* (Schrank) Dumort., *R. aquatilis* L. var. *peltatus* (Schrank) W. D. J. Koch, *R. floribundum* Bab., *R. rhipiphyllum* Bast., *B. rhipiphyllum* (Bast.) Dumort., *B. truncatum* (W. D. J. Koch) Dumort., *B. langei* F. W. Schultz ex Nym., *B. peltatum* (Schrank) V. V. Petrovsky, non Bercht. et J. Presl) — **III. обильноцветущий.**  
Одн., мн. 100—300. Озера, речные плесы и заливы. Карелия, Мурманская, Калининградская (?), Ленинградская и Вологодская обл.  
Примечание. Крупные северные растения могут быть отнесены к **var. *septentrionale* (H. Lindb. ex Hjelt) A. A. Bobrov comb. et stat. nov.** (= *R. peltatus* Schrank subsp. *septentrionalis* H. Lindb. ex Hjelt, 1906, Acta Soc. F. et Fl. Fenn. 30, 1 : 228; *R. peltatus* var. *septentrionalis* H. Lindb.).
- + Плавающие листья постепенно переходят в погруженные, часто недоразвиты, 3—5-рассеченные, реже -раздельные с базальной выемкой обычно 0—90°, по краю зубчатые. Цветки 10—18 мм в диам., нектарная ямка чашевидная (округлая). Цветоножки короче или равны противлежащим как плавающим, так и погруженным листьям. — **6. *B. aquatile* (L.) Dumort.** (*R. aquatilis* L.; син.: *R. diversifolius* Gilib., *R. diversifolius* Schrank, *R. heterophyllus* Weber, *R. peltatus* Moench, non Schrank, *B. heterophyllum* S. F. Gray, *B. peltatum* (Moench) Bercht. et J. Presl, *R. radians* Revel, *B. radians* (Revel) Des Moul., *B. carinatum* Schur, *B. gilibertii* V. Krecz.) — **III. водяной.**  
Одн., мн. До 100. VI—VIII. Реки, озера, старицы, пруды, на мелководных, часто обсыхающих местах. Редкое растение (западные р-ны Ленинградской обл., Псковская и Брянская обл.).

Примечание. Ранее для рассматриваемой территории приводился из Тамбовской обл. (Кирсановский р-н, близ с. Можарово), поскольку соответствующий гербарный материал найти не удалось, а основной ареал этого вида простирается гораздо западнее, данное указание *B. aquatile* нуждается в уточнении.

7. Листья 1—2(3) см дл., сидячие, немного стеблеобъемлющие, в очертании от округлых до почковидных, жесткие, вне воды не спадающие, расположены перпендикулярно стеблю, обычно во много (4—5) раз короче междоузлий, сегменты размещены в одной плоскости. Цветки 12—20 мм в диам., нектарная ямка полулунная — **7. *B. circinatum* (Sibth.) Spach** (*R. circinatus* Sibth.; син.: *R. foeniculaceus* Gilib., *B. foeniculaceum* (Gilib.) V. Krecz.) — **III. завитой.**

Мн. 30—80(100). VI—VIII. Озера, водохранилища, плесы и затишные участки рек. Во всех обл.

Примечание. В местах совместного обитания *B. circinatum* и *B. trichophyllum* может быть встречен их стерильный гибрид — *B. ×felixii* Sob (*R. ×glueckii* A. Félix ex C. D. K. Cook), обладающий промежуточными морфологическими признаками. Поскольку данные растения весьма различны по экологии и вместе произрастают нечасто, их гибрид в регионе редок.

- + Листья 2—20(24) см дл., с черешками, часто довольно длинными, не стеблеобъемлющие, в очертании от полукруглых до обратнотреугольных, вне воды не спадающие или спадающие, расположены под углом к стеблю, обычно немного (1,5—2 раза) короче, равны или длиннее междоузлий, сегменты размещены в разных плоскостях ..... 8.
8. Листья 5—20(24) см дл., на довольно длинных черешках, вне воды кистевидно спадающие, длиннее междоузлий, внутренняя часть пластинки короче боковых, их конечные сегменты длиннее 1 см. Цветки 10—20 мм в диам. Плодики обычно более 1,7 мм дл., неравнобоко-эллиптические, ярко зеленые, к вершине темные, почти черные, отчетливо волосистые в верхней части, носик короткий, смещенный на брюшную сторону, поперечные морщины неровные, изогнутые или волнистые. Листья и их влагалища, как правило, голые, однако, во время цветения верхние из них могут быть покрыты волосками. Растения проточных вод ..... 9.
- + Листья менее 5 см дл., на коротких черешках или почти сидячие, вне воды не спадающие или частично спадающие, б. м. растопыренные, немного короче или равны междоузлиям, внутренняя часть пластинки равна боковым, конечные сегменты короче 1 см. Цветки 6—11 мм в диам. Плодики обычно менее 1,7 мм дл., довольно широкие, более округлой формы, более светлой и равномерной окраски, волоски в верхней части развиты слабо или почти отсутствуют, носик более длинный и менее смещен на брюшную сторону, поперечные морщины на плодиках б. м. ровные. Листья, их влагалища и верхние части стебля в той или иной степени волосистые. Растения преимущественно стоячих вод ..... 10.
9. Листья 8—20(24) см дл. Цветки 14—20 мм в диам., (4)6—8-трехрассеченные, нектарная ямка грушевидная. — **8. *B. pseudofluitans* (Syme) Nym.** (*R. pseudofluitans* (Syme) Newbold ex Baker et Foggitt; син.: *R. aquatilis* L. subsp. *peltatus* (Schränk) Syme var. *pseudofluitans* Syme, *R. vaginatus* Freyn, *R. calcareus* Butcher, *R. penicillatus* (Dumort.) Bab. var. *calcareus* (Butcher) C. D. K. Cook, *R. penicillatus* subsp. *pseudofluitans* (Syme) S. D. Webster) — **III. ложноплывущий.**

Мн. До 300. VI—VIII. Речные перекаты и стремнины. Редкое растение, известное пока только с северо-запада Вологодской обл.

Примечание. Происходит от гибридизации *B. fluitans* с *B. trichophyllum*.

- + Листья 5—10(12) см дл. Цветки 10—15 мм в диам., 3—4(5)-трехрассеченные, нектарная ямка полулунная. — **9. *B. kauffmannii* (Clerc) V. Krecz.** (*R. kauffmannii* Clerc; син.: *R. pseudoflaccidus* Petunn., *R. carinatus* Freyn, *R. carinatus* var. *kauffmannii* (Clerc) Petunn., *R. divaricatus* auct. ross. p. p., *B. divaricatum* auct. ross. p. p., *R. pseudofluitans* auct., non Syme) — **III. Кауфмана.**



Мн. До 150—200. VI—VIII. Быстрины, перекаты рек и ручьев. Обычен в лесной полосе, к югу редееет, начиная с Воронежской и Саратовской обл., по-видимому, отсутствует.

Примечание. Гибридизирует с *B. trichophyllum*. Возможно, возник в результате скрещивания *B. pseudofluitans* и *B. trichophyllum*.

10. Соплодия с 50—80(100) очень плотно расположенными плодиками 0,7—1(1,2) мм дл. Цветки 6—8 мм в диам., нектарная ямка полулунная. Растения мелкие, тонкие, с б. м. курчавыми вне воды листьями 2—2,5 см дл. — **10. *B. rionii* (Lagger) Nym.** (*R. rionii* Lagger; син.: *R. flaccidus* Pers. var. *parviflorum* C. A. Mey., *R. trichophyllum* Chaix var. *rionii* (Lagger) Rikli, *R. flaccidus* var. *rionii* (Lagger) Hegi, *R. trichophyllum* subsp. *rionii* (Lagger) Соб., *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch subsp. *rionii* (Lagger) C. D. K. Cook, *B. saichinense* Klinkova) — **III. Риона.**

Одн. 10—50(70). V—VII. Пересыхающие старицы, пруды, мелкие временные водоемы с пресными и солоноватыми водами. В степной зоне (Воронежская, Саратовская, Волгоградская и др. обл.).

Примечание. Вид мелких эфемерных водоемов аридных территорий. В рассматриваемом регионе, по-видимому, является заносным. Известные указания для более северных обл. (Пензенская, Самарская и др. обл.), скорее всего, относятся к следующему виду.

- + Соплодия с 5—30(35) более рыхло расположенными плодиками 1—1,7 мм дл. ... 11.  
11. Листья 2—4(5) см дл., 3-трехрассеченные, с многочисленными сегментами. Цв. 7—11 мм в диам., нектарная ямка полулунная. Плодики 1,2—1,7 мм дл. в числе 15—30(35). Относительно крупное растение с укореняющимися только в нижних узлах стеблями и хазмогамными цветками. Листья, их влагалища и верхние части стебля, как правило, сильно волосистые, однако, встречаются и почти голые формы. — **11. *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch** (*R. trichophyllum* Chaix; син.: *R. flaccidus* Pers., *R. aquatilis* L. var. *diffusus* With., *R. paucistamineus* Tausch, *B. aquatile* (L.) Dumort. var. *trichophyllum* (Chaix) Spach, *R. drouetii* F. W. Schultz, *B. paucistamineum* (Tausch) Opiz, *B. villosum* F. W. Schultz ex Gren. et Godr., *B. drouetii* (F. W. Schultz) Bosch, *R. divaricatus* Schrank, *B. divaricatum* (Schrank) Wimm.) — **III. волосистolistный.**

Одн., мн. До 100. VI—VIII. Реки, озера, водохранилища, старицы, пруды, на мелководных, часто обсыхающих местах. По всей территории.

Примечание. Образует гибриды с *B. aquatile* (= *B. × lutzii* (A. Félix) Janch.; *R. × lutzii* A. Félix), *B. circinatum* и *B. kauffmannii*.

- + Листья 1—2,5 см дл., 2-трехрассеченные, с немногочисленными сегментами. Цв. 6—8 мм в диам., нектарная ямка полулунная. Плодики 1—1,3 мм дл. в числе 5—15(25). Мелкое растение с распростертыми, укореняющимися во многих узлах стеблями и клейстогамными цветками. Листья, их влагалища и верхние части стебля покрыты волосками слабее. — **12. *B. eradicatum* (Laest.) Fries** (*R. eradicatus* (Laest.) Johans.; син.: *R. aquatilis* L. var. *eradicatus* Laest., *B. confervoides* Fries, *R. confervoides* (Fries) Fries, *R. lutulentus* E. P. Perrier et Songeon, *R. aquatilis* var. *confervoides* (Fries) G. Lawson, *R. trichophyllum* Chaix var. *confervoides* (Fries) Rikli, *R. trichophyllum* subsp. *lutulentus* (E. P. Perrier et Songeon) Vierh., *R. trichophyllum* var. *eradicatus* (Laest.) W. B. Drew, *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch subsp. *lutulentum* (E. P. Perrier et Songeon) Janch., *R. trichophyllum* subsp. *eradicatus* (Laest.) C. D. K. Cook, *B. trichophyllum* subsp. *eradicatum* (Laest.) A. Löve) — **III. неукореняющийся.**

Одн., мн. 10—30(40). VI—VIII. Водораздельные ледниковые озера, на мелководьях, преимущественно на песчаных грунтах. Довольно обычно на севере региона, к югу до Новгородской, Тверской, Московской и Костромской (?) обл.

Примечание. Вид весьма сходен с мелкими особями *B. trichophyllum*. Однако, представляет собой уже достаточно хорошо обособившуюся арктоальпийскую расу последнего вида. В пользу чего говорит и то, что растения *B. eradicatum* сохраняют свои признаки в культуре. На большей части территории реликт последнего оледенения.

## Благодарности

Выражаю искреннюю признательность Dr G. Dahlgren и Dr G. Wiegleb за любезно присланные оттиски своих статей. Работа выполнена благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49524) и Фонда содействия отечественной науке.

## Список литературы

- Кречетович В. И. Шелковник, водяной лютик — *Batrachium* S. F. Gray // Флора СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 335—350.
- Цвелев Н. Н. О лютиках (*Ranunculus* L., *Ranunculaceae*) секции *Ranunculus* в Восточной Европе // Нов. сист. высш. раст. 1996. Т. 30. С. 53—78.
- Цвелев Н. Н. Род *Batrachium* (DC.) S. F. Gray (*Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Нов. сист. высш. раст. 1998. Т. 31. С. 67—81.
- Цвелев Н. Н., Гринвальд А. Р. Шелковник — *Batrachium* (DC.) S. F. Gray // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, Изд-во СПХФА, 2001. Т. 10. 165—174.
- Cook C. D. K. Studies of *Ranunculus* subgenus *Batrachium*. I. Chromosome numbers // *Watsonia*. 1962. Vol. 5. P. 123—126.
- Cook C. D. K. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray // *Mitt. Bot. Staatssamml. München*. 1966. Bd. 6. S. 47—237.
- Cook C. D. K. Hybridization in the evolution of *Batrachium* // *Taxon*. 1970. Vol. 19. № 2. P. 161—166.
- Dahlgren G. Karyological investigations in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* on the Aegean islands // *Pl. Syst. Evol.* 1991. Vol. 177. P. 193—211.
- Dahlgren G. *Ranunculus* subgenus *Batrachium* on the Aegean islands and adjacent areas: nectary types and breeding system // *Nord. J. Bot.* 1992. Vol. 12. № 3. P. 299—310.
- 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., Cronberg N. Species differentiation and relationships in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (*Ranunculaceae*) elucidated by isozyme electrophoresis // *Symb. Bot. Ups.* 1996. Vol. 31. № 3. P. 91—104.
- 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.
- 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.
- Haslam S. M. River plants of Western Europe. The macrophytic vegetation of watercourses of the European Economic Community. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 750 p.
- Holmes N. T. H. *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. in the British Isles // *Watsonia*. 1980. Vol. 13. Pt. 1. P. 57—59.
- Hong D.-Y. A biosystematic study on *Ranunculus* subgenus *Batrachium* in S Sweden // *Nord. J. Bot.* 1991. Vol. 11. № 1. P. 41—59.
- Turla K. Cyto-taxonomical studies in *Ranunculus fluitans* Lam. and *R. penicillatus* (Dumort.) Bab. from Lower Silesia (Poland). Preliminary report // *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 1970. Vol. 13. P. 119—123.
- Turla-Krzybowska K. Cyto-embryological studies in self-incompatible populations of *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. from Poland // *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 1978. Vol. 21. P. 9—21.
- Webster S. D. *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. in Britain and Ireland // *Watsonia*. 1988. Vol. 17. P. 1—22.
- Webster S. D. A chromatographic investigation of the flavonoids of *Ranunculus* L. subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray (water buttercups) and selected species in subgenus *Ranunculus* // *Aquat. Bot.* 1991. Vol. 40. № 1. P. 11—26.
- Wiegleb G., Herr W. Taxonomie und Verbreitung von *Ranunculus* subgenus *Batrachium* in niedersächsischen Fließgewässern unter besonderer Berücksichtigung des *Ranunculus penicillatus*-Komplexes // *Gött. Flor. Rundbr.* 1983. Bd. 17. Hf. 3—4. S. 101—150.

## К ОПРЕДЕЛЕНИЮ СЛОЖНЫХ ГРУПП ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ГИБРИДОВ

В. Г. Папченков

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

У многих ботаников-флористов определение водных растений вызывает несомненные затруднения. Небольшие гербарии периферийных вузов, например, просто «кричат» об этом. Причиной такого положения является не только слабое знание данной группы растений и невысокий интерес к ней большинства ботаников, но и реально существующие сложности, связанные с полиморфизмом водных растений, их большой сезонной и экологической изменчивостью и высокой гибридогенной активностью.

Прежде чем перейти к непосредственному рассмотрению обозначенной темы, должен отметить, что мною принято типологическое («узкое») понимание вида (Комаров, 1934, 1944; Северцов, 1988; Diamond, 1992; Magnus, 1992; и др.) и видовой ранг придан всем гибридам растений. Такой подход позволяет учитывать полное таксономическое разнообразие флоры водных объектов и видеть реальную роль гибридных растений в ее структуре.

Наиболее разнообразной и сложной группой водных растений являются рдесты, с которыми связано особенно большое число известных на водоемах и водотоках гибридов и незаслуженно сводимых в синонимы видов. Самым ярким примером в этом отношении может быть *Potamogeton gramineus* L. s.l. Работа в различных гербариях показала, что к этому традиционно широко понимаемому у нас таксону (Юзепчук, 1934; Маевский, 1964; Мязметс, 1979; и др.) относится ряд близких видов: *P. gramineus* L. s.str., *P. graminifolius* (Fries) Fryer, *P. heterophyllus* Schreb., *P. wolfgangii* Kihlm., *P. biformis* Hagstr. и целая группа гибридов, многие из которых давно описаны как гибридные виды (Fischer, 1907; Fryer, Bennett, 1915; Hagström, 1916; Галинис, 1964, 1969; Preston, 1988, 1995; Wiegleb, 1988; и др.).



Рис. 1. *Potamogeton gramineus* L. s.str.

Центр этой группы занимает *P. gramineus* s.str. — рдест злаковый (рис. 1), от которого расходятся противоположащими парами четыре вида. Первую пару образуют контактирующие между собой на Средней Волге северный *P. wolfgangii* — рдест Вольфганга (рис. 2) и южный *P. biformis* — рдест двуликий (рис. 3). Для них обоих характерно обилие плавающих листьев (особенно для *P. wolfgangii*). Различия же связаны с размером плодов (мелкие у первого и крупные у второго) и с формой погруженных листьев: у *P. wolfgangii* они ланцетные, на верхушке стянутые в острие, крупные и малочисленные, темные, малопрозрачные; у *P. biformis* — небольшие, тупые, линейно-лопатчатые, многочисленные, ярко-зеленые.

Вторую пару составляют встречающиеся вместе *P. heterophyllus* — рдест разнолиственный (рис. 4) и *P. graminifolius* — рдест злаковидный (рис. 5). У последнего плавающие листья часто отсутствуют. Основные различия в обилии и форме погруженных листьев: у рдеста злаковидного из-за длинных междоузлий и слабого ветвления они ма-

лочисленны, по форме ланцетные или ланцетно-лентовидные, тупые или приостренные, но без острия; у рдеста разнолистного из-за обильного ветвления — многочисленные, большей частью некрупные, сложенные вдоль и серповидно изогнутые, оттянутые в тон-



Рис. 2. *Potamogeton wolfgangii* Kihlm.



Рис. 3. *Potamogeton biformis* Hagstr.



Рис. 4. *Potamogeton heterophyllus* Schreb.



Рис. 5. *Potamogeton graminifolius* (Fries) Fryer

кое острие. Хорошо различается эта пара и соцветиями: у *P. heterophyllus* они собраны по несколько штук на верхушке генеративного побега, их относительно короткие цветоносы обычно дуговидно изогнуты; у *P. graminifolius* цветоносы преимущественно длинные, прямые, по 1(2) на верхушке побега.

Занимающий центральное положение *P. gramineus* s.str. отличается от всех приведенных выше видов прежде всего линейной формой длинных, узких погруженных листьев, часто оттянутых в длинное острие, а также разнообразием их размеров на одном растении. У этого вида, как и у *P. graminifolius*, на верхушках побегов по 1—2 цветоноса, часто разной длины (рис. 1).

Юго-восточный *P. biformis*, описанный из болот Казахстана (Мяэметс, 1979), по Куйбышевскому водохранилищу проник до границ Чувашии и Марий Эл и здесь гибридизирует с *P. gramineus*, образуя сочетающую в себе признаки родительских видов форму, описанную в качестве

нового гибридного вида *P. ×biformoides* Parph. (Папченков, 1997). Для таких растений характерна сильно разветвленная погруженная часть и хорошо развитые плавающие листья. Цветоносы по одному, тонкие. Нередко образующиеся плоды по форме и размерам похожи на плоды *P. biformis*, но имеют острый киль. От *P. biformis* гибридный вид отличается более крупными погруженными листьями (до 8—13, а не до 4 см дл.) и менее интенсивным повторным ветвлением боковых побегов. От *P. graminifolius* — многократным повторным ветвлением, наличием линейно-лопатчатых листьев на концах ветвей, большим числом плавающих листьев и крупными плодами (рис. 6).

В Куйбышевском водохранилище встречен еще один ранее неизвестный рдест, являющийся гибридом между *P. nodosus* Poir. и *P. biformis*. Он описан под названием *P. ×mariensis* Parph. (Папченков, 1997). От *P. nodosus* этот рдест отличается короткими линейно- и овально-лопатчатыми сидячими или коротко черешчатыми погруженными листьями. От *P. biformis* и *P. ×biformoides* — гораздо более крупными подводными листьями, многие из которых (а не только верхние) имеют черешки, большими толстоватыми плавающими листьями и широкими черешками. Пока данный стерильный гибрид известен только из верховьев Куйбышевского водохранилища.



Рис. 6. *Potamogeton*  
*x biformoides* Papch.

Кроме 5 видов и двух вновь описанных гибридов, группа *P. gramineus* представлена еще четырьмя таксонами, имеющими гибридную природу, — это *P. x nericius* Hagstr., *P. x nitens* Web., *P. x sparganifolius* Laest ex Beurl. и *P. x zizii* Mert. et Koch.

*P. x nericius* является довольно редким гибридом между *P. alpinus* Balb. и *P. gramineus*. Для него характерны отходящие от основания стебля многочисленные простые длинные или с немногими небольшими ветвями побеги. Погруженные листья главного стебля имеют размеры 4—8×0,6—1,3 см, эллиптическую или удлинненно-эллиптическую форму, острые или тупые, иногда с остроконечием, волнистые и едва зубчатые по краю, по сторонам центральной жилки с полосками лакун, особенно широкими у основания, сидячие, верхние на черешке. Плавающие листья полукожистые, эллиптические до продолговато-эллиптических, размером 3,8—7×1—2 см, на верхушке часто с небольшим острием, на коротком черешке. Цветоносы не

утолщенные, не длиннее верхних листьев, с небольшим бесплодным колоском наверху. Цвет растения буровато-зеленый или зеленый, но меняющийся на красноватый при сушке (рис. 7).

*P. x nitens* — самый старый из описанных рдестовых гибридов. К нему в большинстве случаев относят все гибриды между *P. perfoliatus* L. и агрегацией видов, близких к



Рис. 7. *Potamogeton*  
*x nericius* Hagstr.



Рис. 8. *Potamogeton*  
*x nitens* Web.

*P. gramineus*. При таком понимании этого таксона он представляет собой группу гибридов хотя и родственных, но разных видов. В гербарии ИБВВ РАН, например, эта группа представлена *P. x nitens* s.str., *P. x involutus* (Fryer) H. et J. Groves и *P. x falcatus* Fryer (Папченков, 1997).

*P. x nitens* s.str. рассматривается как гибрид между *P. heterophyllus* и *P. perfoliatus* (Fryer, Bennett, 1915). Это растение активно ветвится почти от основания стебля. Боковые побеги короткие, без повторного ветвления. Чаще всего имеются только погруженные, полустеблеобъемлющие, полупрозрачные листья, 4—9(11) см дл.

и 1—1,5 см шир., удлинненно-узкойцевидной или, реже, удлинненно-продолговатой формы, часто с приподнятыми вверх краями (лодочкообразно свернутые), с тупой или приостренной верхушкой и округленные в основании. Цветоносы короткие, несколько толще стебля. Колосок густой, короткий. Плоды маленькие, полукруглые, с реброобразным килем, завязываются и вызревают редко. Цвет растения темно- или буровато-зеленый.

*P. x sparganifolius* — 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.

*P. x zizii* Mert. et Koch. Широко распространенный гибридогенный вид, возникший в результате гибридизации видов, относимых к *P. gramineus* s.l., с *P. lucens* L. В отличие от *P. lucens*, у рдеста Цица ветви отходят под острым, а не прямым углом. Наверху побе-

гов нередко бывают развиты кожистые или полукожистые плавающие листья, варьирующие по размеру, форме и длине черешка. Погруженные листья в основании стебля редуцированы до филлодиев, в остальной его части имеют пластинку 5—13×1—2,5 см, ланцетной или суженно-эллиптической формы, на верхушке оттянуты в острие или стянуты в небольшое остроконечие, сидячие или на коротком черешке. Прилистники травянистые, иногда полукожистые, на спинке с двумя килями, внизу стебля и на боковых побегах маленькие, вверху крупные. Цветоносы длинные, толстые, утолщенные кверху, часто образуют пучек наверху побега. Плоды маленькие, латерально сплюснутые, с острым центральным и боковыми килями, со сдвинутым к брюшной стороне коротким носиком, вызревают редко. Цвет растения зеленый, темно-зеленый, оливково-зеленый. Данный таксон является явно сборным, что хорошо видно по приведенным ниже фотографиям гербарных листов с этим растением (рис. 9).



*P. gramineus* × *lucens*

*P. heterophyllus* × *lucens*

*P. graminifolius* × *lucens*

*P. biformis* × *lucens*

Рис. 9. *P. × zizii* Mert. et Koch s.l.

Не менее активно гибридизируют *P. lucens* и *P. perfoliatus*. Гибрид между этими двумя видами, называемый *P. × salicifolius* Wulfg. (= *P. × decipiens* Nolte), относится к числу наиболее известных и широко распространенных (Wiegand, 1988; Preston, 1995). В бассейне Волги, например, он часто встречается и местами весьма обилен на малых реках Верхнего Поволжья (Папченко и др., 1995, 1996, 1997; Папченко, 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. 10).



Рис. 10. *Potamogeton* × *salicifolius* Wulfg.

Рис. 11. *Potamogeton* × *babingtonii* A. Benn.

Местами не редок *P. × babingtonii* A. Benn. (*P. lucens* × *P. praelongus* Wulf.), габитуально больше похожий на *P. lucens*, но имеющий подобно *P. praelongus* коленчатый стебель. Листовые пластинки у этого гибрида (стерильного, как и все последующие) обычно овальной формы: они округлены как внизу, резко переходя в короткий черешок, так и вверху, где имеют характерное для *P. lucens* острие или не имеют его (рис. 11).

Для другого гибрида *P. praelongus*, но уже с *P. perfoliatus* (*P. × cognatus* Aschers. et Graebn.),

характерны полустеблеобъемлющие, удлинненно-треугольные листья, от округленного основания постепенно сужающиеся к тупой вершине с небольшим колпачком или без него.

Гибрид между *P. perfoliatus* и *P. crispus* L. (*P. × cooperi* (Fryer) Fryer) больше похож на первый родительский вид, но в пазухах листьев главного стебля этого растения обычно развиваются укороченные побеги с небольшими овально-лопатчатыми сидячими, но не стеблеобъемлющими листьями. При отсутствии пазушных побегов распознается по листьям основного побега, имеющим скорее узкоовальную с небольшим сужением к верхушке форму, чем яйцевидную, характерную для *P. perfoliatus*. В Европе это один из самых широко распространенных гибридов (Wiegleb, 1988; Preston, 1995), в бассейне же Волги он редок.

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-зеленые, заметно уже и короче, поверхность их обычно гладкая, а не волнистая, черешок от короткого до довольно длинного; плавающие листья, если они имеются, длинночерешковые, полужокоистые или кожистые, без гибкого сочленения пластинки с черешком.



Рис. 12. *Potamogeton*  $\times$  *nerviger* Wlfg.

Для *P. × nerviger* Wlfg., также имеющего одним из родителей *P. lucens*, но другим — *P. alpinus*, наоборот, характерны крупные листья, обычно более длинные, чем у типичного *P. lucens*, при той же или несколько меньшей ширине, сидячие или почти сидячие, малопрозрачные, темно-зеленые, часто краснеющие (рис. 12). На Средней Волге данный гибрид обнаружен лишь в оз. Яльчик (Волжский р-н Марий Эл), тогда как на Верхней Волге (судя по материалам гербария ИБВВ РАН) это растение распространено достаточно широко.

В бассейне Верхней Волги изредка встречается *P. × griffithii* A. Benn. — гибрид *P. alpinus* и *P. praelongus*, сочетающий в себе признаки родительских видов.

В числе других в бассейне Волги отмечены также:

*P. × olivaceus* Vaagöe ex G. Fisch. — гибрид между *P. alpinus* и *P. crispus* с листьями, по форме более похожими на листья *P. crispus*, но не курчавыми, а плоскими, более длинными при той же ширине и тупо- или остроотреугольными, а не округленными, на верхушке; окраска листьев чаще всего такая же, как у *P. alpinus*, особенно часто буро окрашенными бывают главные жилки листьев.

*P. × pseudosarmaticus* Papch. Растения этого очень редкого гибрида (*P. lucens*  $\times$  *P. sarmaticus* Mäemets), известного пока лишь по находке 1945 г. в оз. Кулигаш в Актанышском р-не Татарстана (Папченков, 1993), по форме листьев очень похожи на *P. lucens* var. *acuminatus* (Schum.) Fries, но у всех основных жилок имеются полосы лакун, характерные для *P. sarmaticus*.

*P. × torssanderi* (Tis.) Hagstr. — тройной гибрид: *P. heterophyllus*  $\times$  *P. lucens*  $\times$  *P. perfoliatus* (Галинис, 1964, 1969). В облике этого растения сочетаются признаки *P. × zizii* и *P. × salicifolius* и его, возможно, следует рассматривать как гибрид *P. × zizii* с *P. perfoliatus*.

Из негибридных растений обращает на себя внимание *P. longifolius* J. Gay (рис. 13), часто рассматриваемый в качестве разновидности рдеста блестящего (*P. lucens* var. *longifolius* (J. Gay) Cham. et Schlecht.), наиболее обильный в речной части Горьковского водохранилища и иногда отмечаемый на малых



Рис. 13. *Potamogeton* *longifolius* J. Gay

реках Верхнего Поволжья (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.

Гораздо чаще встречается гибрид между *P. longifolius* и *P. lucens*, описанный под названием *P. × pseudolongifolius* Papch. (Папченков, 2001). Для растений этого таксона характерно наличие крупных погруженных дистьев (20—25 см дл. при ширине 3—5 см) от широкой середины постепенно сужающихся к обоим концам и имеющих короткие (около 5 мм) или длинные (1—1,5 см) черешки, при этом листья могут быть либо только крупными, либо сочетаться со сравнительно мелкими, более свойственными для типичного *P. lucens*, тогда как у *P. longifolius* все листья длинные, узкие, с черешком до 5 см.

Не менее сложно определять рдесты sect. *Graminifolii* Fries. И в первую очередь это относится к группе видов из родства *P. pusillus* L. s.l., которые неоднократно выделялись и вновь низводились до внутривидовых таксонов разного ранга этого обширного и в таком объеме чрезвычайно полиморфного вида. Наиболее ярко сложная структура этого таксона видна по работе Гребнера (Graebner, 1907), которым в пределах *P. pusillus* рассматривались subsp. *sturrockii* A. Benn., proles *berchtoldii* (Fieb.) Aschers. с двумя вариациями и двумя субвариациями, proles *panormitanus* (Biv.) A. Benn. с тремя вариациями и одной субвариацией и пять вариаций типового подвида. При этом proles *panormitanus* этот автор отличал от типичного *P. pusillus* и от proles *berchtoldii* наличием несвойственных последним лопатчатых листьев под соцветиями и полужесткой консистенцией листовых пластинок. Последний признак указывал на промежуточное (но не гибридное) положение этого таксона между *P. pusillus* и *P. rutilus* Wolfg. (Fischer, 1907; Graebner, 1907). В качестве еще одного признака этого растения, Гребнером (Graebner, 1907), так же как и Фишером (Fischer, 1907), рассматривающими *P. panormitanus* Biv. в качестве самостоятельного и очень полиморфного вида, указывалось наличие сетчатой средней жилки. В характеристиках вариаций данного таксона этот признак Гребнером не упоминается и, судя по их описанию, вряд ли имеет место. В характеристиках же многочисленных форм вида, даваемых Фишером, он присутствует только у var. *mucronulatus* G. Fisch., сближаемой с *P. berchtoldii* Fieb. Похоже, что формы этой вариации возникли при гибридизации *P. panormitanus*, в норме не имеющего лакун на листьях, с описанным Хагстрёмом (Hagström, 1916) *P. lacunatus* Hagstr., характеризующимся мягкими листьями с широкими полосками лакун как на лопатчатых верхушечных, так и на ниже расположенных линейных листьях.

Таким образом, в группе *P. pusillus* s.l., помимо признаваемых сейчас большинством систематиков *P. pusillus* s.str. и *P. berchtoldii*, по моему мнению, необходимо рассматривать *P. panormitanus*, *P. lacunatus*, *P. sturrockii* A. Benn. и образуемые ими гибриды.

Широко распространенные *P. pusillus* s.str. и *P. bercholdii* хорошо различаются по влагиалищам листьев, сросшимся в нижней части у первого вида и полностью свободных у второго (Dandy, Taylor, 1938). Кроме того, у основания листьев *P. pusillus* нет желваков, вдоль плотной, несколько утолщенной средней жилки не развиваются лакуны, верхушка листа остротреугольная, тогда как у *P. berchtoldii* она притупленная, средняя жилка не утолщенная, вдоль нее в 1—3 ряда тянутся полоски лакун, желваки развиты (Мяэметс, 1979; и др.). *P. panormitanus* обликом в целом похож на *P. pusillus*, но хорошо отличается от него верхушечными лопатчатыми и жестковатыми, лакированно-блестящими сверху срединными и нижними листьями (последнее особенно бросается в глаза у листьев, буреющих с возрастом). *P. lacunatus* от близких видов, и прежде всего от *P. berchtoldii*, отличается широкой полоской лакун на верхних лопатчатых и обычных линейных листьях, занимающих все пространство между средней и сдвинутыми к краю боковыми жилками (у средних и нижних листьев эта полоска заметно уже).

Среди гибридов с участием видов этой группы наиболее распространен *P. × acutus* (G. Fisch.) Papch. (*P. panormitanus* var. *acutus* G. Fisch.) (Папченков, 2001) — гибрид между *P. berchtoldii* и *P. pusillus*. Внешне такие растения больше соответствуют *P. berchtoldii*, но у основания листьев нет железистых бугорков (желваков) или у некоторых из них они



едва заметны. В нижней части листа вдоль средней жилки иногда имеются очень узкие полоски лакун. Верхушка листа обычно более или менее острая.

*P. × franconicus* G. Fisch. (*P. berchtoldii* × *P. trichoides* Cham. et Schlecht.). Длинные, постепенно заостренные на верхушке листья этого растения больше похожи на листья *P. trichoides*, в верхней половине они обычно с одной жилкой, но в нижней половине часто имеют еще одну или две дополнительные, нередко прерывистые, жилки; у основания отдельных или многих листьев с той или иной мерой отчетливости проступают желвачки. Встречается очень редко.

*P. × lacunatifolius* Papch. (*P. berchtoldii* × *P. lacunatus*) (Папченков, 2001). Во многом похож на *P. berchtoldii*, но имеет верхушечные подсоцветные листья хотя и не такие короткие и лопатчатые, как у *P. lacunatus*, но все же укороченные и закругленные на концах и с широкой, не сужающейся до верхушки листа полосой лакун. Отмечен в нескольких местах совместного произрастания родительских видов.

*P. × mucronulatus* (G. Fisch.) Papch. (*P. panormitanus* var. *mucronulatus*; *P. lacunatus* × *P. panormitanus*) (Папченков, 2001). Габитуально похож на *P. panormitanus*, но вдоль главных жилок листьев имеются лакунные зоны, характерные для *P. lacunatus*. Все находки этого растения связаны с территорией Чувашии (реки Сорма, Б. и М. Цивили, Кубня, приток Кубни).

*P. × pseudolacunatus* Papch. (*P. lacunatus* × *P. pusillus*) (Папченков, 2001). В отличие от *P. lacunatus* у средних и нижних листьев побегов лакун нет или они едва заметны и ярко выражены лишь у верхушечных лопатчатых листьев, у основания листьев отсутствуют желваки. В гербарии ИБВВ РАН (IBIW) имеется всего один сбор из внутреннего водоема острова Сидельниковский, расположенного в зоне подпора Куйбышевского водохранилища.

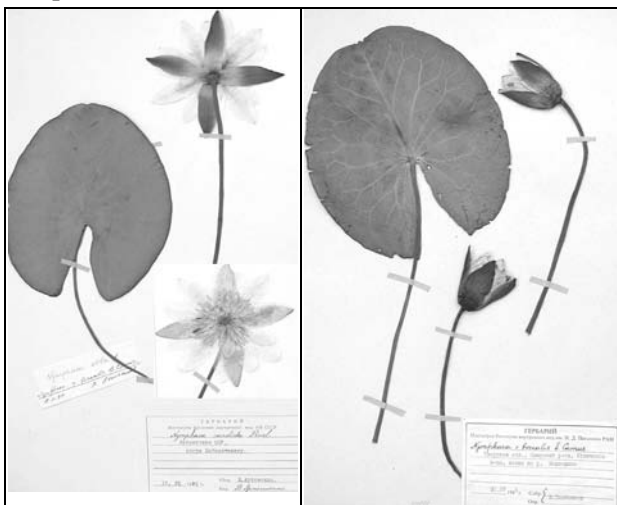


Рис. 14. *Nymphaea × borealis* E. Camus

Кроме рдестов, могут возникнуть проблемы с определением и ряда других представителей водной флоры. Среди них прежде всего необходимо обратить внимание на определение кувшинок. Как показывают последние исследования гербарных материалов по кувшинке, представления о том, что на европейской территории России господствует *Nymphaea candida* J. Presl, оказались не соответствующими действительности. На самом деле, в средней и северной полосе России заметно преобладает *N. × borealis* E. Camus — кувшинка северная (рис. 14), гибридный вид, возникший после последнего ледникового периода в местах контак-

та *N. alba* L. (рис. 15) и *N. candida* (рис. 16).

Широкому кругу ботаников об этом растении мало что известно, поэтому отметим его отличия от родительских видов. В закрытом состоянии кувшинка северная имеет яйцевидную форму, тогда как у кувшинки белой она ближе к овалу, а у кувшинки чисто-белой — к треугольнику. Ее чашелистики ланцетные или яйцевидные с наибольшей шириной около середины или в нижней трети, снаружи обычно светлые внизу, зеленые в середине и буровато-зеленые вверх. Такую же расцветку имеют и чашелистики кувшинки белой, но форма их скорее ложкообразная из-за сужения между серединой и основанием. У кувшинки чисто-белой чашелистики снаружи чисто-зеленые, реже более светлые внизу, широко или узко-треугольные, с наибольшей шириной примерно в 1/5 от основания.

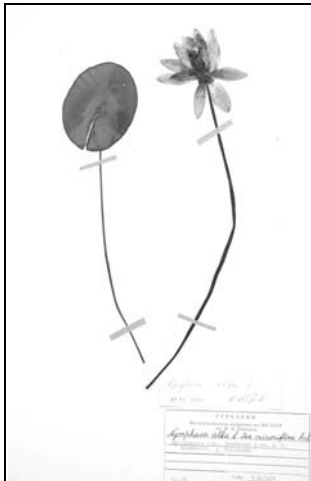


Рис. 15. *Nymphaea alba* L.  
var. *minoriflora* Asch.



Рис. 16. *Nymphaea*  
*candida* J. Presl

ными, а округлые — нет.

В целом на территории Европейской России *N. × borealis* очень разнообразна. Она представлена как типичной, наиболее распространенной формой, у которой в равной мере сочетаются признаки родительских видов, так и изредка встречаемыми var. *percandida* K. Valle и var. *peralba* K. Valle, у которых преобладают признаки либо одного, либо другого вида. Именно последняя вариация кувшинки северной в средней полосе обычно определялась как *N. alba*. Тем не менее *N. alba* в качестве очень редкого вида присутствует и в Верхневолжском бассейне. Здесь она встречается в нескольких озерах Вышне-Волоцкого р-на Тверской обл. а также в р. Корожечне и в старице р. Улеймы в Угличском р-не Ярославской обл., где была собрана мелкоцветковая вариация этого вида — var. *minoriflora* Asch. (рис. 15).

Морфологически не однородна и *N. candida*. Наряду с типичной ее формой имеется несколько сборов растений с очень маленькими цветками, представляющих собой *N. candida* var. *minor* Wainio. Эту форму часто принимают за *N. tetragona* Georgi, поэтому



Рис. 17. *Nymphaea*  
*× sundvikii* Hiit.

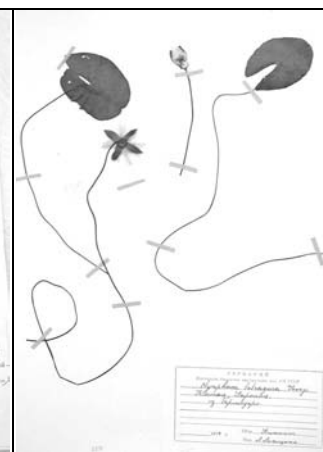


Рис. 18. *Nymphaea*  
*tetragona* Georgi

Место сочленения чашелистиков неясно четырехугольное, у кувшинки белой оно округлое, у кувшинки чисто-белой — отчетливо четырехугольное. Пыльцевые зерна у кувшинки белой мелкие круглые, с гладкой поверхностью, прозрачные; у кувшинки чисто-белой — более крупные, продолговатые, со скульптурой, поэтому не прозрачные (Комаров, 1937). Пыльцевые зерна кувшинки северной неоднородны в пределах одного цветка: они могут быть округлой и продолговатой, иногда грушевидной формы, со скульптурой или полностью либо отчасти гладкие, продолговатые зерна могут быть прозрач-

кувшинка четырехгранная приводится во многих региональных флорах и определителях без всякого на то основания. Вместе с тем, в ряде водоемов Тверской, Костромской и Нижегородской обл. встречается гибридная *N. × sundvikii* Hiit. (рис. 17), родительской парой которой являются *N. candida* и *N. tetragona*.

Последняя на территории Европейской России встречается лишь в северных олиготрофных озерах. Здесь *N. tetragona* очень маленьких размеров (рис. 18). В закрытом состоянии цветок имеет вид узкого треугольника высотой 2—2,5 см, с

узкими зелеными чашелистиками, образующими в основании четырехугольник с прямыми или даже вогнутыми сторонами, которые крыльями выступают над дном чашечки, поэтому цветонос выходит из углубления. Пыльцевые зерна кувшинки четырехгранной такие же, как у *N. alba*, но заметно крупнее. *N. tetragona* широко распространена в Сибири и на Дальнем Востоке. Растения этих азиатских популяций отличаются от европейской популяции лишь значительно более крупными размерами (Комаров, 1937).



Рис. 19. Метелки *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile (слева) и *Ph. australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (справа)

Анализ гербарных материалов позволил установить, что в бассейне Верхней Волги род *Nymphaea* представлен *N. alba* (типичной и var. *minoriflora*), *N. × borealis* (var. *borealis*, var. *percandida* и var. *peralba*), *N. candida* (с var. *minor*) и *N. × sundvikii*.

Гидробиотанику, как и любому другому флористу приходится также сталкиваться с заносными видами, определение которых обычно вызывает затруднения. В связи с этим хочу обратить внимание на начавшуюся экспансию в среднюю полосу Европейской России южного тростника высочайшего — *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile, отличающегося от *Ph. australis* (Cav.) Trin. ex Steud. высокими побегами (более 3 м), крупными листьями с шириной пластинки до 5 см, длинными (около 40 см) и широкими (10—12 см) прямыми (а не слегка поникающими), султанообразными, серебристо-палево-коричневыми метелками (рис. 19).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 02-04-48062).

#### Список литературы

- Бобров А. А. О гибридах флоры рек Верхнего Поволжья // Проблемы экологии, биоразнообразия и охраны прибрежноводных и водных экосистем: Тез. X Всерос. конф. молодых ученых. Бобров, 1997. С. 3—5.
- Бобров А. А. Флора водотоков Верхнего Поволжья // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 93—104.
- Галинис В. К. Рдесты — *Potamogeton* (Tourn.) L. Литовской ССР. Флора, экология, распространение и теоретическое и практическое значение их изучения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1964. 16 с.
- Галинис В. К. Новые формы рдестов (*Potamogeton* L.) во флоре Литовской ССР // Науч. тр. высш. учеб. заведений Литовской ССР. Биология. 1969. Т. 9. С. 43—60.
- Комаров В. Л. Предисловие // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 1—12.
- Комаров В. Л. Сем. Кувшинковые — *Nymphaeaceae* DC. // Флора СССР. Л.—М.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 2—14.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 245 с.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с.
- Мязметс А. А. Рдест — *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 176—192.
- Папченко В. Г. О новых и редких видах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 73—79.
- Папченко В. Г. О гибридизации в типовой секции рода *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*) // IX Московское совещание по филогении растений: Тез. докл. Москва, 23—25 дек. 1996. М., 1996. С. 107—109.
- Папченко В. Г. Заметки о *Potamogeton gramineus* s.l. (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 65—76.
- Папченко В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Папченко В. Г., Бобров А. А., Богачев В. В., Чемерис Е. В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 109—118.
- Папченко В. Г., Бобров А. А., Чемерис Е. В. Флора водотоков бассейна Рыбинского водохранилища в пределах Ярославской области // Флора Центральной России: Матер. Рос. конф. (Москва, 1—3 февр. 1995 г.). М., 1995. С. 41—43.
- Папченко В. Г., Бобров А. А., Чемерис Е. В., Борисова М. А., Гарин Э. В. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 153—157.
- Северцов А. С. Современные концепции вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 3—15.

- Юзенчук С. В. Сем. Рдестовые — *Potamogetonaceae* Engl. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 229—265.
- Dandy J. E., Taylor G. Studies of British Potamogetons. 1. The typification of *Potamogeton pusillus* // J. Bot. (London). 1938. Vol. 16. P. 89—92.
- Diamond J. M. Horrible plant species // Nature (Gr. Brit.). 1992. Vol. 360. № 6405. P. 627—628.
- Fischer G. Die bayerischen Potamogeton und Zannichellien // Ber. Bayer. Bot. Ges. 1907. № 11. S. 20—162.
- Fryer A., Bennett A. Potamogetons (pond weeds) of the British Isles with descriptions of all the species, varieties and hybrids. London, 1915. 94 p., 60 pl.
- Graebner P. *Potamogeton* (Tourn.) L. / A. Engler. Das Pflanzenreich. Berlin, 1907. Bd. 31 (IV, 11). S. 39—142.
- Hagström J. O. Critical researches on the Potamogetons // Kungl. Svenska Vetenskapakadd. Handl. Nov. ser. 1916. Vol. 55. № 5. P. 1—281.
- Magnus L. Species — where's problem? // Taxon. 1992. Vol. 41. P. 315—317.
- Preston C. D. The *Potamogeton* L. taxa described by Alfred Fryer // Watsonia. 1988. Vol. 17. № 1. P. 23—35.
- 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.

**КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РДЕСТОВ  
(*POTAMOGETON* L., *POTAMOGETONACEAE*)  
СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

**В. Г. Папченков<sup>1</sup>, А. В. Щербаков<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок. E-mail: papch@mail.ru

<sup>2</sup> МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т. 119899, г. Москва, Воробьевы горы

Настоящий ключ составлен для определения растений, встречающихся на территории средней полосы европейской части России, в которую входят Тверская (Тв.), Ярославская (Яросл.), Костромская (Костр.), Ивановская (Иван.), Нижегородская (Нижег.), Смоленская (Смол.), Московская (Моск.), Владимирская (Влад.), Рязанская (Ряз.), Брянская (Брян.), Калужская (Калуж.), Тульская (Тул.), Орловская (Орлов.), Курская (Кур.), Белгородская (Белг.), Воронежская (Вор.), Липецкая (Лип.), Тамбовская (Тамб.), Ульяновская (Ульян.), Пензенская (Пенз.), Саратовская (Сарат.) (правобережье), Самарская (Самар.) (правобережье) области и республики Марий Эл (Мар.), Чувашия (Чув.), Мордовия (Морд), Татарстан (Тат.) (правобережье).

***Potamogetonaceae* Dumort. — Рдестовые  
*Potamogeton* L. — Рдест**

1. Пластинка л. узколинейная, цельнокрайная, отходит близ верхнего конца довольно длинного зеленого влагалища, окружающего ст.; пл. в соцв. в расставленных мутовках ..... 2.
  - + Пластинки л. различной формы (от щетиновидной до округлой), без влагалищ, с прил. в пазухе л.; соцв. плотные ..... 5.
  2. Л. на верхушке тупые, листовые влагалища с коричневой каймой и сросшимися в той или иной степени краями; пл. не более 3 мм дл. .... 3.
  - + Л. на верхушке заостренные или с остроконечием, листовые влагалища со светлыми краями, свободные; пл. (3,5) 4—5 мм дл. .... 4.
  3. Л. очень тонкие, нитевидные, 0,2—0,4 мм шир., с 1 жилкой. Ст. сильно ветвится только в основании. Влагалища узкие, охватывают 1 веточку, молодые срастаются на 2/3 дл. Пл. косо-яйцевидные, оливково-зеленые, 2—3 мм дл. ....  
..... 1. *P. filiformis* L. — Р. нитевидный.
  - + Л. значительно шире, 2—4 мм шир. Ст. наиболее разветвлен в верхней части. Влагалища широкие, сросшиеся только в нижней части, охватывают 3 веточки. Пл. не образует. ....  
... 2. *P. × meinshausenii* Juz. (*P. filiformis* × *P. vaginatus* Turcz.) — Р. Мейнсгаузена.
  - 4(2). Все л. длинно заостренные или острые, 0,5—1,5 мм шир., щетиновидные, с 1 (редко с 3) жилками. Пл. коричневые, 4—5 мм дл., на спинной стороне без кия .....  
..... 3. *P. pectinatus* L. — Р. гребенчатый.
- На территории флоры иногда встречается var. *scoparius* Wallr., иногда рассматриваемый в качестве особого вида (*P. maritimus* L. — Р. морской), отличающийся очень узкими (0,2—0,4 мм шир.) тонко щетинистыми л. и очень сильно разветвленным в верхней части ст.
- + Нижние стеблевые л. притупленные, с остроконечием, 2—3 мм шир., уплощенные, линейные, с 5—7 жилками; верхние острые, щетиновидные, около 1 мм шир., с 1—3 жилками. Пл. около 4,5 мм дл., с килем на спинке .....  
..... 4. *P. interruptus* Kit. — Р. прерывистый.

- 5(1). Ст. сплюснуто-четырёхгранный, красноватый. Край л. мелкопильчатый, часто волнистый. Л. 3—6 см дл. и 0,6—1,2 см шир., с параллельными краями, сидячие, с закругленной верхушкой и округлым основанием. Пл. у основания сросшиеся, снаружи тупокилеватые, вытянуты в довольно длинный носик ..... **5. *P. crispus* L. — Р. курчавый.**

В Яросл. и Костр. отмечен стерильный гибрид с *P. lucens* (*P. × cadburyae* Dandy et G. Taylor — **Р. кадбурыйский**), представляющий собой небольшое р. (10—20 см дл.) с тонким простым ст. и сидячими или короткочерешковыми (до 1,5 мм дл.) л. 5—10 см дл. и 0,7—1,5 см шир.; края л. гладкие или мелкозубчатые.

- + Ст. цилиндрический или сплюснутый, но не четырехгранный. Л. различной формы и размера, но цельнокрайные или с небольшими расставленными микроскопическими зубчиками. Пл. свободные ..... 6.
6. Все л. погруженные, линейные или узколинейные, не более 6 мм шир., их дл. превышает шир. не менее, чем в 10 раз ..... 7.
- + Имеются плавающие и погруженные л. или все л. погруженные, но они не линейные и обычно более широкие ..... 14.
7. Л. 2—5 мм шир., с многочисленными жилками (несколькими настоящими и многочисленными субэпидермальными волокнами между ними). Ст. сильно сплюснутые ... ..... 8.
- + Л. 0,3—3 мм шир., жилки 1—5, субэпидермальных волокон нет. Ст. округлые или слабо сплюснутые ..... 9.
8. Ст. не крылатый. Л. на верхушке длиннозаостренные, до 12 см дл. и 2—3 мм шир., с 2 желёзками при основании. Средняя жилка окаймлена широкой просвечивающей полоской лакун. Цветонос такой же длины, как и колосок. Пл. зеленые, с согнутым длинным (до 1,1 мм дл.) носиком, с морщинистым килем и с зубцом при основании ..... **6. *P. acutifolius* Link — Р. остролистный.**
- + Ст. крылатый. Л. на верхушке тупые, с остроконечием, до 20 см дл. и 3—5 мм шир., без желёзок при основании. Средняя жилка окаймлена узкой, заметной только в нижней части л. полоской лакун. Цветонос длиннее колоска вдвое и более. Пл. буроватые или коричневато-зеленые, с центральным коротким (0,4—0,7 мм дл.) носиком, 3 тупыми килями и без зубца при основании ..... **7. *P. compressus* L. — Р. сплюснутый.**

В ряде областей встречаются р., имеющие более узкие (1—1,5 мм) ст., меньшего размера л. (до 10 см дл. и 2—2,5 мм шир.) с заостренной верхушкой и пл. с длинным (1,5 мм дл.) носиком и зубцом при основании. Такие р. иногда выделяют в отдельный вид *P. henningii* A. Benn. — **Р. Геннинга.**

- 9(7). Л. жесткие, почти щетиновидные, длиннозаостренные, 0,3—0,7 мм шир., темно-зеленые или зеленые, с 1 (редко с 3) жилками. Средняя жилка толстая, резко выступающая на нижней стороны л. Ст. тонкий, приблизительно равный по толщине л. Прил. с несросшимися краями. Пл. оливково-зеленые, 2,5—3 мм дл., на спинке килеватые, бугорчатые, на брюшной стороне с зубцом. В цв. обычно развивается лишь 1 плодolistик ..... **8. *P. trichoides* Cham. et Schlecht. — Р. волосовидный.**

Иногда встречается гибрид с *P. berchtoldii* (*P. × franconicus* G. Fisch. — **Р. франкийский**), для которого характерны менее толстая средняя жилка с узкой полоской лакун вдоль нее и желёзки при основании л.

- + Л. узколинейные, 0,5—3 мм шир., с 3—5(7) жилками. Средняя жилка выступает на нижнюю сторону л. незначительно. Ст. заметно уже л. Все плодolistики в цв. развиты нормально. Острый бугорок на брюшной стороне пл. отсутствует ..... 10.
10. Л. на главных ст. с 5(7) жилками, несколько саблевидно изогнутые, светло- или блекло-зеленые, с небольшим остроконечием. Средняя жилка без полоски лакун. Прил. со сросшимися в нижней части краями, вверху двулопастные. Ст. сплюснутый, цветонос уплощенный ..... **9. *P. friesii* Rupr. — Р. Фриса.**

В Яросл. встречен гибрид с *P. acutifolius* (*P. × pseudofriesii* Dandy et G. Taylor — *P. псевдофриса*), имеющий промежуточные признаки между родительскими видами.

- + Л. с 3 жилками. .... 11.
- 11. Средняя жилка окаймлена просвечивающей полоской лакун. У основания л. имеются 2 желёзки. Края прил. свободные ..... 12.
- + Средняя жилка компактная, без просвечивающей полоски лакун. Желёзок при основании л. нет. Прил. в нижней части сросшиеся (более заметно на живых р.) .... 13.
- 12. Ст. округло-сплюснутый. Боковые ветви нередко укороченные и несут л., расположенные в одной плоскости. Л. 2—3 мм шир., ярко-зеленые, их верхушки тупые (иногда с едва развитым остроконечием). Прил. яркие, беловато-желтоватые. Цветонос по дл. примерно равен колоску. Пл. 2,5—4 мм дл. ....  
..... **10. *P. obtusifolius* Mert. et Koch — *P. туполистный*.**
- + Ст. округлый. Л. 0,5—2 мм шир., более светлые. Верхушка л. притупленная, с остроконечием. Прил. неяркие. Цветоносы заметно длиннее колосков. Пл. 1,8—3 мм дл. .... **11. *P. berchtoldii* Fieb. — *P. Берхтольда*.**

В лесных ручьях и заболоченных водоемах в Иван., Чув. и Яросл. встречаются растения с короткими лопатчатыми верхними л. и полоской лакун, занимающей все пространство между средней и сдвинутыми к краям боковыми жилками. Такие растения иногда выделяются в отдельный вид *P. lacunatus* Hagstr. — *P. лакунный*.

Иногда встречаются гибридные растения, сочетающие в себе признаки *P. berchtoldii* и *P. pusillus*. (*P. × acutus* (G. Fisch.) Papch. — *P. острый*).

- 13(11). Л. не жесткие, 2—4 см дл., острые или заостренные. Прил. нежные, прозрачные, до 1 см дл., в молодом возрасте сросшиеся на 2/3. Пл. оливково-зеленые .....  
..... **12. *P. pusillus* L. — *P. маленький*.**

В Кост. и Чув. отмечены растения с более короткими (1—2 см дл.) лопатчатыми с тупой верхушкой верхними л., жестковатыми лакированно-блестящими средними и нижними л., прил. сросшимися только внизу и иногда имеющей полоской лакун вдоль средней жилки. Такие растения могут быть отнесены к отдельному виду *P. panormitanus* Biv. — *P. палермский*.

- + Л. жесткие, 4—7 см дл., постепенно заостренные в тонкое остроконечие. Прил. палево- или молочно-белые, полупрозрачные, жесткие, волокнистые, сросшиеся только при основании, 1,5—2 см дл. Пл. оливково- или красновато-коричневые, лоснящиеся ..... **13. *P. rutilus* Wolfg. — *P. краснеющий*.**
- 14(6). Помимо погруженных в воду л. имеются кожистые или полукожистые л., плавающие на поверхности воды, либо все л. плавающие, кожистые, а подводные представлены только чрш ..... 15.
- + Все л. полностью погруженные в воду, мягкие. .... 26.
- 15. Плавающие л. с округлым или закругленным основанием, длинночерешковые, с характерным уплощенным светлым участком чрш. при основании листовой пластинки. Подводные л. представлены только чрш. Прил. крупные (до 15 см), от травянистых до кожистых. Пл. 3,5—5 мм дл., на спинке с тупым килем .....  
..... **14. *P. natans* L. — *P. плавающий*.**
- + Плавающие л. с клиновидным или закругленным основанием, обычно без уплощенного участка чрш. при основании листовой пластинки. Хотя бы часть погруженных л. имеет листовую пластинку ..... 16.
- 16. Погруженные л. с чрш. более 1,5 см дл. .... 17.
- + Погруженные л. сидячие или на более коротких чрш. .... 19.
- 17. Верхние погруженные л. имеют очень узкую, линейную или линейно-ланцетную пластинку 2—12 мм шир. и 6—50 см дл, а самые нижние представлены только чрш. Плавающие л. от узкоэллиптических до овальных с клиновидным или закругленным основанием (очень редко при основании листовой пластинки на чрш. имеется

уплощенный светлый участок). Пл. не образуются ..... **15. *P. × sparganiifolius* Laest. ex Fries (*P. gramineus* × *P. natans*) — *P. ежеголовниколистный*.**

В Смол. отмечен похожий гибрид *P. × schreberi* G. Fisch. (*P. natans* × *P. nodosus*) — *P. Шребера*, имеющий похожие погруженные л., но на очень длинных чрш.

- + Погруженные л. более широкие (не менее 15 мм) ..... 18.  
18. Плавающие л. овально-ланцетные, с клиновидным основанием и с толстоватой крупной (7—13 см дл. и 2—4 см шир.) листовой пластинкой. Верхние погруженные л. тупые или приостренные. Пл. каштаново-коричневые, блестящие, 3—4 мм дл., с острым килем ..... **16. *P. nodosus* Poir. — *P. узловатый*.**

- + Плавающие л. сходной формы, но кожистые или полукожистые. Верхушки погруженных л. с острием. Пл. зеленовато-бурые, более крупные (3,5—4,5 мм дл.), без киля ..... **17. *P. × fluitans* Roth (*P. lucens* × *P. natans*) — *P. речной*.**

- 19(16). Все погруженные л. полустеблеобъемлющие, 4—9 см дл. и 1—1,5 см шир., от узко-яйцевидных до удлинено-продолговатых .....  
..... **8. *P. × nitens* Web. (*P. heterophyllus* × *P. perfoliatus*) — *P. тонкий*.**

В Ярослав. отмечены 2 близких гибрида: *P. × involutus* (Fryer) H. et G. Groves (*P. coriaceus* (Nolte) Fryer × *P. perfoliatus*) — *P. обвивающий* и *P. × falcatus* Fryer (*P. graminifolius* × *P. perfoliatus*) — *P. серповидный*, имеющие нижние л. полустеблеобъемлющие, а верхние короткочерешковые. У *P. × involutus* погруженные л. около 6 мм шир. и до 6 см дл., а у *P. × falcatus* погруженные л. 8—12 мм шир. и 10—12 см дл.

- + Погруженные л. с клиновидным основанием ..... 20.  
20. Плавающие л. тонкие, полукожистые, бледно-зеленые, почти сидячие, розетковидно-сближенные. Погруженные л. тусклые, малопрозрачные, не менее 1,5 см шир., их средняя и боковые жилки окаймлены светлыми, просвечивающими полосками лакун. Прил. на главном ст. с 2 киями .... **19. *P. sarmaticus* Mäemets — *P. сарматский*.**

- + Плавающие л. на чрш. не менее 1 см дл. Погруженные л. более или менее просвечивающие, без полосок лакун вдоль жилок ..... 21.  
21. Погруженные л. обычно 1,5—2 см шир. .... 22.  
+ Погруженные л. обычно не шире 1(1,3) см ..... 23.  
22. Ст. простой, в верхней части красноватый. Плавающие л. до 9 см дл. и 2,5 см шир., полукожистые, с чрш. в 3—5 раз короче листовой пластинки. Погруженные л. с тупой или притупленной верхушкой, иногда стянутой в колпачок, молодые с заметным красноватым оттенком. Пл. на коротких ножках, 2,5—3,7 мм дл. *P.* при сушке заметно краснеет ..... **20. *P. alpinus* Balb. — *P. альпийский*.**

На территории флоры встречены гибриды с *P. gramineus* (*P. × nericeus* Hagstr. — *P. прибрежный*) в Мар. и с *P. lucens* (*P. × nerviger* Wolff. — *P. жилковатый*) в Ярослав., Костр., Иван., Нижегород., Моск. и Мар., имеющие промежуточные признаки между родительскими видами.

- + Ст. сверху сильно ветвистый. Плавающие л. до 10 см дл. и 4 см шир., кожистые, с чрш. в 2—3 раза короче листовой пластинки. Погруженные л. приостренные или с небольшим остроконечием. Пл. с широким основанием, 2,5—3,5 см дл. ....  
..... **21. *P. × zizii* Koch ex Roth (*P. lucens* × *P. gramineus*) — *P. Цица*.**

- 23(21). Погруженные л. длинные, лентовидные, до 50 см дл. *P.* стерильные .....  
..... **15. *P. × sparganiifolius* Laest. ex Fries — *P. ежеголовниколистный* (см. ст. 17).**

- + Погруженные л. не более 10 см дл. *P.* фертильные ..... 24.  
24(30). Погруженные л. вдоль сложенные, серповидно изогнутые. Цветоносы в числе 3—6(7), толстые, дуговидно изогнутые, утолщенные под колоском. Пл. 2,5—3 мм дл. ..  
..... **22. *P. heterophyllus* Schreb. — *P. разнолистный*.**

- + Погруженные л. плоские. Цветоносы по 1—3, не утолщенные под колоском ..... 25.  
25. Погруженные л. линейные или линейно-ланцетные, на главном ст. 8—10 см дл. и 6—7 мм шир., а на боковых ветвях 2—3,5 см дл. и 3—4 мм шир. Пл. 2—2,5 мм дл. с



- острым килем на спинке .....  
 ..... **23. *P. gramineus* L. (*P. heterophyllus* auct. non Schreb.) — Р. злаковый.**
- В Яросл. и Тат. встречены р. с более крупными (до 12 см дл. и 1,5 см шир.) лентовидно-ланцетными погруженными л. и мелкими (до 2 мм дл.) пл., имеющими выступ на брюшной стороне. Такие р. могут быть отнесены к особому виду *P. graminifolius* (Fries) Fryer — Р. злаколистный.
- + Погруженные л. коротколинейные или ланцетные, на всех побегах небольшие (1—4 см дл. и 2—4 мм шир.). Пл. более крупные (3,5—4 мм дл.), с толстым тупым килем. Боковые побеги повторно веерообразно ветвящиеся, ст. в узлах коленчато изогнутые ..... **24. *P. biformis* Hagstr. — Р. двуликий.**
- На Средней Волге встречаются гибриды с *P. graminifolius* (*P. × biformoides* Papch. — Р. дулькообразный), отличающиеся наличием на главных побегах более крупных л. (8—13 см дл. и 5—10 мм шир.) и острокилеватыми пл.
- 26(14). Л. сидячие, с округлым основанием или стеблеобъемлющие. .... 27.
- + Л. черешковые или сидячие с клиновидным основанием ..... 29.
27. Л. продолговатоланцетные, сидячие, крупные (до 22 см дл. и 4 см шир.), волнистые, на верхушке стянутые в колпачок. Прил. соломенного цвета, крупные, жесткие. Ст. в узлах коленчато-изогнутые. Цветоносы до 30 см дл., пл. крупные (4,5—6 мм дл.), на спинке острокилеватые, рано созревающие .....  
 ..... **25. *P. praelongus* Wulf. — Р. длиннейший.**
- + Л. стеблеобъемлющие или полустеблеобъемлющие, более короткие (до 12 см дл.), не стянутые в колпачок. Прил. мягкие, полупрозрачные, нередко рано опадающие. Цветоносы заметно короче (не более 5 см дл.), пл. до 4 мм дл. .... 28.
28. Л. стеблеобъемлющие, яйцевидные, с тупой или округлой верхушкой. Вдоль средней и главных боковых жилок имеются просвечивающие полосы лакун. Прил. очень нежные, рано опадающие. Пл. 2,5—4 мм дл., с округлой спинкой .....  
 ..... **26. *P. perfoliatus* L. — Р. пронзеннолистный.**
- Вид образует многочисленные гибриды, имеющие промежуточные признаки между родительскими видами: *P. × cooperi* (Fryer) Fryer (*P. crispus* × *P. perfoliatus*) — Р. Купера (в Тв., Яросл., Нижегород., Чув., Тат., Вор.), *P. × cognatus* Aschers. et Graebn. (*P. perfoliatus* × *P. praelongus*) — Р. родственный (в Тв., Яросл., Мар., Тат.), *P. × prussicus* Hagstr. (*P. alpinus* × *P. perfoliatus*) — Р. прусский (в Тв., Яросл., Иван.).
- + Л. полустеблеобъемлющие или сидячие, с приостренной верхушкой, от узкояйцевидных до удлинненно-продолговатых. Полосок лакун вдоль жилок нет. Прил. долго сохраняющиеся. Пл. не образуются .....  
 ..... **18. *P. × nitens* Web. — Р. тонкий** (см. ст. 19).
- 29(26). Л. менее 1 см шир. .... 30.
- + Л. более 1 см шир. .... 31.
30. Ст. слабо сплюснутый, обычно простой или с немногими короткими пазушными веточками. Пл. не образуются .....  
 ..... **27. *P. × olivaceus* Baagöe ex G. Fisch. (*P. alpinus* × *P. crispus*) — Р. оливковый.**
- + Ст. округлый, сильно разветвленный. Р. обычно фертильные ..... 24.
31. Ст. в верхней части красноватый. Л. сидячие, с тупой или туповатой верхушкой, иногда стянутой в колпачок, молодые с заметным красноватым оттенком. Р. при сушке краснеют ..... **20. *P. alpinus* Balb. — Р. альпийский** (см. ст. 22).
- + Р. зеленые или буровато-зеленые, при сушке не краснеют. Верхушки л. острые или тупые. Пл. на коротких ножках, 2,5—3,7 мм дл. .... 32.
32. Вдоль средней и главных боковых жилок имеются просвечивающие полосы лакун. Л. тусклые, малопрозрачные .....  
 ..... **19. *P. sarmaticus* Mäemets — Р. сарматский** (см. ст. 20).

- + Полоска лакун, если есть, то только вдоль средней жилки. Л. более или менее просвечивающие, блестящие. .... 33.
33. Л. узкоэллиптические, с чрш. более 2 см дл. .... 17. *P. × fluitans* Roth — **Р. речной** (см. ст. 18).
- + Л. сидячие или на чрш. до 1,5 см дл. Если чрш. длиннее, то л. более 25 см дл. .... 34.
34. Прил. прозрачные, светлые или розоватые. Стерильные гибриды .... 35.
- + Прил. плотные, зеленые или зеленовато-коричневые .... 36.
35. Л. до 1,5 см шир. Прил. нежные, 0,8—2,3 см дл. .... 27. *P. × olivaceus* Baagöe ex G. Fisch. — **Р. оливковый** (см. ст. 30).
- + Л. более широкие (1,5—4 см шир.), эллиптические или продолговатые, 6—12(до 20) см дл., сидячие или на коротких черешках, отстоят от ст. почти под прямым углом. Прил. жесткие, иногда розоватые, 3—5 см дл. .... 28. *P. × salicifolius* Wulfen. (*P. lucens* × *P. perfoliatus*) — **Р. иволистный**.
- 36(34). Л. от овальных до продолговато-ланцетных, до 30 см дл. и 2,5—5 см шир. Верхушка л. с коротким или длинным острием. Чрш. короткие (0,3—1 см дл.), прил. зеленовато-коричневые, 3,5—8 см дл. Пл. коричневые, 3,2—4 мм дл., без киля .... 29. *P. lucens* L. — **Р. блестящий**.
- Местами по Волге в Тв., Яросл., Костр. и Ульян. встречается var. *longifolius* (J. Gay) Cham. et Schlecht., иногда рассматриваемый как отдельный вид *P. longifolius* J. Gay — **Р. длиннолистный**, имеющий очень длинные (до 30—40 см) и узкие (1,5—2,5 см) л. и чрш. до 5 см дл. В Тв., Яросл., Иван., Мар. и Тат. встречается гибрид с *P. praelongus* (*P. × babingtonii* A. Benn. — **Р. Бабингтона**), имеющий коленчато изогнутые в узлах ст., короткочерешковые, овальные или ланцетные л. 4—12 см дл. и 1,5—3,5 см шир., на верхушке тупые, широко закругленные или слабо выемчатые, с коротким острием и пл. 2,5—3 мм дл. с 3 тупыми киями.
- + Л. от ланцетных до обратнояйцевидных, не более 2,5 см шир., сидячие или на коротких чрш. Прил. травянистые или полукожистые, 2—4,5 см дл. .... 21. *P. × zizii* Koch ex Roth — **Р. Цица** (см. ст. 22).

### ОНТОГЕНЕЗ И ЕГО ОСОБЕННОСТИ У ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Н. П. Савиных

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

Онтогенез традиционно определяют как индивидуальное развитие организма. Но в этом определении не отмечены границы процесса: начало и конец онтогенеза. Критический анализ использования этого понятия в ботанической литературе выполнен Л. А. Жуковой (1995). Она же (Жукова, 1983) определяет полный онтогенез растения или полное развитие генеты (genet — Harper, 1977) как генетически обусловленную, полную последовательность всех этапов развития одной или ряда поколений особей от диаспоры до естественной смерти на завершающих этапах вследствие старения.

Различают онтогенез полный, сокращенный и обрывающийся. Полный онтогенез заканчивается естественным отмиранием особи и всех ее вегетативных потомков. Его называют онтогенезом генеты. У вегетативно-подвижных растений конец онтогенеза наблюдать невозможно из-за вегетативного размножения, они практически бессмертны, особенно те, у которых при морфологической дезинтеграции происходит омоложение.

Сокращенный или неполный онтогенез — развитие особи из вегетативного зачатка до морфологической дезинтеграции, т.е. между двумя вегетативными размножениями особи. Его называют онтогенезом раметы (Harper, 1977; Бигон и др., 1989).

При обрывающемся онтогенезе происходит преждевременная гибель растения в результате какого-либо повреждения.

Онтогенез растения, особенно онтоморфогенез — становление формы тела, жизненной формы в ходе индивидуального развития — значительно отличается от таковых процессов у животных, особенно позвоночных. У них морфогенез заканчивается главным образом эмбриональным периодом. В дальнейшем, после появления на свет, они в основном растут, претерпевая определенные физиологические изменения. Новых органов, повторяющих те, которые уже есть к моменту рождения, у животных не образуется. Поэтому они с позиций модульной организации (Бигон и др., 1989) — унитарные организмы, не делимые на повторяющиеся равноценные единицы. У растений перестройки в эмбриональный период крайне ограничены, зародыш их содержит несколько вегетативных метамеров. После прорастания семян у особей постоянно образуются новые побеги, которые у многолетних особенно генеративных растений повторяются многократно. Они могут образовать более сложные повторяющиеся структуры — ветви от ствола у деревьев, побеги формирования у кустарников, парциальные кусты у трав. Поэтому растения — организмы модульные, состоящие из повторяющихся элементов — модулей. Определить основную жизненную форму растения можно лишь по цветущим особям. Растения первого года жизни у липы и сосны вряд ли кто-нибудь назовет деревом. Поэтому морфогенез и онтогенез у растений в отличие от животных идут параллельно, определяют друг друга и зависят друг от друга.

Об особенностях онтогенеза растений одним из первых писал Е. Варминг, определяя его как «жизнь растения от колыбели до гроба». В ходе онтогенеза происходит рост и дифференциация организма, в определенной последовательности совершаются биохимические, физиологические и морфологические изменения. Онтогенетические изменения

включают все аспекты развития индивидуумов: энергетические и обменные процессы; гистогенез и органогенез; разрастание и дезинтеграцию; воспроизведение и размножение; старение и омоложение.

Периодизацией онтогенеза растений ученые обязаны двум выдающимся русским ботаникам — Т. А. Работнову (1950; и др.) и А. А. Уранову (1967, 1975), их ученикам и последователям (Ценопопуляции..., 1976). В онтогенезе растений выделены несколько периодов — промежутков времени, частей онтогенеза особи, характеризующихся определенными возрастными изменениями ее морфофизиологического строения. Различают эмбриональный, латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный периоды онтогенеза. Очевидно, что главным признаком для их выделения является способность растения к цветению и образованию семян и плодов.

Эмбриональный период включает промежуток времени от оплодотворения до развития семени. Этот период не длителен и, как уже указано, не отличается значительными перестройками в теле будущего организма. Семена различаются по размерам, строению семенной кожуры, типу запасающей ткани и степени развития зародыша. Эти признаки в большой степени адаптивны. Так, у растений-паразитов и тех, которые способны в начале прорастания образовать микоризу (виды семейства грушанковых и др.) семена мелкие, зародыш у них недоразвит.

Латентный период иначе называют скрытым. Это время жизни растения в виде семян. Он различен по продолжительности. Семена тополя и мать-мачехи прорастают сразу же после опадения с растения и вскоре теряют всхожесть. У большинства луговых трав семена могут прорасти через несколько лет, создавая таким образом банк семян в почве. Семя тропического растения ризофоры прорастает на материнском растении и теряет связь с ним лишь после укоренения. Характеризуя этот период онтогенеза, обычно описывают строение семян и способы их прорастания.

Прегенеративный период называют еще девственным, виргинильным или ювенильным. Он включает период от прорастания семени до первого цветения. Продолжительность его у разных растений различна.

Генеративный период (п. плодоношения, п. половой зрелости, п. дифинитивный, п. жизни взрослой, п. репродуктивный) — жизнь растения от первого цветения до последнего. В это время многие растения способны в течение некоторого времени не цвести (Работнов, 1950; Савиных, 1978), а позднее, по достижении определенной вегетативной массы, снова образовать цветки, плоды и семена. Такие растения называются временно нецветущими (Работнов, 1950).

Постгенеративный период (п. старческий, п. сенильный) — промежуток времени от последнего цветения до отмирания особи.

Естественно в течение каждого периода растение постоянно изменяется и в количественном, и в качественном отношении. Поэтому в пределах возрастных периодов выделяют дополнительно еще и возрастные состояния. **Возрастное состояние** — этап онтогенеза, определяемый по отдельным критическим качественно различным морфологическим признакам, по-видимому, обусловленным анатомическими и физиолого-биохимическими возрастными изменениями. В эмбриональном и латентном периодах онтогенеза возрастные состояния естественно не выделяются. При определении возрастного состояния особи учитывают комплекс качественных признаков (Уранов, 1967, 1975). Наиболее существенными из них являются следующие:

- способ питания (связь с семенем);
- наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и количественные соотношения их у особи;
- способность особей к семенному или вегетативному размножению, соотношение и интенсивность этих процессов; соотношение процессов нарастания и отмирания у особи;
- степень сформированности у особи основных признаков биоморфы.

Жизненная форма (Серебряков, 1962) определяется по взрослым особям, обычно находящимся в зрелом генеративном возрастном состоянии (Серебряков, 1964; Серебрякова, 1972, 1981; и др.). Однако, у ряда видов окончательное становление жизненной формы наблюдается и в других возрастных состояниях: от молодого вегетативного до зрелого генеративного и даже позднегенеративного (Жукова, 1995). Это связано с тем, что появление генеративных органов не всегда изменяет габитус растения в одном случае, а в другом — на протяжении всего онтогенеза особи формируются структуры, меняющие ее внешний вид.

Наиболее общие качественные признаки онтогенетических состояний сформулированы во введении к коллективной монографии «Ценопопуляции растений» (1976).

Возрастные состояния **прегенеративного периода**: проростки, ювенильное, имматурное, молодое или взрослое вегетативное растение, скрытогенеративное.

Проростки (р) отличаются смешанным типом питания (за счет запасных веществ семени и ассимиляции собственных первых листьев - семядолей), по наличию зародышевых структур — семядолей, главного корня и первичного побега. Это справедливо для многолетних растений. У однолетников все процессы роста и дифференциации тела ускорены, поэтому особи многих видов цветут с живыми семядолями, имеют стержневую корневую систему. Выделение возрастных состояний у таких растений, возможно, лучше заменить характеристикой фаз развития, подобно таковым в формировании монокарпического побега у многолетних трав и обозначить их как фазы вегетации, бутонизации, зацветания, цветения, отцветания и плодоношения.

У ювенильных (j) растений формируются листья не типичной для взрослых особей формы, иногда другое, чем у взрослых особей листорасположение, может меняться положение побега в пространстве. У них возможно изменение типа корневой системы. При сохранении некоторых зародышевых структур (корня и побега), они, как правило, теряют связь с семенем и семядолями.

Имматурное возрастное состояние (im), которое называют также прематурным или полувзрослым, характеризуется наличием признаков ювенильных (отдельные элементы первичного побега) и взрослых растений (смена характера нарастания, появление гипогенных — образующихся из почек, расположенных в почве — корневищ, меняющих положение побегов в пространстве).

Растения молодые или взрослые вегетативные — р. виргинильные (v) по внешнему виду не отличаются от генеративных, имеют такие же вегетативные органы и структуры, но еще не перешли к цветению. Этим возрастным состоянием заканчивается прегенеративный период онтогенеза.

Скрытогенеративные растения по морфологическим признакам сходны с виргинильными, но в их почках уже сформированы генеративные органы (цветки или соцветия).

В генеративном периоде онтогенеза по соотношению процессов нарастания и отмирания побегов, особенностям строения их систем и корней выделяют три возрастных состояния. В молодом или раннегенеративном возрастном состоянии ( $g_1$ ) процессы нарастания преобладают над процессами отмирания, растение впервые цветет. В некоторых случаях окончательно формируется жизненная форма. Оно продолжается до тех пор, пока процессы отмирания не станут уравновешивать процессы нарастания. В это время растение становится средневозрастным или зрелым генеративным ( $g_2$ ), у него максимальный прирост биомассы и максимальная семенная продуктивность. Именно по внешнему виду таких особей определяют его основную жизненную форму в отличие от онтобиоморф (внешнего вида растения в каждом возрастном состоянии). Тип основной жизненной формы используют при классификации биоморф и сравнении растений при изучении спектра жизненных форм в пределах крупных таксонов и выяснении эволюционных взаимоотношений.

Позднее растение переходит в следующее возрастное состояние, которое определяется как старое или позднегенеративное ( $g_3$ ). Иногда такие растения называют старею-

щими. У них процессы отмирания преобладают над нарастанием, образуется меньше генеративных побегов, многие побеги не цветут, меняется структуры подземных побегов — вместо парциальных кустов формируются лишь отдельные симподии из резидов прошлых лет. Эти растения цветут, но не всегда образуют плоды и полноценные семена. Резко снижается не только репродуктивная функция особей, но и ослабевают процессы корнеобразования. В некоторых случаях происходит упрощение жизненной формы, в частности из-за потери способности к образованию побегов разрастания. Некоторые особи отмирают в позднегенеративном возрастном состоянии.

Особенностью этого периода онтогенеза у вегетативно подвижных растений является образование клонов в результате вегетативного размножения. Причем у ряда видов происходит значительное омоложение особей: иногда до раннегенеративного и даже молодого вегетативного возрастных состояний. В результате в любом случае вегетативного размножения невозможно установить конец онтогенеза всех вегетативных потомков одного растения, и оно становится практически бессмертным.

Последний период онтогенеза — **постгенеративный**. У этих растений снижается число и вегетативных побегов, иногда появляются листья ювенильного типа, побеги образуются из спящих почек, имеются большие массивы отмерших тканей, особенно у моноцентрических вегетативно неподвижных растений. В этом периоде выделяются растения субсенильные, сенильные и отмирающие растения. Субсенильные (ss) растения характеризуются полным отсутствием плодоношения. У них резко преобладают над новообразованием процессы отмирания, возможно упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания и потере способности к ветвлению, появление листьев переходного (имматурного) типа.

Сенильные особи (s) имеют большое количество отмершей биомассы. У них предельно упрощается внешний вид, вторично появляются некоторые черты ювенильных растений (листья, тип побега). В некоторых случаях полностью отсутствуют почки возобновления.

Отмирающие растения не имеют живых надземных побегов, но есть побеги подземные, спящие почки на них и небольшое количество корней. Различить три последние возрастные состояния не всегда представляется возможным.

В зависимости от особенностей индивидуального развития растений Л.А. Жукова (1995) выделяет пять типов онтогенеза. В **А-типе** вся программа онтогенеза завершается в течение жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения; постгенеративный период отсутствует (однолетники, малолетники (А1-подтип), стержнекорневые монокарпики, непартикулирующие стержнекорневые поликарпики (А2-подтип).

**Б-тип.** Как правило, полный онтогенез реализуется в одном поколении, есть постгенеративный период, возможен старческий распад особи, не сопровождающийся омоложением сообей (так называемая старческая партикуляция).

**В-тип.** Онтогенез семенной особи несколько сокращен, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном возрастном состоянии. Партикулы не омолаживаются, т.е. сохраняют возрастную уровень материнского организма, но в отличие от Б-типа партикулы живут дольше и сами могут неоднократно партикулировать. В этом типе онтогенез семенной особи также сокращен до позднегенеративного или субсенильного возрастных состояний. По В-типу развиваются особи плотно- и рыхлодерновинных злаков и осок, некоторые корневищно-стержнекорневые и короткокорневищные травы самого разного систематического положения, неспособные к омоложению.

**Г-тип.** Онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни — в ранне- и зрелом генеративном возрастных состояниях. Л. А. Жукова (1995) выделяет в этом типе два подтипа. Г1—подтип характеризуется слабым омоложением на 1—2 онтогенетических состояния. Длительность жизни зависит от способности к партикуляции дочерних особей. Одни могут стареть без очередного вегетативного размножения, другие — вновь партикулировать в зрелом генеративном возрас-

тном состоянии (длиннокорневищные, наземно-ползучие и столонообразующие травы). Г2—подтип отличается сильным омоложением дочерних особей — до имматурного и даже ювенильного возрастных состояний. Онтогенетический возраст партикул увеличивается на 4—6 возрастных состояний и длится от ювенильного до позднегенеративного или сенильного. Партикулы также бывают разновозрастными. Этот тип онтогенеза характерен для некоторых длиннокорневищных, наземно-ползучих, корнеотпрысковых и столонообразующих травянистых растений.

**Д-тип.** Полный онтогенез осуществляется в ряде поколений особей вегетативного происхождения. Морфологическая целостность семенной особи сохраняется лишь до виргинильного или раннегенеративного состояний. Последние образуют специализированные диаспоры (клубни, почки) и прекращают свое существование. Возникшие из диаспор растения омоложены глубоко, их биологический возраст меньше, чем семенного растения лишь на состояния проростка и семени, хотя по количеству времени, в течение которого формируются, они практически одновозрастны.

При полной дезинтеграции полный онтогенез видов складывается из последовательных онтогенетических состояний, проявляющихся в ряду вегетативно возникших особей. Если отмирают (хотя бы частично) особи вегетативного происхождения, находящиеся на последних этапах развития, то полный онтогенез будет завершен. Однако в природе это встречается редко. Поэтому продолжительность полного онтогенеза для таких биоморф будет определяться как сумма неполного и сокращенных онтогенезов последовательных поколений особей.

Таким образом, длительность полного онтогенеза растений есть суммарное время жизни во всех онтогенетических состояниях одной или нескольких вегетативных поколений особей, воплощающих полную программу индивидуального развития особи.

Продолжительность неполного и сокращенного онтогенеза может быть представлена как суммарное биологическое время, измеряемое совокупностью только тех онтогенетических состояний, которые пройдены особью (Жукова, 1995). Поэтому каждая особь семенного или вегетативного происхождения будет иметь свой онтогенетический возраст. Причем у любого элемента в ценопопуляции правомерно определение календарного возраста, представляющего собой промежуток времени от момента возникновения особи до момента наблюдения. Обычно у растений различают абсолютный или общий и условный (Кренке, 1940) возраст. Первый у семенных растений определяется как время с момента прорастания семени до момента наблюдения, второй — как время с момента возникновения самой старой части особи.

Изучение онтогенеза (большого жизненного цикла) проводилось, главным образом, у наземных растений. Онтогенетические изменения многих растений описаны в трех томах «Онтогенетического атласа лекарственных растений» (1997, 2000, 2002). Онтогенез водных растений — представителей «водного ядра» флоры (по А. В. Щербакову, 1994) — типичных обитателей водоемов, а также видов, произрастающих на мелководьях, затопляемых в той или иной степени местах, практически не исследован. У этих растений в ходе индивидуального развития имеются свои **особенности**. Они обусловлены прежде всего **степенью вегетативной подвижности особей**. Растения с одним центром воздействия на среду обитания, вегетативно неподвижные — моноцентрические характеризуются полным онтогенезом. От прорастания семени до отмирания особи они не меняют своего местоположения и позволяют проследить их возрастные изменения. У некоторых видов морфологическая целостность оказывается мнимой. Так у *Caltha palustris* L. морфо-физиологическая целостность особи сохраняется лишь в течение двух лет, после чего происходит морфологическая дезинтеграция. Но отдельные моноподиально нарастающие системы побегов переплетаются многочисленными придаточными корнями, и разьединения партикул не происходит.

Многие виды «водного ядра» являются явнополицентрическими или ацентрическими. У этих растений базальные участки отмирают также в конце вегетационного пе-

риода, как и дистальные. В результате у них отсутствуют многолетние части. Такие растения стали называть вегетативными мало- или однолетниками, а точнее — однолетниками вегетативного происхождения. У них трудно обнаружить проростки, типичные растения прегенеративного периода. Омоложение глубокое, до ювенильного возрастного состояния, а турионы, как у *Hydrocharis morsus-ranae* L., клубни у *Potamogeton pectinatus* L. функционально подобны семенам.

Таким образом, для водных растений в большей степени свойственно сочетание неполного и сокращенного онтогенезов. У них можно наблюдать обычно онтогенез раметы. Это характерно для растений таких жизненных форм как столонно-розеточные (*Stratiotes aloides* L.), столонно-клубневые (*Sagittaria sagittifolia* L.), листцовые (*Lemna* L.), плавающие длиннопобеговые (*Veronica beccabunga* L.), погружающиеся (*Veronica anagallis-aquatica* L.). У длиннокорневищных растений (*Potamogeton lucens* L. и другие виды рдестов) возрастные состояния генеративного периода, по-видимому, можно различать по строению монокарпических побегов, но наблюдать полный онтогенез также вряд ли возможно. С большей степенью верности основные периоды онтогенеза можно пронаблюдать у короткорневищных вегетативно мало подвижных многолетних трав, таких как кувшинки и кубышки.

Для водных растений свойственно разное течение онтогенеза в зависимости от условий обитания. Такие растения значительно отличаются не только по габитусу, но и ряду других более мелких признаков. Некоторые ботаники выделяют их в самостоятельные подвиды, виды, гибриды. Это явление характерно для *Veronica anagallis-aquatica* (Клинкова, 1993; Папченков, 2001). В воде это растение развивается по типу озимого погружающегося однолетника вегетативного происхождения поликарпика с неспециализированными турионами, представленными укореняющимися верхушками вегетативно-генеративных побегов (Савиных, 1996). Очевидно, что онтогенез *V. anagallis-aquatica* в данном случае проходит по Д-типу. Это, по-видимому, свойственно многим водным растениям.

На перекатах *V. anagallis-aquatica* развивается как озимый однолетник монокарпик. Онтогенез таких особей проходит по А-типу. По этому же типу развиваются особи на пляжах. Такие виды как *V. pseudoheureka* Parch. и особенно *V. minutissima* Parch. — типичные однолетники-монокарпики. У них, как и у многолетних видов, происходит смена нарастания побегов и миниатюризация растений.

Кроме выше сказанного, для водных растений свойственна высокая скорость онтогенеза и полного, и сокращенных. Это прекрасно демонстрируют такие вегетативно подвижные растения, как ряски, водокрас и многие другие.

Все сказанное выше об онтогенезе водных растений представляет одну из первых попыток поиска подходов к характеристике особенностей их индивидуального развития. Изучение особенностей онтогенеза водных растений позволит по-новому оценить их таксономическое разнообразие, целостность, непрерывность, взаимозависимость, процессы адаптационного генеза и эволюции в этой необычайно интересной группе цветковых растений.

#### Список литературы

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.
- Жукова Л. А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 361—374.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
- Клинкова Г. Ю. Заметки о систематике вероник секции *Beccabunga* (Hill.) Griseb. (*Veronica* L., *Scrophulariaceae*) Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 89. Вып. 4. С. 112—119.



- Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений. М.: Сельхозгиз, 1940. 136 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. Т. 1. 240 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учебное пособие. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. Т. 2. 268 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учебное пособие. Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. Т.3. 280 с.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 7—204.
- 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. Поливариантность особей в составе ценопопуляций вероники ключевой — *Veronica anagallis-aquatica* L. // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тез. докл. V научн. конф. памяти проф. А. А. Уранова. Кострома, 1996. С.159—160.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника / Под общей ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. М.—Л.: Наука, 1964. С. 146—205.
- Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 84—169.
- Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С.161—179.
- Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3—8.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—35.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 214 с.
- Щербаков А. В. Классификации жизненных форм и анализ информации по региональным флорам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 2. С. 70—75.
- Harper J. L. Population biology of plants. London—N.Y.: Acad. Press, 1977. 892 p.

## **5. Описание водных фитоценозов, их классификация и синтаксономия**

---

УДК 581.526.3.08

### **ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ И ПОДХОДЫ К ИХ КЛАССИФИКАЦИИ МЕТОДОМ БРАУН-БЛАНКЕ**

**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**

В последнее время отечественные фитоценологи все чаще при классификации водной и прибрежно-водной растительности обращаются к методу Браун-Бланке. Однако, нередко приходится сталкиваться с весьма формальным применением данного подхода, когда используется лишь достаточно привлекательная система и названия синтаксонов, не делается поправок на специфику водного объекта и региональные особенности растительного покрова, а также слабо внедряются в практику новые синтаксономические решения и результаты ревизий отдельных единиц. Поэтому в настоящей работе мы хотели бы поделиться своим опытом описания сообществ на примере растительного покрова различных водных объектов, в том числе и весьма своеобразной растительности ручьев и рек, знание о которой в отечественной фитоценологии весьма слабое, и изложить некоторые соображения по их классификации и систематике.

#### **Обсуждение**

##### **Описание фитоценозов**

Не останавливаясь на самой процедуре описания и обработке полученных данных в традициях направления Браун-Бланке, о чем содержатся исчерпывающие сведения во многих доступных литературных источниках (Becking, 1957; Александрова, 1969, 1982; Westhoff, van der Maarel, 1973; Миркин, Наумова, 1998; и др.), хотелось бы обратить внимание на ряд важных аспектов при сборе полевого материала на водоемах (озера, водохранилища, пруды, копани, эфемерные водоемы) и водотоках (ручьи и реки) — это выбор пробной площади, ее размер и форма, оптимальные сроки проведения описаний, необходимые для дальнейшего анализа фитоценотического материала сведения и т.д. Материал раздела основан на важнейших методических публикациях признанных знатоков водной и прибрежно-водной растительности (Катанская, 1981; Passarge, 1982; Wiegand, 1983; Распопов, 1992; и др.) и личном опыте авторов.

##### **Выбор пробной площадки**

Поскольку водная, и в особенности речная, растительность отличается достаточной мозаичностью и ярусностью, то к выбору пробной площадки следует подходить очень и очень внимательно. Для нее обычно выбирается однородный участок фитоценоза, а в приложении к водной растительности может быть описано и все сообщество в естественных границах, если оно небольшое по площади. Однородным считается сообщество, которое состоит из видов одной или сходной биоморфы. Поэтому, при описании ценозов

рдестов пробную площадь, например, следует разместить так, чтобы в ее пределы не попали виды гелофитов из контактирующего пояса. Описание фитоценозов рясок лучше проводить в стороне от зарослей нимфейных или тех же воздушно-водных растений. Но в речных экосистемах, на перекатах и стремнинах, погруженные формы гелофитов (*Sarganium emersum* Rehm. f. *fluitans* (Gren. et Godr.) Glück, *Sagittaria sagittifolia* L. f. *vallisnerifolia* (Coss. et Germ.) Glück, *Scirpus lacustris* L. f. *fluitans* Glück, *Butomus umbellatus* L. f. *vallisneriifolius* (Sagorski ex Asch. et Graebn.) Glück)) неотъемлемый компонент сообществ шелковников и рдестов, поэтому их необходимо включать в описания.

На озерах, водохранилищах, озеровидных расширениях рек с достаточно стабильными условиями, где для растительности характерно поясное строение, когда от берега с увеличением глубины происходит смена одних фитоценозов другими, описание сообществ не вызовет затруднения, однако, площадки следует размещать в центральных, наиболее однородных частях поясов и фитоценозов, а не в краевых переходных зонах. В малых озерах и копанных прудах поясность водной растительности также выражена, но очень часто эти пояса очень узкие или разорванные, поэтому в качестве пробной площадки описывается весь пояс или его фрагменты. На ручьях и реках поясность растительности представлена еще меньше, так как сказывается такой мощный фактор, как течение. З. В. Синкявичене (1992) на примере водотоков Литвы выделяет 5 типов зарастания, которые хорошо выражены и на ручьях и реках Верхнего Поволжья и других регионов. Выбор подходящих для описания площадок на водотоках или их участках с различным типом зарастания имеет ряд нюансов. Рассмотрим особенности описания фитоценозов в приложении к специфике зарастания рек.

1. *Зарастание единичными растениями или сильно фрагментарное зарастание.* Сосудистые растения в русле не создают сообществ или это небольшие по размерам группировки водных макроводорослей 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. В таких водотоках можно описать лишь фитоценозы водных макроводорослей и мохообразных, которые, как правило, имеют небольшие размеры и площадки закладываются в их естественных границах. Сообщества эпилитных мхов, развивающиеся на крупных валунах (например, асс. *Cinclidotetum fontinaloidis* Gams ex v. Hübschm. 1953, *Dichelymetum falcati* v. Hübschm. 1972), описываются на пробной площадке в пределах поверхности одного или нескольких таких камней, их площадь может быть всего несколько кв. дм.

2. *Фрагментарное зарастание.* Часто встречающийся тип. Сообщества гидрофитов и погруженных форм гелофитов расположены на подводных отмелях 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. На подобных водотоках фитоценозы описываются в своих границах, часто приходится в пределах пробной площадки включать несколько однородных фрагментов сообщества.

3. *Прибрежное зарастание.* Сообщества расположены поясами в прибрежной зоне, что более характерно стоячим водоемам. Зарастание свойственно среднему и нижнему течениям средних рек, низовьям или широким плесам малых рек. Кроме того, этот тип встречается в реках, несущих темные болотные воды, где растения отсутствуют в середине русла из-за непрозрачности воды. Площадки для описания здесь располагаются в пределах поясов растительности.

4. *Прибрежно-фрагментарное зарастание.* Сообщества гелофитов создают в прибрежной части сплошную полосу, а сообщества погруженных растений разбросаны в русле. Наиболее широко распространенный тип зарастания. Выражен в среднем и нижнем течении рек. Описания производятся на площадках, размещенных в прибрежной по-

лосе гелофитов, внутри или в границах русловых сообществ, также иногда следует объединять несколько сходных фрагментов для одного описания.

5. *Сплошное зарастание*. Сообщества занимают все 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 все русло в подводном, наводном (плавающем) и надводном ярусах занимают сообщества как гидрофитов, так и гелофитов. Первый вариант распространен в межозерных реках, где незначительны колебания уровня воды, в спрямленных руслах, на мелководных участках с быстрым течением. Второй тип обычен на участках рек ниже «мертвой» 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. Растительные сообщества на водотоках со сплошным зарастанием часто бывает сложно описывать из-за трудности выбора пробной площадки. Наблюдается высокая мозаичность растительности, происходит сильное наслоение 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 ручьев 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 все равно будет выбракован, поскольку не отвечает требованиям однородности фитоценозов, чему уделяется все больше внимания (Passarge, 1982, 1992a, 1992b).

Отметим здесь же, что для вполне хорошей 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.

#### Размер и форма пробной площадки

По поводу определения размера пробной площадки у геоботаников существует негласное правило, что ее площадь равна помноженной на 10—20 высоте или длине растений первого яруса. Сходным образом определять подходящий размер пробной площадки предлагает Н. Passarge (1992a), когда минимальная площадь описания соответствует примерно площади круга, где за радиус принимается высота или длина доминирующих растений. Например, сообщества *Batrachium* (DC.) S. F. Gray или *Potamogeton* L. длиной до 3 м должны описываться на площади  $\sim 20 \text{ м}^2$  ( $= 6 \times 3,14$ ). Причем, размеры пробной площадки не должны быть более чем в 2 раза больше этой величины, чтобы избежать увеличения числа сопутствующих малоинформативных видов и соблюсти однородность описаний. Исходя из этого, для водных и прибрежно-водных сообществ примерные размеры пробных площадок, достаточные для выявления видового состава и параметров фитоценоза, будут 0,1—1  $\text{м}^2$  для кл. *Lemnetea minoris* W. Koch et R. Tx. in R. Tx. 1955<sup>1</sup>, *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* Phil. 1956, 1—10  $\text{м}^2$  для кл. *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943, 10—30  $\text{м}^2$  для кл. *Potamogetonetea* Klika 1941, *Phragmito-Magnocaricetea* Klika 1941 и т.д. Такие площади описаний наиболее приемлемы для ручьев и рек, а также мелких водоемов с относительно небольшими по размерам ценозами.

<sup>1</sup> В последнее время, однако, нет уверенности в приоритетности этого названия, так как в том же году такой синтаксон был предложен и другими авторами (De Bolòs O., Masclans F. La vegetación de los arrozales en la región mediterránea // *Collectanea Botanica*. 1955. Vol. 4. Fasc. 3. № 32. P. 415—434.).

Многие геоботаники, работая на крупных водоемах с хорошо развитой растительностью, пользуются для всех групп водных растений стандартными пробными площадками 100 м<sup>2</sup> (обычно 10×10 м), что в данном случае вполне оправдано (большие сообщества требуют больших площадей для выявления их характеристик), но более трудоемко.

Как мы уже писали выше, на крупных водных объектах со стабильными условиями среды высшая водная растительность занимает значительные площади, имеет поясное строение, а фитоценозы достаточно отчетливы и однородны. В такой ситуации пробные площади всегда вписываются в пределы пояса сообществ, причем лучше в центральную, наиболее репрезентативную часть, и должны иметь оптимальные для описания размеры или даже чуть большие. Их форма, как правило, квадратная или реже прямоугольная. В малых водоемах, на ручьях и реках, где водная растительность представлена слишком узкими поясами, небольшими фрагментами или пятнами, описание производится в границах всего пояса, отдельного фрагмента, иногда, особенно на водотоках, следует объединять несколько сходных пятен для одного описания. Следовательно, форма пробных площадок на этих объектах может быть совершенно произвольная: узкий вытянутый прямоугольник, полукольцевидная площадка, различные неправильные формы фитоценозов и т.д. Вытянутые площадки нужно ориентировать параллельно берегу. Главное, чтобы были соблюдены достаточный размер пробной площадки и выраженность, однородность сообщества.

#### Время проведения описаний

Важный момент в подготовке и проведении геоботанических исследований — это выбор подходящих для работы сроков, так как в течение сезона в одном и том же фитоценозе может происходить заметная флуктуация обилия и покрытия видов, а нередко в одном местообитании происходит смена целых сообществ. Так, типичные для водотоков Верхнего Поволжья перекатные сообщества с доминированием шелковника (*Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz.) имеют наибольшую площадь с середины июня во время его цветения, затем в период плодоношения (конец июня—начало июля) растения становятся очень ломкими, наблюдается массовое отмирание побегов и соответственно заметное уменьшение площадей ценозов, в конце межени (вторая половина августа) за счет активного роста новой генерации вегетативных побегов площади сообществ вновь возрастают. В засушливые периоды и во время межени при падении уровня воды, скорости течения и следовательно повышении трофности, а также в случае небольшого органического загрязнения в этих фитоценозах наблюдается значительное увеличение обилия, вплоть до доминирования, нитчатых водорослей, чаще всего *Cladophora glomerata* (L.) Kütz., *C. fracta* (Müll. ex Vahl) Kütz., и погруженных форм гелофитов (табл. 1 и 2). При обсыхании этих местообитаний могут развиваться сообщества гелофитов, пребывавших в обводненном состоянии в виде погруженных вегетативных форм, либо появятся фитоценозы кл. *Bidentetea tripartitae* R. Tx., Lohm. et Prsg. in R. Tx. 1950.

Или другой пример, редкие сообщества *Potamogeton friesii* Rupr. формируются лишь на относительно короткий промежуток времени (10—15 дней) в середине июля, когда растения достигают поверхности воды, цветут и плодоносят. Затем рдест формирует турионы, вегетативные побеги отмирают, а зимующие почки опускаются на дно, сообщество исчезает до следующего года, как будто его и не было, хотя совсем недавно занимаемые им площади составляли сотни кв. м. Поэтому исследовать водную и прибрежно-водную растительность лучше всего в момент ее оптимального развития во время цветения и начале плодоношения. В средней полосе (Ярославская, Костромская, Ивановская, Тверская обл., юг Вологодской и прилегающие к ним территории) наилучшим временем для проведения работ по изучению водных сообществ видится июль и первая половина августа. Однако, для описания речной растительности наиболее подходящим является июль, так как некоторые виды, а соответственно и их сообщества, к началу августа начинают разлагаться и отмирать. Это же касается и малых озер, и копаных прудов.

Таблица 1. Динамика сообщества *Batrachium kauffmannii* в течение вегетационного сезона 1999 г.

Дата	27.04	18.05	01.06	11.06	18.06	28.06	13.07	22.07	06.08	06.09	24.09	06.10	28.10
ОПП, %	10	20	60	85	100	100	90	60	90	90	70	60	40
Глубина, см	50-70	30-50	10-25	0-15	0-12	0-15	0-15	0-15	0-15	0-15	0-20	0-21	0-18
Скорость течения, м/с	0,57	0,83	0,71	0,33	0,27	0,29	0,28	0,29	0,29	0,28	0,26	0,31	0,30
Температура воды, °С	5,0	8,0	12,0	16,0	17,5	21,0	22,0	19,0	16,0	12,0	6,3	9,6	4,7
Число видов	4	5	5	6	6	6	5	6	8	6	5	5	5
<i>Batrachium kauffmannii</i>	2	2	2	2	3	3	3	2	2	3	3	3	2
<i>Fontinalis antipyretica</i> var. <i>gracilis</i>	+	+	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Leptodictyum riparium</i>	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Myriophyllum spicatum</i>	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Scirpus lacustris</i> f. <i>fluitans</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	+	1	.	.	.
<i>Lemna minor</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
<i>Potamogeton perfoliatus</i> f. <i>cordatolanceolatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
<i>Cladophora glomerata</i>	.	+	3	4	5	5	1	1	.	.	.	.	.
<i>Cladophora</i> cf. <i>fracta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	5	4	2	1	1

Примечание. Площадь описаний — 20 м<sup>2</sup>, грунт — каменистый. Здесь и далее обилие-покрытие видов дано в баллах шкалы Браун-Бланке.

Описания. Ярославская обл., Некоузский р-н, окр. с. Марьино, р. Ильд, пережат, А. Бобров, Е. Чемерис.

А вот растительность крупных озер и водохранилищ уже лучше исследовать в августе, так как ее развитие здесь протекает несколько медленнее. Вместе с тем ряд фитоценозов возникает лишь при определенных условиях. В первую очередь, это сообщества эфемерных водоемов с. *Batrachion aquatilis* Pass. 1964 (кл. *Potamogetonetea*), появляющиеся на короткое время в начале лета, и отмельные ценозы кл. *Bidentetea tripartitae*, *Agrostietea stoloniferae* Oberd. et Th. Müller in Th. Müller 1961 ex Görs 1968, *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943, формирующиеся к концу лета—осени с падением уровня воды. В другое время их просто бессмысленно искать. Поэтому для выявления полного разнообразия сообществ и видового состава водного объекта целесообразно проводить обследование его растительного покрова в середине лета, а ближе к осени повторно посетить его для обнаружения сообществ мелководий и отмелей. В ряде случаев, обычно при изучении водной растительности какого-либо региона, необходимо провести еще работы и в начале лета по изучению эфемерных фитоценозов.

#### Дополнительные сведения при описании

Как известно, при описании фитоценоза помимо составления списка видов с указанием их обилия и покрытия, фиксируется ряд дополнительных характеристик, на которых мы бы хотели кратко остановиться. В традициях направления Браун-Бланке важным моментом при описании, а в дальнейшем при классификации и в синтаксономических построениях, является точный адрес описания, т.е. его географическое местоположение (область, район, ближайший населенный пункт и т.п.), дата проведения работы и ее исполнители. Для характеристики экологии и состояния фитоценоза следует зафиксировать особенности местообитания: глубину воды, тип грунта (песчаные, каменистые, глинистые, илистые, торфянистые), скорость течения, видимые антропогенные и другие нарушения (мусор, загрязнение, бобровые поселения) и т.д. Для более высокого качества экологической информации полезно, кроме того, определение химического состава воды, что в последнее время все чаще практикуется с использованием компактных аналитических приборов.

Таблица 2. Изменения в сообществе *Batrachium kauffmannii*, вызванные органическим загрязнением

№ описания	1	2
Площадь описания, м <sup>2</sup>	6	10
ОПП, %	100	100
Глубина, см	30-40	20-60
Грунт	к.	к.
Скорость течения, м/с	0,4-0,5	0,5-0,6
Число видов	7	7
<i>Batrachium kauffmannii</i>	5	1
<i>Fontinalis antipyretica</i> var. <i>gracilis</i>	1	1
<i>Scirpus lacustris</i> f. <i>fluitans</i>	2	4
<i>Butomus umbellatus</i> f. <i>vallisneriifolia</i>	+	3
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> f. <i>submersa</i>	1	.
<i>Lemna trisulca</i>	1	.
<i>Leptodictyum riparium</i>	1	.
<i>Cladophora glomerata</i>	.	2
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	.	+
<i>Sium latifolium</i>	.	+

Примечание. к. — каменистый.

Описания. Ярославская обл., Некоузский р-н, окр. д. Кулотино, р. Ильд, 13.08.1997 (1), 18.06.1999 (2), А. Бобров.

Резюмируя вышесказанное можно предложить следующую «шапку» описания: 1. № описания; 2. Адрес (этикетка); 3. Площадь описания, м<sup>2</sup>; 4. Общее проективное покрытие (ОПП), %; 5. Глубина, см (м); 6. Грунт, субстрат; 7. Скорость течения, м/с; 8. Примечание. Далее следует собственно описание — список видов с указанием балла обилия-покрытия. Часто после балла проставляются индексы: j — ювенильные растения (проростки и молодые растения); ° — угнетенные растения. Использование при описании водной растительности этих индексов весьма полезно, так как с их помощью можно показать разнокачественность состояния видов в сообществе.

### Классификация и синтаксономия

Направление Браун-Бланке находит все большее число последователей, и исследования, в том числе и по водной растительности, проводятся на все большей территории и на все более разнообразных объектах, поэтому возникает насущная необходимость создания б. м. всеобъемлющей системы для водной растительности в глобальном масштабе, хотя бы на уровне высших синтаксонов. Результаты региональной классификации могут существенно отличаться от таковой в более крупном масштабе. При увеличении охвата территорий будет расти число синтаксономических единиц и повышаться их ранг. Важной особенностью водных растений является их экологическая пластичность, что выражается в присутствии и доминировании одних и тех же видов в различных местообитаниях и в составе различных сообществ. Это часто не находит своего отражения в классификационных схемах и синтаксономически не оформляется, что, на наш взгляд, представляется важным и требующим разрешения вопросом. Также следует больше внедрять в практическое использование новые синтаксономические решения и результаты ревизий отдельных единиц, особое внимание необходимо обратить на наследие отечественных фитоценологов, в работах которых часто заметно раньше описаны синтаксоны, известные из западноевропейской литературы.

Разберем изложенное выше на ряде примеров. Если рассматривать фитоценозы нимфейных (в широком смысле) во всем ареале их распространения, то окажется, что они

характеризуются значительным своеобразием и самостоятельностью. В отличие от большинства рдестов и других морфологически близких гидрофитов, нимфеиды выносят значительные колебания уровня воды вплоть до обсыхания местообитаний, продолжая в этих условиях вегетацию, цветение и плодоношение лишь с прикрытыми водой корневищами или на влажном субстрате отмелей, многие произрастают с приподнятыми над поверхностью воды листьями (например, *Nelumbo* Adans.). В последнее время этот факт, и небезосновательно, находит свое отражение в отчленении этих сообществ в ранге кл. *Nymphaeetea* Klika 1944 em. Pass. 1992 от остальных ценозов погруженных, прикрепленных ко дну гидрофитов. Хорошо знакомые европейским и русским исследователям фитоценозы данного класса из северного полушария охватывает пор. *Nymphaeetalia albo-tetragonae* Pass. 1978, а вот уже весьма отличные сообщества из южного полушария относятся к пор. *Nymphaeetalia loti* Lebrun 1947 (Passarge, 1992b) и состоят совсем из других видов *Nymphaea* L. и представителей целого ряда экзотических родов *Barclaya* Wall., *Ondinea* Hartog, *Victoria* Lindl. и др. (Sculthorpe, 1967; Cook et al., 1974). В такую систему нимфейных сообществ вводятся несколько новых союзов. Например, в северном полушарии европейские и западносибирские ценозы входят в с. *Nymphaeion albae* Oberd. 1957, а азиатские и североамериканские, частично представленные и в северной Европе — в с. *Brasienio-Nymphaeion tetragonae* Shimoda 1985 (Passarge, 1992b) и т.д. Но работая на региональном уровне можно вполне ограничиться отнесением сообществ кубышек и кувшинок к кл. *Potamogetonetea* в пределах отдельного союза.

Всем знакомый кл. *Lemnetea minoris* также имеет почти космополитное распространение. Известные у нас синтаксоны, т. е. встречающиеся в умеренной зоне, принадлежат пор. *Lemnetalia minoris* W. Koch et R. Tx. in R. Tx. 1955, а сообщества тропической полосы выделяются в пор. *Lemnetalia aequinoctialis* Schwabe-Braun et R. Tx. 1981 (Schwabe-Braun, Tüxen, 1981; Landolt, 1986). Фитоценозы *Lemnetalia minoris* в пределах ареала также можно разделить на ряд союзов. Во-первых, это географические викарирующие союзы фитоценозов пионерных плейстофитов. Почти повсеместно распространены сообщества с. *Lemnion minoris* W. Koch et R. Tx. in R. Tx. 1955. Ценозы с. *Lemnion turioniferae* Landolt 1986 («alliance of *Lemna turionifera*»), представленные в центральной и северо-восточной Азии и Северной Америке, замещают сообщества *Lemnion minoris* в более континентальном климате. С. *Lemnion japonicae* Landolt 1986 («alliance of *Lemna japonica*») объединяет рясковые фитоценозы из приокеанических районов восточной Азии. Сообщества из теплых юго-восточных и южных штатов США относятся к с. *Lemnion obscurae* Landolt 1986 («alliance of *Lemna obscura*»). Широко распространены фитоценозы с. *Lemnion gibbae* R. Tx. et Schwabe in R. Tx. 1974 em. Landolt 1986, но явно предпочитают регионы со средиземноморским климатом. Сообщества из засушливых районов южной Австралии и Новой Зеландии охватывает с. *Lemnion dispermae* Landolt 1986 («alliance of *Lemna disperma*»). Во-вторых, в этот же порядок входит с. *Lemnion trisulcae* Den Hartog et Segal ex R. Tx. et Schwabe in R. Tx. 1974, включающий более сложноустроенные сообщества со свободноплавающими в толще воды растениями типа *Lemna trisulca* L. и *Riccia fluitans* L. (Tüxen, 1974; Schwabe-Braun, Tüxen, 1981; Landolt, 1986).

Экологическая пластичность видов водных и прибрежно-водных растений, приводит к тому, что они могут формировать сообщества в различных местообитаниях и это часто никак не отражается в синтаксономических решениях, а скрадывается безликими широкими по объему синтаксонами. Так, хорошо всем известные сообщества с доминированием *Potamogeton perfoliatus* L. в стоячих водах по всем признакам будут относиться к с. *Potamogetonion pectinati* (W. Koch 1926) Oberd. 1957 и асс. *Potamogetonetum perfoliati* W. Koch 1926 em. Pass. 1964, а вот уже в проточных водах — на перекатах и стремнинах — в этих фитоценозах появятся совсем другие растения: *Batrachium kauffmannii*, *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. var. *gracilis* (Lindb.) Schimp., *Scirpus lacustris* f. *fluitans* и др. (см., например, Бобров, 2001), и такие сообщества будут принадлежать с. *Batrachion*



fluitantis Neuhäusl 1959 и асс. Batrachio-Potamogetonetum perfoliati W. Koch 1926 em. et nom. invers. (incl. Potameto perfoliati-Ranunculetum fluitantis W. Koch 1926, Potametum perfoliati cordatolanceolati Arendt 1982) (табл. 3). Первая ассоциация в свою очередь может быть разбита на ряд более мелких региональных и экологических единиц: Potamogetonetum crispo-perfoliati Bellot 1951, Potamogetonetum pectinato-perfoliati Den Hartog et Segal 1964, Potamogetonetum filiformi-perfoliati Pass. 1994, Myriophyllo-Potamogetonetum perfoliati Pass. 1996 и т.д. Да и сам рдест пронзеннолистный в первых условиях будет представлен типовой или круглолистной формами (f. *perfoliatus* и f. *rotundifolius* Wallr.), а во втором случае — с сердцевидно-ланцетными листьями (f. *cordatolanceolatus* (Mert. et W. D. J. Koch) Glück). Здесь же отметим, что для диагностики синтаксонов водной растительности, а в особенности речных сообществ первостепенное значение имеют таксоны рангом ниже видового (разновидности и формы).

Следующей хорошей иллюстрацией могут послужить фитоценозы *Ceratophyllum demersum* L. (табл. 4). Его сообщества с видами рясок, широко распространенные по небольшим эвтрофным, часто заморным водоемам (прудам, копаням), явно отличаются от более сложноустроенных озерных или речных ценозов роголистника с различными рдестами и урутью, на что обращали внимание и другие исследователи (например, Wiegleb, 1981). Первые из них относятся к асс. Lemno minoris-Ceratophylletum demersi Pass. 1995 и могут рассматриваться в пределах кл. Lemnatea minoris s.l., вторые же входят в асс. Potamogetono-Ceratophylletum demersi (Hild et Renhelt 1965) Pass. 1995 (=Ceratophylletum demersi Hild et Renhelt 1965) и вполне уместны в с. Potamogetonion pectinati кл. Potamogetonetea. Однако, все это при условии, если роголистниковые сообщества не выделять в отдельный кл. Ceratophylletea Den Hartog et Segal 1964, где данные ассоциации подчинены разным подсоюзам.

И подобных примеров очень много. Фитоценозы *Nymphaea alba* L. эвтрофных и мезотрофных речных или озерных местообитаний с обычным набором для таких вод видов будут принадлежать асс. Nymphaeo-Nupharetum luteae Nowinski 1928 (=Nupharo-Nymphaetum albae Tomasz. 1977) и Potamogetono-Nymphaetum albae (Vollmar 1947) Pass. 1992, соответственно, а вот уже из дистрофных болотных водоемов с видами *Utricularia* L., *Potamogeton berchtoldii* Fieb., *P. obtusifolius* Mert. et W. D. J. Koch, нередко также с гипновыми и сфагновыми мхами будут входить в асс. Utriculario-Nymphaetum albae (Jeschke 1963) Pass. 1992. Целый ряд осоковых сообществ, например, с доминированием *Carex aquatilis* Wahlenb. или *C. rostrata* Stokes, относится к прибрежно-водной растительности кл. Phragmito-Magnocaricetea (асс. Caricetum aquatilis Sambuk 1930, Caricetum rostratae Rübel 1912) и к болотной кл. Scheuchzerio-Caricetea fuscae (Nordh. 1936) R. Tx. 1937 (асс. Drepanoclado-Caricetum aquatilis Nordh. 1928, Sphagno-Caricetum rostratae Fries 1913). Ценозы *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla в ряде случаев (средняя полоса европейской части России) сложены обычным набором прибрежно-водных видов с. Phragmition communis W. Koch 1926, тогда как в других регионах могут быть полностью другие с галофильными видами. И т.д., и т.д.

Такой достаточно «узкий», практически доминантно-детерминантный подход к выделению основных единиц классификации — ассоциаций, на наш взгляд, наиболее приемлем для водной и прибрежно-водной растительности, где преобладают виды-доминанты с широкой экологической амплитудой, так как позволяет максимально полно и естественно отразить разнообразие растительных сообществ в природе и выявить их тонкие региональные и экологические отличия. Большинство таких ассоциаций отвечает принципу гомотонности, когда более половины видового состава синтаксона имеют постоянство выше 60%. Ему следуют многие видные западные фитоценологи (например, Westhoff, van der Maarel, 1973; Tüxen, 1980; Passarge, 1982, 1992b). Как образно пишет Н. Passarge (1992b : 258): «Гомотонность является „созвучием взаимосвязи видов“ в растительном сообществе... и вместе с тем выражением его внутреннего содержания»<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> «Homotinität ist „Gleichklang der Artenverbindung“ im Vegetationstyp... und damit Ausdruck seines inneren Zusammenhaltes».

Таблица 3. Сообщества с доминированием *Potamogeton perfoliatus* (1—5. Potamogetonetum perfoliati; 6—10. Batrachio-Potamogetonetum perfoliati)

№ описания	1	2	3	4	5	Сред.	6	7	8	9	10	Сред.
Площадь описания, м <sup>2</sup>	25	100	24	10	10	33,8	14	10	50	15	50	27,8
ОПП, %	100	100	100	90	100	98	80	75	100	100	90	89
Глубина, см	50	30-40	20-40	60-70	80-100	-	40-50	10-30	10-20	10-20	50-70	-
Грунт, субстрат	к.-п.	к.	и.-к.	и.-п.	п.-и.	-	к.-п.	к.	к.	к.	к.	-
Скорость течения, м/с	0	0	0	0	0-0,1	-	0,1	0,3	0,6-0,8	0,4-0,5	0,2	-
Число видов	4	4	6	3	6	4,6	7	11	5	8	12	8,6
х. т. ассоциаций						П-во						П-во
<i>Potamogeton perfoliatus</i> f. <i>perfoliatus</i>	5	5	5	5	5	V	.	.	.	.	.	
<i>Potamogeton perfoliatus</i> f. <i>cordatolanceolatus</i>	.	.	.	.	.		3	4	5	4	4	V
х. в. Potamogetonion pectinati												
<i>Elodea canadensis</i>	1	.	.	1	.	II	1	.	.	.	.	I
<i>Myriophyllum spicatum</i>	.	.	.	.	.		.	2	.	.	.	I
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	.	.	.	.	1	I	.	.	.	.	.	
<i>Potamogeton lucens</i>	1	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	
<i>Potamogeton</i> × <i>salicifolius</i>	.	.	+	.	.	I	.	.	.	.	1	I
х. в. Batrachion fluitantis												
<i>Batrachium kauffmannii</i>	.	.	.	.	.		1	1	1	1	+	V
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> f. <i>submersa</i>	.	.	.	.	.		2	+	.	+	.	III
<i>Butomus umbellatus</i> f. <i>vallisneriifolia</i>	.	.	.	.	.		1	.	.	2	1	III
<i>Oenanthe aquatica</i> f. <i>batrachiifolia</i>	.	.	.	.	.		2	.	.	.	+	II
<i>Scirpus lacustris</i> f. <i>fluitans</i>	.	.	.	.	.		.	1	.	.	2	II
<i>Glyceria fluitans</i> f. <i>submersa</i>	.	.	.	.	.		.	+	.	.	.	I
<i>Veronica beccabunga</i> f. <i>submersa</i>	.	.	.	.	.		.	.	+	.	.	I
х. в. Potamogetonetalia, Potamogetonetea												
<i>Nuphar lutea</i>	1	.	+	.	.	II	.	.	.	.	.	
<i>Potamogeton natans</i>	.	.	.	.	1	I	.	.	.	.	.	
х. в. Phragmito-Magnocaricetea												
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	.	.	+	.	.	I	.	.	.	.	.	
х. в. Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae												
<i>Fontinalis antipyretica</i> var. <i>gracilis</i>	.	.	.	.	.		.	1	.	1	+	III
<i>Leptodictyum riparium</i>	.	.	.	.	.		.	+	.	.	+	II
х. в. Cladophoretea												
<i>Cladophora glomerata</i>	.	.	.	.	.		.	1	.	.	+	II
<i>Vaucheria sessilis</i>	.	.	.	.	.		.	.	.	1	.	I
х. в. Lemnetea minoris												
<i>Lemna minor</i>	.	1	+	1	1	IV	.	+	+	1	1	IV
<i>Lemna trisulca</i>	.	1	+	.	1	III	+	+	.	1	1	IV
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	.	1	.	.	+	II	.	.	+	.	1	II

Примечание. Здесь и далее: Сред. — среднее, П-во — постоянство; римские цифры — класс постоянства; х. в. — характерный вид, х. т. — характерный таксон; и.-к. — илесто-каменистый, и.-п. — илесто-песчаный, к. — каменистый, к.-п. — каменисто-песчаный, п.-и. — песчано-илистый.

О п и с а н и я . 1. Тверская обл., Весьегонский р-н, д. Григорово, р. Звана, плес, 16.07.2001, А. Бобров, Е. Чемерис; 2. там же, д. Косодавлъ, р. Реня, глубокий плес, 16.07.2001, они же; 3. Вологодская обл., Чагодощенский р-н, с. Анисимово, р. Чагода, 18.07.2001, плес, они же; 4. Костромская обл., Островский р-н, ус. Щельково, р. Куекша, у беседки, плес, 04.08.2001, А. Бобров; 5. там же, Нерехтский р-н, окр. г. Нерехты, р. Солоница, вдоль берега глубокого плеса, 04.09.2000, А. Бобров, Е. Чемерис; 6. Ярославская обл., Угличский р-н, с. Покровское, р. Улейма, перекат, 13.06.2000, А. Бобров; 7. там же, Некоузский р-н, окр. с. Марьино, р. Ильд, перекат, 26.06.2001, он же; 8. Костромская обл., Островский р-н, ус. Щельково, р. Куекша, ниже «Голубого ключика», перекат, 04.08.2001, он же; 9. Ярославская обл., Гавриловский р-н, выше с. Стогинское, р. Лахость, перекат, 09.08.2002, он же; 10. там же, Некоузский р-н, ниже с. Правдино, р. Сить, стремнина, 08.08.2000, он же.

Таблица 4. Сообщества с доминированием *Ceratophyllum demersum* (1—5. Lemno minoris-Ceratophylletum demersi; 6—10. Potamogetono-Ceratophylletum demersi)

№ описания	1	2	3	4	5	Сред.	6	7	8	9	10	Сред.
Площадь описания, м <sup>2</sup>	50	50	20	15	100	47	100	100	100	200	100	120
ОПП, %	100	100	100	100	100	100	100	80	100	100	80	92
Глубина, см	70	120	150	100	60	100	120	70	80	100	100	94
Число видов	3	6	3	3	5	4	9	11	8	5	6	7,8
д. в. ассоциаций						П-во						П-во
<i>Ceratophyllum demersum</i>	5	5	5	5	5	V	4	4	4	5	4	V
х. в. Lemnetea minoris												
<i>Lemna minor</i>	1	1	1	1	1	V	3	1	2	+	+	V
<i>Lemna trisulca</i>	.	1	2	1	+	IV	+	+	1	.	.	III
<i>Lemna gibba</i>	+	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	
<i>Spirodela polyrhiza</i>	.	+	.	.	.	I	.	.	.	.	.	
х. в. Potamogetonion pectinati												
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	.	.	.	.	.		+	+	+	.	+	IV
<i>Potamogeton pectinatus</i>	.	.	.	.	.		1	1	.	2	1	IV
<i>Batrachium circinatum</i>	.	.	.	.	.		.	+	2	.	+	III
<i>Potamogeton lucens</i>	.	.	.	.	.		.	.	2	+	1	III
<i>Zannichellia palustris</i>	.	.	.	.	.		+	+	.	+	.	III
х. в. Potamogetonalia, Potamogetonetea												
<i>Persicaria amphibia</i> f. <i>natans</i>	.	.	.	.	.		+	+	1	.	.	III
<i>Potamogeton natans</i>	.	.	.	.	.		.	+	.	.	.	I
<i>Batrachium trichophyllum</i>	.	.	.	.	.		.	.	+	.	.	I
х. в. Phragmito-Magnocaricetea												
<i>Typha angustifolia</i>	.	1	.	.	+	II	1	.	.	.	.	I
<i>Phragmites australis</i>	.	.	.	.	+	I	.	.	.	.	.	
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	.	.	.	.	.		+	1	.	.	.	II
х. в. Utricularietea intermedio-minoris												
<i>Utricularia australis</i>	.	+	.	.	.	I	.	+	.	.	.	I

Примечание. д. в. — дифференциальный вид.

Описания. Černohous F., Husák Š. Macrophyte vegetation of eastern and north-eastern Bohemia // Folia Geobot. Phytotax. 1986. Vol. 21. № 2. P. 113—161. (табл. 11 на стр. 136): 1. Broumov district, pond near Křínice road, alt. 396 m, 1975; 2. Oxbow of Labe river, E. of Labětín village, alt. 205 m, 1972; 3. Bohdaneč district, ditch N of Matka pond, alt. 217 m, 1976; 4. Pohránský pond near Doubravice village, alt. 219 m, 1976; 5. Rajec district, small pond at road to Přestavky village, alt. 303m, 1973; 6. Rozhrna pond near Neratov village, alt. 220 m, 1971; 7. Tichý pond near Neratov village, alt. 220 m, 1971; 8. Jílovky ponds, 3 km NW. of Bohdaneč town (pond NE from Bohdaneč), alt. 220 m, 1971; 9. Kutná Hora district, Nový pond near Nové Dvory village, alt. 204 m, 1976; 10. Pond E. of Slatina village near to railway, alt. 264 m, 1973.

В последнее время в западной литературе появилась масса публикаций по высшей водной и прибрежно-водной растительности (Doll, 1989, 1991; Passarge, 1992a, 1992b, 1994, 1996; Schratt, 1993; Pott, 1995; Schaminée et al., 1995; Rodwell et al., 2000; Dierschke, Knoll, 2002; и многие др.) с новыми синтаксономическими решениями, типификацией ранее описанных синтаксонов и появлением новых единиц. Однако, в отечественной литературе до сих пор печатаются устаревшие названия и не происходит обновления знания. Так, для многих ассоциаций, например, Lemnetum trisulcae Soó 1927, Scirpetum lacustris Schmale 1939, Scolochloetum festucaceae Mirk. et al. 1985, Caricetum aquatilis Iljina in Iljina et al. 1988, Caricetum gracilis (Almquist 1929) R. Tx. 1937 и др., очень часто используются поздние омонимы, хотя более ранние приоритетные названия достаточно давно фигурируют в литературе — это соответственно Lemnetum trisulcae Kelh. ex Knapp

et Stoffers 1962, Scirpetum lacustris Chouard 1924, Scolochloetum festucaceae Rejewski 1977<sup>1</sup>, Caricetum aquatilis Sambuk 1930, Caricetum gracilis Almquist 1929 и т.д. Одной из причин такого положения дел является труднодоступность многих западных изданий в современных экономических условиях. Выходом из этой ситуации может быть объединение усилий фитоценологов-специалистов по водной растительности и создание на первом этапе хотя бы аннотированного критического списка синтаксонов, встречающихся на территории России, о чем было записано в «Резолюции V Всероссийской конференции по водным растениям „Гидрботаника 2000“». Кроме того, необходимо сосредоточение усилий на изучении сообществ макроводорослей и водных мохообразных (кл. Cladophoretea cl. prov., Lemaneetea Weber-Oldecop 1974, Charetea fragilis Fukarek ex Krausch 1964, Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae), которые в русской литературе остаются почти совсем незатронутыми и даже неизвестными, хотя эти фитоценозы широко распространены на некоторых типах водных объектов и занимают, как правило, недоступные или неблагоприятные для сосудистых растений местообитания и субстраты (быстрые перекаты и пороги, валунные скопления, мертвая затопленная древесина, сильно затененные, бедные или наоборот высокоминерализованные воды и т.п.). Зарубежные исследователи в этом направлении уже достигли определенных результатов (von Hübschmann, 1957, 1973, 1986; Fjerdingsstad, 1964; Krausch, 1964; Krause, 1969; Weber-Oldecop, 1974; Marstaller, 1987; 1993; и др.). Почти такими же малоизученными у нас являются сообщества родников кл. Montio-Cardaminetea, хотя по ним существует уже достаточное число исчерпывающих публикаций европейских авторов (Maas, 1959; Hadač, 1983; Zechmeister, 1993; Zechmeister, Mucina, 1994; и др.).

Изучение трудов российских и советских фитоценологов, выполненных в традициях доминантного подхода, показало, что в ряде случаев приоритет в описании синтаксонов (в основном ассоциаций) принадлежит именно нашим соотечественникам. Например, их авторство имеют такие ассоциации, как Eleocharitetum palustris Shennikov 1919, Caricetum aquatilis Sambuk 1930, Caricetum caespitosae Papkova 1930, Comaretum palustris Markov in Markov et al. 1955, Potamogetonetum berchtoldii Krasovskaya 1959. В соответствующих изданиях были соблюдены все правила валидной публикации синтаксона, т.е. присутствует таблица и диагноз единиц растительности, поэтому нам кажется необходимым и, более того, справедливым включение подобных названий в обиход флористической классификации. И некоторые исследователи (например, Таран, 1995; Киприянова, Лашинский, 2000) уже вводят в научный оборот и используют эти синтаксоны. Тем более, что возможность применения фитоценотического материала работ, реализованных в рамках доминантного метода, оговорена в рекомендации 51А ст. 51 новой редакции «Кодекса...» (Weber et al., 2000). Поэтому, хотелось бы направить внимание на то, что в своих работах необходимо в большей мере обращаться и использовать обширный пласт отечественной гидрботанической литературы, в которой содержится масса фитоценотических данных и, возможно, новых открытий, а не ограничиваться только публикациями эколого-флористического направления, ведь главное в работе не избранный метод, а полученный материал и результат.

### Заключение

В заключение хочется отметить, что изложенный в этой работе материал не следует воспринимать как прямое руководство к действию, так как это во многом точка зрения авторов. Здесь мы хотели обозначить часть насущных вопросов для фитоценолога, чьим объектом является растительность различных водоемов и водотоков. Возможно, кого-то заинтересует ряд приведенных положений и замечаний, и они получат дальнейшую разработку и критическое переосмысление. Важно, чтобы исследователь задумывался над

---

<sup>1</sup> Лектотип ассоциации: опис. 16 в табл. 9 на с. 80—81 (Rejewski M. Roślinność naczyniowa jeziora Jeziorak // Acta Univ. N. Copernici., Prace Limnol. № 10, Nauk. Mat.-Przyr. Zeszyt 40. 1977. P. 59—88.).

тем, что и как он делает, и границы метода не ограничивали его кругозора. Хотелось бы, чтобы метод Браун-Бланке в отечественной практике в приложении к водной и прибрежно-водной растительности не применялся в формальном и упрощенном виде, как это часто происходит, а стал удобным и гибким современным творческим инструментом в руках фитоценолога-гидробиолога.

### Благодарности

Выражаем искреннюю признательность Dr H. Passarge и Dr G. Wiegand за отписки своих работ, любезно присланные авторам. Во многом работа выполнена благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49524) и Фонда содействия отечественной науке.

### Список литературы

- Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Александрова В. Д.* О некоторых аспектах флористической классификации растительности // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1449—1458.
- Бобров А. А.* Растительные сообщества речных перекатов и стремнин Верхнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 1. С. 18—28.
- Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Киприянова Л. М., Лащинский Н. Н. мл.* Новые синтаксоны водной и прибрежно-водной растительности // Сиб. экол. журн. 2000. № 2. С. 209—213.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Наука о растительности (история и состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Распопов И. М.* Мониторинг высшей водной растительности // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 173—244.
- Синкявичене З. В.* Характеристика растительности средних и малых рек Литвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1992. 28 с.
- Таран Г. С.* Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы средней Оби (в пределах Александровского района Томской области): Препринт. Новосибирск, 1995. 76 с.
- Becking R.* The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. № 3. P. 411—488.
- Cook C. D. K., Gut B. J., Rix E. M., Schneller J., Seitz M.* Water plants of the World. A manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes. The Hague: Dr W. Junk b.v. Publishers, 1974. viii + 561 p.
- Dierschke H., Knoll J.* Der Harz, ein norddeutsches Mittelgebirge. Natur und Kultur unter botanischem Blickwinkel // Tuexenia. 2002. № 22. S. 279—421.
- Doll R.* Die Pflanzengesellschaften der stehenden Gewässer im Norden der DDR. Teil I. // Feddes Repert. 1989. Bd. 100. S. 281—329.
- Doll R.* Die Pflanzengesellschaften der stehenden Gewässer in Mecklenburg-Vorpommern. Teil I.3. Potamogetonetea Tx. et Prsg. 42 — Laichkrautgesellschaften // Feddes Repert. 1991. Bd. 102. S. 217—317.
- Fjordingstad 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.
- Hadač E.* A survey of plant communities of springs and mountain brooks in Czechoslovakia // Folia Geobot. Phytotax. 1983. Vol. 18. № 4. P. 339—361.
- von Hübschmann A.* Zur Systematik der Wassermoosgesellschaften // Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 1957. Hf. 6—7. S. 147—151.
- von Hübschmann A.* Moosgesellschaften des nordwestdeutschen Tieflandes zwischen Ems und Weser. I. Teil: Einleitung und Wassermoosgesellschaften // Herzogia. 1973. Bd. 3. Hf. 1. S. 111—130.
- von Hübschmann A.* Prodromus des Moosgesellschaften Zentraleuropas. Berlin—Stuttgart: J. Cramer Verlag, 1986. 413 S.
- Krause W.* Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1969. Bd. 35. Hf. 2. S. 202—253.

- Krausch H.-D.* Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. I. Die Gesellschaften des offenen Wassers // *Limnologica*. 1964. Bd. 2. Hf. 2. S. 145—203.
- Landolt E.* The family of *Lemnaceae* — a monographic study. Vol. 1 // Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel. Zürich, 1986. Hf. 71. S. 1—566.
- Maas F. M.* Bronnen, bronbeken en bronbossen van Nederland, in het bijzonder die van de Veluwezoom. Een plantensociologische en oecologische studie // *Meded. Landbouwhoges.* Wageningen. 1959. Vol. 59. № 12. 166 s. + 8 bijlage.
- Marstaller R.* Die Moosgesellschaften der Klasse *Platyhypnidio-Fontinalieta antipyreticae* Philippi 1956. 30. Beitrag zur Moosvegetation Thuringens // *Phytocoenologia*. 1987. Vol. 15. P. 85—138.
- Marstaller R.* Synsystematische Übersicht über die Moosgesellschaften Zentraleuropas // *Herzogia*. 1993. Bd. 9. 513—541.
- Passarge H.* Hydrophyten-Vegetationsaufnahmen // *Tuexenia*. 1982. № 2. S. 13—21.
- 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*. 1996. Vol. 26. № 2. P. 129—177.
- Pott R.* Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2 Aufl. Stuttgart: E. Ulmer Verlag, 1995. 622 S.
- Rodwell J. S., Dring J. C., Averis A. B. G., Proctor M. C. F., Malloch A. J. C., Schaminée J. N. J., Dargie T. C. D.* Review of coverage of the National Vegetation Classification // *JNCC Report*, № 302. Peterborough, 2000. 69 p.
- 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.
- Schratt L.* Potametea // Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II. Natürliche waldfreie Vegetation / G. Grabherr, L. Mucina (eds.). Jena: G. Fischer Verlag, 1993. S. 55—78.
- Schwabe-Braun A., Tüxen R.* Lemnetea minoris // *Prodromus der europäischen Pflanzengesellschaften*. Vaduz: J. Cramer Verlag, 1981. Lief. 4. 141 S.
- Sculthorpe C. D.* The biology of aquatic vascular plants. London: Edward Arnold Publishers Ltd., 1967. xviii + 610 p.
- Tüxen R.* Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2. Aufl. Lehre: J. Cramer Verlag, 1974. Lief. 1. ix + 207 S.
- Tüxen R.* Eröffnung des Symposium // *Epharmonie: Ber. Internat. Symp. Intern. Verein. Vegetationsk.* Rinteln 1979. Vaduz: J. Cramer Verlag, 1980. S. 1—5.
- Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P.* International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition // *J. Veget. Sci.* 2000. Vol. 11. № 5. P. 739—768.
- Weber-Oldecop D. W.* Makrophytische Kryptogamen in der oberen Salmonidenregion der Harzbäche // *Arch. Hydrobiol.* 1974. Bd. 74. Hf. 1. S. 82—86.
- 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.* 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.
- Wiegand G.* Probleme der syntaxonomischen Gliederung der Potametea // *Syntaxonomie* / H. Dierschke (ed.). Vaduz: J. Cramer Verlag, 1981. S. 207—249.
- Zechmeister H.* Montio-Cardaminetea // Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II. Natürliche waldfreie Vegetation / G. Grabherr, L. Mucina (eds.). Jena: G. Fischer Verlag, 1993. S. 213—240.
- 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.

## ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ИЛИ ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ?

**В. И. Василевич**

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

В последние два десятилетия в отечественной геоботанической литературе усиленно пропагандируется флористическая классификация растительности (классификация по Браун-Бланке). Сторонники этого направления приводят действительные и мнимые достоинства этой классификации, одновременно подвергая жесткой критике эколого-фитоценотическую классификацию, которая называется ими доминантной. Действительно ли одна из этих классификаций значительно лучше другой? Преодолевают ли какая-то из них те объективные сложности, которые встают при классификации растительности? На мой взгляд, приверженность тому или иному направлению в классификации не гарантирует сама по себе высокого качества классификации. Мне известны многочисленные глубокие и качественные работы представителей обоих направлений, и в то же время, как у нас, так и на Западе имеется много формально выполненных работ, дающих очень мало для понимания каких-то закономерностей растительности.

По-видимому, одной из самых привлекательных сторон флористической классификации растительности для значительного числа приверженцев этого направления является наличие строго разработанных номенклатурных правил (Кодекса фитоценотической номенклатуры). Эти правила предоставляют к тому же возможность поставить свою фамилию после названия синтаксона. Кодекс был списан с небольшими изменениями с Кодекса ботанической номенклатуры, и он плохо учитывает особенности наших объектов классификации. В частности, очень неудачно введенное понятие о типовом описании. Я не могу представить, как можно выделить такие описания в непрерывно варьирующей растительности. По-моему, ни в одной ассоциации нельзя найти описание, которое можно было бы считать типичным. Видимо, поэтому типичные описания выделяют только в Чехии и наиболее ретивые приверженцы Кодекса в нашей стране.

Формальное следование какому-то одному критерию выделения ассоциаций и более высоких синтаксонов часто дает неудовлетворительные результаты. Неоднократно критикуемые Б. М. Миркиным классики эколого-фитоценотической классификации — В. Н. Сукачев и А. П. Шенников в своих работах по классификации растительности не были слепыми последователями классификации по доминантам. Достаточно привести работу В. Н. Сукачева (1931) «Типы леса Бузулукского бора», в которой ассоциации сосновых лесов выделены по характерным видам или по положению в рельефе, так как доминирующих видов в нижних ярусах степных сосняков очень часто нет. Сравнительно небольшое число четко охарактеризованных ассоциаций дал в своей работе «Луга Симбирской губернии» А. П. Шенников (1919).

В то же время последовательное применение доминантного подхода нередко приводило к выделению бесчисленного числа мелких ассоциаций, неповторяющихся в природе и не имеющих никаких заметных отличий по условиям среды, в которых они встречаются. По сути дела, каждая комбинация обильных видов возводилась в ранг ассоциации. Ценность таких единиц, конечно, крайне мала. Особенно заметно проявлялась эта тенденция при классификации лугов и степей, где богатый видовой состав и полидоминантность сообществ дают громадное число таких комбинаций.

Большой минус работ по флористической классификации растительности состоит в том, что все работы, выполненные вне рамок этого подхода, полностью игнорируются. Работа начинается с чистого листа, что значительно легче, но возникает ничем не оправ-

данный разрыв с тем, что было сделано в нашей стране ранее. А сделано было немало: разнообразие растительности России и всей территории бывшего СССР было изучено довольно детально. Много внимания уделялось географическим и ландшафтным закономерностям распределения растительности, закономерностям ее динамики и биологической продуктивности. Без учета этих работ нельзя выявить ареал любой единицы флористической классификации, сказать что-либо определенное о ее динамических тенденциях. Вот поэтому нередко в работах по флористической классификации кроме списка дифференциальных или характерных видов ничего иного найти нельзя. Конечно, это не дефект самого флористического подхода к классификации, а наша отечественная особенность. В западноевропейских работах, где флористическая классификация существует давно, во многих работах можно найти весьма детальную информацию об ареале, среде и динамике синтаксонов. А многие из тех, кто работал и работает в рамках эколого-фитоценотического подхода, также уделяют мало внимания сравнению своих данных с материалами и выводами предшественников.

И флористическая, и эколого-фитоценотическая классификации в своей основе иерархичные. Строится иерархия синтаксонов, включающая значительное число уровней. В эколого-фитоценотической классификации это тип растительности, класс формаций, формация, группа ассоциаций, ассоциация. Во флористической классификации это класс, порядок, союз, ассоциация. В той и другой классификации выделяют кроме этого еще несколько промежуточных уровней. Оба подхода в этом отношении достаточно сходны. Но любая иерархическая классификация, в общем, противоречит природе растительности. Варьирование растительности не только непрерывно, но и многомерно, идет во многих направлениях (Раменский, 1925). Как следствие этого любой синтаксон связан в отношении флористического состава с большим числом синтаксонов этого же ранга в разных экологических (по влажности, богатству и другим экологическим осям) географических, динамических рядах. Вырезанные из этого многомерного варьирования синтаксоны высокого ранга нарушают эти многомерные связи с синтаксонами того же ранга. При характеристике многих ассоциаций геоботаники Западной Европы указывают, что в их составе имеются характерные виды самых разных союзов, порядков и классов. Это обстоятельство вызывает частые перестановки ассоциаций из одного синтаксона высокого ранга в другие. Эта проблема встает, конечно, и при доминантной классификации, но из-за ее меньшей формализованности на это мало обращают внимание. Когда-то Е. П. Матвеева (1967) разделила щучковые луга (одну формацию) по нескольким классам формаций, чем вызвала гнев оппонентов. Была нарушена строгость иерархии, но получена большая экологичность классификации.

Классификация нередко выступает как самоцель. Но это прежде всего средство хранения и поиска информации об объектах классификации. В этом отношении иерархическая классификация совершенно необходима, но сделать эту иерархию стабильной, общепринятой и безупречной вряд ли удастся. Чем большим содержанием наполняется каждая ячейка классификации, тем более полезной для геоботаников она становится и тем больше шансов, что коллеги будут относиться к ней более внимательно. Один набор доминирующих видов или два-три дифференциальных вида большого почтения у коллег не вызывают.

Во флористической классификации растительности (по Браун-Бланке) более половины ассоциаций выделены по доминированию одного вида, и этот доминант является единственным характерным видом данной ассоциации. В этом случае различия между подходами выражается только в ранге единиц: в эколого-фитоценотической классификации — это формация, во флористической — ассоциация.

Выделение ассоциаций или других единиц классификации по одному виду, доминанту или характерному виду, удобно. Такие единицы легко распознаются в поле. Их можно картировать, достаточно точно проводить границы между ними на местности, относительно легко проследить динамику. Но нужно различать признаки, по которым выделяются единицы классификации (критерии деления), и признаки, которые являются



следствием деления. Синтаксоны, полученные по признаку доминирования какого-то одного вида, только тогда заслуживают названия естественных, когда они отличаются не только по критерию деления, но имеют значительное число характеризующих их признаков (не обязательно флористических). Во флористической классификации существует союз *Magnocaricion*, в котором все ассоциации выделены по доминированию одного вида осоки: *Caricetum gracilis*, *Caricetum cespitosae*, *Caricetum vulpinae* и т.д. D. Blažková (1971) в статье, посвященной асс. *Caricetum gracilis*, писала, что в этой ассоциации нет никаких постоянных спутников *Carex acuta*, а встречающиеся вместе с этим доминантом виды непостоянны, довольно случайны и их нельзя использовать в качестве дифференциальных.

Отсутствие хороших дифференциальных видов в таких синтаксонах свидетельствует о том, что они недостаточно существенно отличаются друг от друга по условиям местообитания, что доминанты этих ассоциаций меняют среду вокруг себя достаточно сходным образом, вследствие чего такие синтаксоны и не имеют характерных спутников. Такие виды называют фитоценотически замещающими. Исходя из принципов, которых придерживаются сторонники флористической классификации, такие синтаксоны следовало бы объединять на уровне ассоциаций.

Другая сложность, с которой сталкивается флористическая классификация, состоит в том, что каждая ассоциация должна быть отнесена к определенному союзу, порядку и классу, а для этого в ней должны присутствовать характерные виды всех этих единиц. В действительности, такая ситуация встречается далеко не всегда. В этом случае выделяют так называемые базовые сообщества (*Basalgesellschaften*) класса, порядка или союза. Складывается парадоксальная ситуация, аналогичная тому, как если бы систематики растений считали, что данное растение является крестоцветным, но не может быть отнесено ни к какому роду и виду.

Все это не говорит о том, что флористический подход к классификации растительности является каким-то порочным и им ни в коем случае нельзя пользоваться. Все это отражение тех реальных сложностей, с которыми сталкиваются геоботаники при классификации непрерывно и многомерно варьирующей растительности. Флористический подход — один из возможных подходов в классификации растительности. Он имеет определенные преимущества при классификации многовидовых и полидоминантных растительных сообществ, в частности луговых и степных.

Посмотрим, как же различаются растительные ассоциации флористической классификации, по тем признакам, которые считаются в ней основными, т.е. по флористическому составу. В работе J. Jirásek (1996) приведена характеристика всех ассоциаций еловых лесов Чехии. Автор приводит для каждой из них характерные комбинации видов, т.е. видов с высоким постоянством (табл. 1). Из этой таблицы видно, что имеется группа видов, которая встречается во всех ассоциациях ельников. К ним относятся прежде всего *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa* (*Lerchenfeldia flexuosa*), *Calamagrostis villosa*, высокое обилие которых свойственно большинству ассоциаций ельников гор Центральной Европы.

Не все ассоциации содержат виды, которые входят в характерную комбинацию только одной ассоциации. В широко распространенной асс. *Calamagrostio villosae-Piceetum* только один такой вид — *Luzula sylvatica*. В асс. *Mastigobryo-Piceetum* — только печеночник *Bazzania trilobata*, а в асс. *Dryopterido dilatatae-Piceetum* нет ни одного такого вида. Остальные ассоциации имеют достаточно крупные группы видов, характерных для этих ассоциаций, четко отделяющие их от других ассоциаций ельников. Это прежде всего ассоциации, занимающие крайние местообитания среди ельников: асс. *Sphagno-Piceetum* характеризуется наличием группы болотных видов, асс. *Athyrio alpestris-Piceetum* встречается на почвах с большим количеством обломков известняков. Виды, характеризующие эти ассоциации, встречаются и в других ассоциациях, не включенных в эту таблицу.

Чешские геоботаники выделяют довольно узкие растительные ассоциации, объем которых сопоставим с ассоциациями, которые выделяют русские геоботаники в лесах, но как во всякой флористической классификации для них важнее дифференциальные виды, чем доминанты.

Таблица 1. Характерные комбинации видов ассоциаций еловых лесов Чехии (по: Jirásek, 1996)

	-Piceetum						
	Calamagrostio villosae-	Dryopterido dilatatae-	Anastrepto-	Equiseto-	Mastigobryo-	Sphagno-	Athyrio alpestris-
<i>Picea abies</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Sorbus aucuparia</i>	X	X	X				X
<i>Calamagrostis villosa</i>	XX	X		XX	X	X	X
<i>Vaccinium myrtillus</i>	XX	XX	XX	XX	XX	XX	X
<i>Avenella flexuosa</i>	XX	X	X	XX	X	X	
<i>Homogyne alpina</i>	X		X				X
<i>Trientalis europaea</i>	X	X	X	X		X	X
<i>Luzula sylvatica</i>	X						
<i>Dryopteris dilatata</i>	X	XX	X	XX			X
<i>Oxalis acetosella</i>	X	X		X			X
<i>Polytrichum formosum</i>	X	X	X	X	X		X
<i>Dicranum scoparium</i>	X	X	X	X	X	X	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	X		X	XX	XX		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			X			X	
<i>Lycopodium annotinum</i>			XX				
<i>Sphagnum nemoreum</i>			X				
<i>Barbilophozia</i> sp. div.			X				
<i>Anastrepta orcadensis</i>			X				
<i>Lophozia ventricosa</i>			X				
<i>Cephalozia bicuspidata</i>			X				
<i>Tetrapis pellucida</i>			X				
<i>Mylia taylori</i>			X				
<i>Abies alba</i>				X			
<i>Equisetum sylvaticum</i>				X			
<i>Luzula pilosa</i>				X			
<i>Maianthemum bifolium</i>				X			
<i>Athyrium filix-femina</i>				X			
<i>Polytrichum commune</i>				X	X	XX	
<i>Bazzania trilobata</i>					X		
<i>Vaccinium uliginosum</i>						X	
<i>Eriophorum vaginatum</i>						X	
<i>Oxycoccus palustris</i>						X	
<i>Carex nigra</i>						X	
<i>Sphagnum recurvum</i>						XX	
<i>Sphagnum magellanicum</i>						X	
<i>Athyrium destentifolium</i>							XX
<i>Stellaria nemorum</i>							X
<i>Rumex alpestris</i>							X
<i>Streptopus amplexifolius</i>							X

Рассмотрим еще один пример такой классификации. В работе E. Balátová-Tuláčková (2000) приведена характеристика ассоциаций союза Calthion из северо-восточной Чехии. В характерные комбинации видов каждой ассоциации входит большое число видов, но только немногие из них являются специфическими для какой-то одной ассоциации (табл. 2). Из таблицы видно, что каждая ассоциация имеет небольшое число видов в характерной комбинации. К тому же, не всегда эти виды индицируют какие-то определенные экологические условия.

Таблица 2. Характерные комбинации видов ассоциаций союза Calthion из северо-восточной Чехии (по: Balátová-Tulácková, 2000)

Виды характерных комбинаций всех или большинства ассоциаций: <i>Crepis paludosa</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Myosotis nemorosa</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Rumex acetosa</i> , <i>Angelica sylvestris</i> , <i>Ranunculus auricomus</i> , <i>Cirsium rivulare</i> , <i>Polygonum bistorta</i>	
Ассоциации	Специфические виды
Chaerophyllo hirsuti-Calthetum	<i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Myosoton aquaticum</i>
Scirpetum sylvatici	<i>Epilobium obscurum</i>
Polygono-Cirsietum palustris	<i>Achillea ptarmica</i> , <i>A. millefolium</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i>
Junco filiformis-Polygonetum bistortae	<i>Nardus stricta</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Cirriphyllum piliferum</i>
Cirsietum rivularis	<i>Cerastium holosteoides</i> , <i>Poa pratensis</i> f. <i>angustifolia</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Ajuga reptans</i>
Trollio-Cirsietum rivularis	<i>Crepis succisifolia</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Primula elatior</i> , <i>Climacium dendroides</i>
Chaeropyllo hirsuti-Filipenduletum ulmariae	<i>Cirsium oleraceum</i>
Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae	<i>Lysimachia vulgaris</i>

Оба эти примеры взяты из работ опытных и квалифицированных геоботаников. Они приведены здесь не для критики флористического подхода, а для того, чтобы показать объективно существующие возможности получить дискретные по флористическому составу единицы классификации растительности.

Такие результаты в очень тщательно выполненных работах не дискредитируют флористический подход к классификации растительности. В работах с использованием доминантного подхода найти что-либо сопоставимое весьма сложно, так как в работах этого направления очень часто не приводятся более или менее полные флористические данные и не анализируются различия между ассоциациями по флористическому составу. Для этой цели можно использовать только монографию И. М. Сцепановича (2000), который использовал своеобразный подход: классифицировал луговую растительность по доминантам, но называл ассоциации по Браун-Бланке и привел в работе списки дифференциальных видов для всех ассоциаций. В табл. 3 приведены специфические дифференциальные виды пяти ассоциаций (формаций эколого-фитоценотической классификации).

Таблица 3. Специфические дифференциальные виды некоторых луговых ассоциаций Белоруссии (по: Сцепанович, 2000)

Ассоциации	Специфические дифференциальные виды
Festucetum rubrae	<i>Galium verum</i> , <i>Oberna behen</i> , <i>Rumex acetosella</i> , <i>R. thyrsiflorus</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Thuidium recognitum</i> , <i>Abietinella abietina</i>
Helictotrichetum pubescentis	
Brizetum mediae	<i>Fragaria vesca</i>
Anthoxanthetum odoratae	<i>Veronica officinalis</i>
Cynosuretum cristati	

Даже при рассмотрении только пяти ассоциаций специфические дифференциальные виды оказываются лишь в трех ассоциациях. При расширении числа ассоциаций часть из них может оказаться дифференциальными и в каких-то других ассоциациях. Festucetum rubrae дифференциальные виды характеризуют достаточно хорошо. Все они свидетельствуют о более ксерофильных условиях в этой ассоциации по сравнению с остальными. Все остальные четыре ассоциации оказываются очень плохо охарактеризованными специфическими дифференциальными видами. Почему в Brizetum mediae таким видом оказалась *Fragaria vesca*, а в Anthoxanthetum odoratae — *Veronica officinalis*? Скорее всего, это объясняется случайным выборочным варьированием, вследствие которого вид имеет в выборке более высокую встречаемость.

Все то, что говорилось выше о классификации, не имеет прямого отношения к водной растительности, где преобладают фитоценозы с явным доминированием одного вида

и очень бедным видовым составом. Но почему водная растительность отличается такими свойствами? Условия среды, хотя и довольно специфические, не отличаются крайней суровостью. Об этом говорит и значительное общее число видов водных растений во многих регионах. Большое число доминирующих видов позволяет выделить значительное число ассоциаций. Но каждая ли из них приурочена к специфическим для нее условиям среды или же несколько таких ассоциаций могут встречаться в одном и том же типе местообитаний? В том, что разные ассоциации водных растений могут встречаться в одинаковых местообитаниях, можно убедиться, анализируя литературу по водной растительности.

В статье о водной растительности Сейненского поозерья на северо-востоке Польши Н. Tomaszewicz и S. Kłosowski (1985) приводят 48 ассоциаций. Для каждой из них указывается тип субстрата, на котором она встречается, и диапазон глубины воды. Это серьезные факторы дифференциации водной растительности. Многие ассоциации перекрываются по этим параметрам. Конечно, этими двумя факторами не исчерпывается все, что оказывает влияние на водную растительность. Имеет значение трофность водоемов, защищенность от волн и т.п., но все же невозможно представить, что каждая ассоциация встречается в особых условиях среды, в которых не могут доминировать другие виды. На мой взгляд, фитоценотическая замещаемость среди водных растений весьма высока.

Но почему такие фитоценотически замещающие виды, имеющие очень близкую экологию, не образуют смешанные, полидоминантные сообщества, в которых каждый из них имел бы примерно равную долю участия? Я думаю, причина существования монодоминантных сообществ водных растений заключается в том, что у многих видов водных растений преобладает вегетативное размножение. В результате чего образуются достаточно большие по площади и плотные клоны, которые геоботаники описывают как отдельные растительные сообщества. 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. Победителем оказывается тот вид, который появляется там первым.

Вегетативное размножение растений и образование клонов играет важную роль в жизни многих типов растительных сообществ. На это обстоятельство геоботаники до последнего времени обращали мало внимания. Приведу лишь один пример. На западе Ленинградской обл., в Котельском заказнике есть обширное плоское плато, сложенное супесчаными почвами. На этом плато, на месте вырубленных около 40 лет назад лесов растут березовые леса, в травяном ярусе которых доминирует *Calamagrostis arundinacea*. На однородном фоне ветвистых березняков нередко встречаются пятна диаметром несколько десятков метров, в которых преобладает *Pteridium aquilinum*. Такие пятна мы описывали как особые растительные сообщества. Когда позднее мы стали проводить классификацию березовых лесов, то оказалось, что березняки с доминированием орляка и ветвистика имеют полностью идентичный видовой состав. Их следует рассматривать как фитоценотически замещающие виды и объединять в одну ассоциацию. Известно, что орляк может образовывать очень крупные клоны, длина его корневищ может достигать 100 м и более.

Может ли такая ситуация иметь место в водных растительных сообществах? Я думаю, это вполне возможно. Тем более что площади многих водных сообществ невелики. В работе по водной растительности Западной Украины, выполненной недавно польскими геоботаниками (Świąt, Soroła, 2000), приведены площади фитоценозов каждой ассоциации. Они, как правило, не превышают 10 м<sup>2</sup>. Такие небольшие по площади сообщества могут представлять собой клоны, возникшие в результате вегетативного размножения, но, разумеется, это не обязательно.

В монографии В. Г. Папченкова (2000) говорится о ненаправленных сменах, которые происходят на то обсыхающих, то обводняющихся мелководьях водохранилищ с переменным уровнем затопления. При таких сменах одно гидрофитное одновидовое или монодоминантное сообщество замещается на другое. Эти смены обусловлены потерей

конкурентоспособности замещаемых популяций в связи с их возрастным состоянием, с цикличностью генеративного и вегетативного размножения, с поражением насекомыми, выеданием рыбами, птицами, млекопитающими и т.д. Эти смены могут быть обратимыми. Такие смены могут происходить только в том случае, когда образующие эти сообщества виды являются фитоценотически замещающими, когда они имеют сходную экологию.

Итак, и флористическая, и доминантная (эколого-фитоценотическая) классификации растительности имеют свои достоинства и недостатки. В условиях непрерывного и многомерного варьирования растительности ни одна из них не может дать дискретных и естественных синтаксонов. При классификации одновидовых или моnodоминантных сообществ различия между этими классификациями стираются, так как нет другой основы, кроме доминантов, для выделения синтаксонов. Выделение более высоких единиц классификации производится на основе сходства жизненных форм доминирующих видов, и так строится классификация водной растительности независимо от того, принципов какой школы придерживаются исследователи.

Следует остановиться еще на одной проблеме, которая возникает при построении классификации, охватывающей обширные территории. Речь идет о географически замещающих видах. Приведу лишь два примера. С ними мы столкнулись при проведении классификации еловых лесов европейской России. Формально на этой территории ельники образованы двумя видами ели: *Picea abies* и *P. obovata*. На большей части территории Европейской России преобладают формы, переходные между этими двумя видами. Кроме того, нет никаких убедительных свидетельств, что эти виды чем-то отличаются по своей экологии, обладают каким-то отличным средообразующим воздействием. В этом случае правильнее рассматривать все леса с доминированием этих двух видов ели как одну формацию или союз в рамках флористической классификации, как в свое время сделал J. Braun-Blanquet. Сравнивая леса с этими двумя видами ели, мы не нашли никаких заметных различий между ельниками на западе и востоке Европейской России.

На востоке Европейской России *Calamagrostis arundinacea* постепенно замещается *C. obtusata*. Эти два вида также имеют сходную экологию, и вряд ли стоит выделять разные ассоциации на основе доминирования того или иного вида. Эти примеры не могут служить основой для общего правила. В каждом случае вопрос с учетом при классификации географически замещающих видов должен решаться отдельно.

А как быть с теми мелкими видами, которых становится все больше в наших «Флорах»? К сожалению, и здесь однозначного ответа быть не может. Вряд ли геоботаники будут использовать виды *Taraxacum*, выделенные из *T. officinale*, или из группы *Ranunculus auricomus*. Но нельзя рассматривать при классификации растительности все виды манжеток как один вид *Alchemilla vulgaris*, так как среди них имеются виды с очень разной экологией. В то же время нередко в западноевропейских работах в качестве дифференциальных видов используются подвиды, но они имеют различия или в экологии, или в географических ареалах.

Очень серьезный недостаток многих работ по классификации растительности, независимо от используемых принципов, состоит в том, что выделяемые синтаксоны недостаточно глубоко обосновываются. Недостаточно перечислить доминирующие виды в каждом ярусе или указать 2—3 дифференциальных видов. Нередко при проведении доминантной классификации возводят в ранг особых синтаксонов группы сообществ, отличающиеся только соотношением обилий видов. Такие группы могут определяться лишь случайным варьированием. Что очень часто отсутствует в работах по классификации, так это серьезное обоснование выделенных единиц. И этот недостаток свойствен работам с использованием любых принципов классификации растительности. Формальное проведение классификации, увлечение вопросами терминологии, отсутствие сравнения единиц друг с другом, с материалами, опубликованными по другим районам, — именно это делает классификацию неудовлетворительной.

Построению обоснованной классификации растительности мешает недостаточная изученность экологии и биологических особенностей многих видов растений. Специальных работ в этом направлении ведется довольно мало, но только такие работы помогут оценить специфику средообразующей роли вида, его индикаторное значение, место в сукцессионных сменах.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 01-04-49629).

#### Список литературы

- Матвеева Е. П.* Луга советской Прибалтики. Л., 1967. 335 с.
- Папченко В. Г.* Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2000. 200 с.
- Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1925. 27 с.
- Щепановіч І. М.* Эколага-фларыстычны дыягностычны сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі. Мінск, 2000. 140 с.
- Сукачев В. Н.* Типы леса Бузулукского бора. М., 1931. 132 с.
- Шенников А. П.* Луга Симбирской губернии. Вып. 1. Симбирск, 1919. 201 с.
- Balátová-Tuláčeková E.* Molinietalia-Gesellschaften des Landschaftsschutzgebietes Orlické hory (NO-Böhmen) // Verhand. Zool.-Bot. Ges. in Österreich. 2000. B. Vol. 137. S. 205—234.
- Blažková D.* Zu den phytozöologischen Problemen der Assoziation Caricetum gracilis Almquist 1929 // Folia Geobot. Phytotax. 1971. Vol. 6. № 1. S. 43—80.
- Jirásek J.* Společenstva přirozených smrčín České republiky // Preslia. 1996. Vol. 67. № 3—4. S. 225—259.
- Święs F., Soroka M.* Aquatic plants and rush-plants of the upper Vereshitsa river valley in the region of Lvov Roztocze // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 2000. Sect. C. Vol. 55. P. 73—104.
- Tomaszewicz H., Kłosowski S.* Roślinność wodna i szuwarowa jezior Pojezierza Sejneńskiego // Monogr. Botan. 1985. Vol. 67. S. 69—140.

## ДОМИНАНТО-ДЕТЕРМИНАНТНАЯ КЛАССИФИКАЦИИ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

**В. Г. Папченков**

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

Классификация растительности водоемов и водотоков должна, как мне кажется, опираться на классификацию экотипов растений вод. При этом необходимо использовать лишь ее водную и прибрежно-водную составляющие, поскольку заходящие в воду береговые растения в условиях водопокрытого грунта сообществ не образуют. Наиболее соответствующим такому взгляду является доминантно-детерминантный подход к описанию и выделению типов растительных сообществ (ассоциаций) и использование доминантной схемы построения классификации, основными единицами которой являются ассоциации, формации, группы формаций, классы формаций, группы классов формаций и тип растительности (Марков, 1955; Миркин, 1965, 1968). Все ассоциации, характеризующиеся общим доминантом-эдификатором (или, реже, парой общих эдификаторов) объединяются в одну формацию. Последняя может объединять и сообщества сходных по экологии близкородственных таксонов. К одной группе относятся формации, в сообществах которых эдификаторы принадлежат к одной и той же экогруппе макрофитов. Фитоценозы с эдификаторами одного экотипа объединяются в один класс формаций. В группу классов последних входят сообщества с эдификаторами одной группы экотипов. Все синтаксоны растительного покрова водоемов и водотоков относятся к одному типу растительности, называемой водной.

Доминантная система синтаксонов наиболее физиономична и, в связи с этим, в полной мере соответствует принятой здесь классификации макрофитов водоемов и представлениям автора о необходимости использовать классификационные системы, зримо демонстрирующие взаимосвязи классифицируемых объектов разных рангов. Однако необходимо отметить, что выделения ассоциаций только на доминантной основе во многом механистично и применение этого принципа в чистом виде ставит в один ряд реально существующие типы сообществ и их погодичные и даже сезонные вариации.

Доминантно-детерминантный подход позволяет избежать этого, поскольку при его использовании основное внимание уделяется не только растениям, представленным наибольшим числом или большой величиной их проективного покрытия (последнее экологически более важно), но и видам, определяющим структуру и экологическую сущность сообщества, маркирующим его; и эти виды ставятся в основу названия ассоциации. Так, фитоценоз, состоящий из рогоза узколистного с 10—20-% проективным покрытием и сплошного ковра рясок будет не рясковым с рогозом, а рогозовым с ряской, поскольку именно рогоз структурирует данный ценоз и определяет его суть. И в целом название двумногоярусных водных сообществ дается прежде всего с учетом растений, образующих самый верхний ярус. Конечно, нередко встречаются переходные сообщества, в которых верхний ярус представлен единичными экземплярами макрофитов, еще только начинающих проникать в существовавший ранее без них фитоценоз; либо ситуации, когда явным эдификатором является доминант не верхнего, а ниже расположенного яруса. Поскольку одним из наиболее важных признаков природных сообществ является их продуктивность (Одум, 1975; Лавренко, 1982), то такие переходные фитоценозы наверное логичнее отнести к формации вида, наиболее обильного в этом ценозе и чаще всего дающего в нем максимальную биомассу. Из приведенного примера следует, что под термином «детерминант» в данном случае понимается и эдификатор, что соответствует пониманию термина

В. Н. Сукачевым (по: Миркин и др., 1989), и индикатор условий среды, каким принимали детерминант А. Я. Гордягин (1900—1901) и Л. Г. Раменский (1938).

Доминантно-детерминантный метод во многом сходен с доминантно-флористическим подходом к выделению ассоциаций В. И. Василевича (1995), предложенный им как компромисс между полностью субъективными методами классификации и методами количественной классификации. Флористическая же система, широко используемая в Западной Европе и нашедшая не мало приверженцев в России, при работе с водной растительностью дает слишком общую картину и не отражает ряда особенностей растительного покрова водоемов. Правда, сейчас эта проблема отчасти снята, так как благодаря интенсивной работе ряда зарубежных и наших исследователей, занимающихся классификацией растительности с использованием метода Браун-Бланке, современные союзы, порядки и классы ассоциаций стали не такими обширными, как прежде и по объему сблизились с формациями и классами формаций доминантной системы, а ассоциации, по крайней мере в отношении водной растительности, часто совпадают с теми, что выделены согласно доминантно-детерминантного принципа.

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

Подобных проблем не возникает в случае такого ряда соподчиненных названий как: сообщества тростника рясковые (ассоциация), тростниковые сообщества (формация), сообщества высокотравных воздушно-водных растений (группа формаций), сообщества воздушно-водных растений (класс формаций), сообщества прибрежно-водных растений (группа классов формаций), водная растительность (тип растительности). Сами названия такого рода обозначают круг сообществ, который во многом определяют доминантные растения определенного морфотипа, свидетельствующего об их экологической сущности.

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

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



илистых отмелей и пересыхающих в середине лета участков дна и 6) Charetea — сообщества харовых водорослей (Миркин и др., 1989).

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

Указанные выше доминантно-детерминантные принципы были использованы мною при описании растительности водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Полученные материалы позволяют представить эту растительность в виде следующей классификационной системы:

### **Тип. Водная растительность — Aquiphytosa**

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

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

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

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

###### **2. Формация фонтиналиса противопожарного — Fontinalieta antipyreticae.**

Ассоциация: 9) Fontinalietum antipyreticae.

##### **2. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды — Aquiherbosa genuina demersa natans.**

###### **3. Формация ряски трехдольной — Lemneta trisulcae.**

Ассоциация: 10) Lemnetum trisulcae.

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

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

###### **5. Формация пузырчатки обыкновенной — Utricularieta vulgaris.**

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

##### **3. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов — Aquiherbosa genuina submersa radicans.**

###### **6. Формация рдеста блестящего — Potameta lucentis.**

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

###### **7. Формация рдеста длиннейшего — Potameta praelongi.**

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

###### **8. Формация рдеста Бабингтона — Potameta babingtonii.**

Ассоциация: 24) Potametum babingtonii.

###### **9. Формация рдеста пронзеннолистного — Potameta perfoliati.**

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

###### **10. Формация рдеста курчавого — Potameta crispī.**

Ассоциация: 31) Potametum crispī.

###### **11. Формация рдеста гребенчатого — Potameta pectinati.**

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

12. *Формация мелколистных рдестов* — *Potameta pusilli*.  
Ассоциации: 35) *Potametum berchtoldii*, 36) *Potametum pusilli*, 37) *Potametum trichoides*, 38) *Potametum friesii*, 39) *Potametum lacunati*, 40) *Potametum panormitani*.
13. *Формация рдеста остролистного* — *Potameta acutifolii*.  
Ассоциации: 41) *Potametum acutifolii*.
14. *Формация урути мутовчатой* — *Myriophylleta verticillati*.  
Ассоциация: 42) *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*.
15. *Формация урути колосистой* — *Myriophylleta spicati*.  
Ассоциации: 43) *Myriophylletum spicati*, 44) *Spirodelo-Myriophylletum spicati*, 45) *Charophyto-Myriophylletum spicati*.
16. *Формация шелковников* — *Batrachietum*.  
Ассоциации: 46) *Myriophyllo spicati-Batrachietum circinati*, 47) *Lemno-Batrachietum divaricati*, 48) *Batrachietum kauffmannii*, 49) *Batrachietum trichophylli*.
17. *Формация элодеи канадской* — *Elodeeta canadensis*.  
Ассоциации: 50) *Elodeetum canadensis*, 51) *Lemno-Elodeetum canadensis*, 52) *Ceratophyllo-Elodeetum canadensis*.
18. *Формация телореза алоэвидного* — *Stratioteta aloidis*.  
Ассоциации: 53) *Stratiotetum aloidis*, 54) *Lemno-Stratiotetum aloidis*, 55) *Hydroherboso-Stratiotetum aloidis*.
4. Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями — *Aquiherbosa genuina radicans foliis natantibus*.
19. *Формация водяного ореха плавающего* — *Trapeta natantis*.  
Ассоциации: 56) *Trapetum natantis*, 57) *Lemno-Trapetum natantis*, 58) *Stratioto-Trapetum natantis*.
20. *Формация горца земноводного* — *Persicarieta amphibii*.  
Ассоциации: 59) *Persicarietum amphibii*, 60) *Potameto-Persicarietum amphibii*, 61) *Lemno-Persicarietum amphibii*.
21. *Формация кубышки желтой* — *Nuphareta luteae*.  
Ассоциации: 62) *Nupharetum luteae*, 63) *Lemno-Nupharetum luteae*, 64) *Ceratophyllo-Nupharetum luteae*, 65) *Utriculo-Nupharetum luteae*, 66) *Stratioto-Nupharetum luteae*, 67) *Myriophyllo spicati-Nupharetum luteae*, 68) *Potameto lucentis-Nupharetum luteae*, 69) *Potameto pectinati-Nupharetum luteae*, 70) *Potameto natanti-Nupharetum luteae*, 71) *Nyphaeto-Nupharetum luteae*, 72) *Butomo-Nupharetum luteae*, 73) *Sagittarieto-Nupharetum luteae*, 74) *Sparganieto emersi-Nupharetum luteae*.
22. *Формация кубышки Спеннера* — *Nuphareta spenneriana*.  
Ассоциация: 75) *Nupharetum spenneriana*.
23. *Формация кувшинки чисто-белой* — *Nymphaeeta candidae*.  
Ассоциации: 76) *Nymphaetum candidae*, 77) *Ceratophyllo-Nymphaetum candidae*, 78) *Potameto lucentis-Nymphaetum candidae*.
24. *Формация рдеста альпийского* — *Potameta alpini*.  
Ассоциация: 79) *Potameta alpini*.
25. *Формация рдеста двуморфного* — *Potameta biformis*.  
Ассоциация: 80) *Potametum biformis*.
26. *Формация рдеста плавающего* — *Potameta natantis*.  
Ассоциация: 81) *Potametum natantis*.
27. *Формация рдеста узловатого* — *Potameta nodosi*.  
Ассоциация: 82) *Potameta nodosi*.
5. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды — *Aquiherbosa genuina natans*.
28. *Формация ряски горбатой* — *Lemneta gibbae*.  
Ассоциация: 83) *Lemnetum gibbae*.
29. *Формация ряски маленькой и многокоренника* — *Lemno minori-Spirodeleta*.  
Ассоциация: 84) *Lemno minori-Spirodeletum*.

30. *Формация водокраса лягушачьего* — *Hydrochaieta morsus-ranae*.  
Ассоциация: 85) *Lemno-Hydrochaietum morsus-ranae*.

31. *Формация сальвинии плавающей* — *Salvinieta natantis*.  
Ассоциация: 86) *Lemno-Salvinietum natantis*.

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

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

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

32. *Формация частухи подорожниковой* — *Alismateta plantago-aquaticae*.  
Ассоциация: 87) *Alismatetum plantago-aquaticae*.

33. *Формация сусака зонтичного* — *Butometa umbellati*.  
Ассоциации: 88) *Butometum umbellati*, 89) *Lemno-Butometum umbellati*, 90) *Sparganieto emersi-Butometum umbellati*, 91) *Heteroherboso-Butometum umbellati*.

34. *Формация стрелолиста обыкновенного* — *Sagittarieta sagittifoliae*.  
Ассоциации: 92) *Sagittarietum sagittifoliae*, 93) *Potameto-Sagittarietum sagittifoliae*, 94) *Butomo-Sagittarietum sagittifoliae*, 95) *Heteroherboso-Sagittarietum sagittifoliae*.

35. *Формация ежеголовника всплывшего* — *Sparganieta emersi*.  
Ассоциации: 96) *Sparganietum emersi*, 97) *Hydroherboso-Sparganietum emersi*.

36. *Формация ежеголовника прямого* — *Sparganieta erecti*.  
Ассоциации: 98) *Sparganietum erecti*, 99) *Lemno-Sparganietum erecti*, 100) *Hydroherboso-Sparganietum erecti*, 101) *Agrostio stoloniferae-Sparganietum erecti*.

37. *Формация хвоща приречного* — *Equiseteta fluviatilis*.  
Ассоциации: 102) *Equisetetum fluviatilis*, 103) *Hydroherboso-Equisetetum fluviatilis*, 104) *Heteroherboso-Equisetetum fluviatilis*.

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

38. *Формация камыша озерного* — *Scirpeta lacustris*.  
Ассоциации: 105) *Scirpetum lacustris*, 106) *Nuphareto-Scirpetum lacustris*, 107) *Heteroherboso-Scirpetum lacustris*.

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

40. *Формация рогоза широколистного* — *Typheta latifoliae*.  
Ассоциации: 120) *Typhetum latifoliae*, 121) *Heteroherboso-Typhetum latifoliae*.

41. *Формация рогоза Лаксмана* — *Typheta laxmannii*.  
Ассоциации: 122) *Typhetum laxmannii*, 123) *Cariceto acutae-Typhetum laxmannii*.

42. *Формация манника большого* — *Glycerieta maximae*.  
Ассоциации: 124) *Glycerietum maximae*, 125) *Lemno trisulcae-Glycerietum maximae*, 126) *Equiseto fluviatilis-Glycerietum maximae*, 127) *Typheto latifoliae-Glycerietum maximae*.

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

**III.** Класс формаций. Гигрогелофитная растительность — *Aquiherbosa hygrophelophyta*.

44. *Формация осоки острой* — *Cariceta acutae*.  
Ассоциации: 135) *Caricetum acutae*, 136) *Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae*.

45. *Формация осоки пузырчатой* — *Cariceta vesicariae*.  
Ассоциация: 137) *Caricetum vesicariae heteroherbosa*.

46. *Формация ситняга болотного* — *Eleocharieta palustris*.  
Ассоциация: 138) *Eleocharietum palustris*.
47. *Формация сабельника болотного* — *Comareta palustris*.  
Ассоциация: 139) *Comaretum palustris*.
48. *Формация омежника водного* — *Oenantheta aquatica*.  
Ассоциация: 140) *Oenanthetum aquatica*.
49. *Формация жерушника земноводного* — *Rorippeta amphibiae*.  
Ассоциация: 141) *Rorippeta amphibiae*.
50. *Формация полевицы побегообразующей* — *Agrosteta stoloniferae*.  
Ассоциация: 142) *Agrostetum stoloniferae*.

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

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

### Список литературы

- Баркман Я. Я., Моравец И., Раушерт С. Кодекс фитосоциологической номенклатуры. 2-е изд. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 112—130.
- Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 383 с.
- Гордягин А. Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири // Тр. об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1900—1901. Т. 34. Вып. 3. 332 с.
- Лавренко Е. М. Растительные сообщества и их классификация // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 572—580.
- 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.
- Марков М. В. Флора и растительность пойм Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Казань, 1955. 391 с.
- Миркин Б. М. Об экологической классификации пойменных лугов // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 3. С. 324—334.
- Миркин Б. М. Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 6. С. 767—778.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства. 3-е изд. Л., 1926. 163 с.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. М.—Л., 1928. 232 с.
- Passage H. Zur Syntaxonomie mitteleuropäischer Nymphaeiden-Gesellschaften // Tuexenia. 1992. № 12. S. 257—273.

## **6. Картирование водной растительности и определение ее продуктивности**

---

УДК 58.08:581.526.3

### **КАРТИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ**

**В. Г. Папченков**

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

Картирование водной растительности — занятие довольно трудоемкое. Картировать можно с воздуха (с самолета или иного летательного аппарата), с берега и с воды (с лодки). Во всех этих случаях картирование может быть инструментальным и визуальным. Первое считается наиболее точным, второе — наиболее доступным. Из инструментальных съемок самой известной является аэрофотосъемка, незаменимая при изучении распределения обширных зарослей макрофитов на акватории крупных мелководных озер, водохранилищ, лиманов. Самый простой инструментальный способ картирования — это промеры протяженности различных типов растительности рулеткой или мерной лентой по берегу либо мерным шнуром или даже гребками весел при работе на воде. Более сложный — картирование растительности с использованием приемов пикетажной съемки, при которой картируемый участок водоема с помощью буйков или вешек разбивается на пикеты-квадраты, в пределах которых потом наносятся границы растительных сообществ (Катанская, 1981).

Последний способ приемлем, если исследователь занимается каким-то одним небольшим водоемом или следит за динамикой границ сообществ на протяжении ряда лет. В условиях же маршрутного обследования водоемов и водотоков он не применим, поскольку требует слишком много времени.

Аэрофотосъемка не всегда доступна из-за высокой стоимости как самой съемки, так и последующей дешифровки снимков, требующей проведения натурных наблюдений для определения отснятых контуров на местности. Кроме того, при аэрофотосъемке фиксируются и распознаются далеко не все сообщества погруженных растений, она не позволяет отличить чистые заросли высокотравных гелофитов, которые узнаются лучше всего, от многоярусных сообществ с доминированием этих видов. Данный метод не пригоден для картирования растительности малых и средних рек и небольших водоемов с разнообразной и мелкоконтурной растительностью, нередко скрытой береговыми ивняками, сомнительны его преимущества и на крупных, но слабо зарастающих водоемах. Поэтому наиболее часто используемым является метод глазомерного картирования. Этот метод весьма индивидуалистичен, многие долгое время занимающиеся картированием находят какие-то свои приемы, позволяющие им с высокой степенью достоверности составлять картосхемы зарастания исследуемых водных объектов. Ниже излагается методика картирования растительности водоемов и водотоков, которой пользуется автор данной статьи.

**Реки.** Изучение растительности рек проводится путем маршрутного обследования с картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов. Обследование рек может быть сплошным, когда на лодке проходит вся река или ее 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, визуально оценивая ха-

рактер ее долины, поймы и русла, таким образом определяя соответствие их подобным элементам закартированного участка. При обработке полевых материалов результаты подсчетов на картируемых участках интерполируются на пропущенные с учетом этих визуальных наблюдений.

В процессе маршрутного обследования на каждый километровый отрезок реки (при сплошном) или на 3—5-километровые ее 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 отрезки русла с характерными для них изгибами с выкопировки переносятся в тетрадь в увеличенном масштабе. В поле в пределах этих участков уточняются контуры русла реки и расположение ее 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 путем 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 все 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 ее прозрачность, скорость течения и, если необходимо, отбираются пробы грунта и воды на общий химический анализ.

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 м<sup>2</sup> (Лепилова, 1934; Катанская, 1956, 1981; и др.), но я отдаю предпочтение площадке в 4 м<sup>2</sup> как наиболее оптимальной в условиях высокого процента мелкоконтурности речных фитоценозов. В зависимости от ширины сообществ площадки могут иметь размеры 2×2 м, 1×4 м, либо 0,5×8 м (Папченков, 1979, 1982, 2001).

При описании фитоценозов составляется список макрофитов; для каждого вида отмечаются 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 распределенные укосные площадки по 0,25 м<sup>2</sup> 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 этом месте. Отобранные укосы сохраняются в качестве проб для их дальнейшего лабораторного исследования.

Небольшой размер укосных площадок позволяет взять большое число проб, что дает возможность при обработке данных использовать статистические методы анализа. В пределах площадки описания берутся 4 укоса с площади по 0,25 м<sup>2</sup>, т.е. суммарно — с 1 м<sup>2</sup>, только дробно, что позволяет более равномерно охватить описываемый ценоз и выявить характер распределения растений в нем. Речные сообщества отличаются высокой плотностью травостоя, поэтому обычно рекомендуемая площадь укоса размером 1 м<sup>2</sup> (Лепилова, 1934; Катанская, 1956, 1981) создает проблемы как с отбором большой массы растений, так и с их дальнейшей сушкой и транспортировкой в лабораторию.

Материалы картирования и данные, полученные с укосных площадок, используются для определения запасов водных растений в русле реки. Для подсчета фитомассы макрофитов удобно пользоваться таблицей со следующими графами:

Виды растений	S, м <sup>2</sup>	m, кг/м <sup>2</sup>	M = mS, кг или т
---------------	-------------------	----------------------	------------------

где S — площадь, занимаемая фитоценозами, в сложении которых принимает участие данный вид, в м<sup>2</sup>; m — фитомасса вида на 1 м<sup>2</sup>, усредненная по данным с укосных площадок, в кг/м<sup>2</sup>; M = mS — фитомасса данного вида на данном участке реки, в кг или т.

В конце 4-й столбца 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 подсчете фитомассы пользоваться данными по биомассе, усредненными по классам проективного покрытия растений (Папченков, 1979).

Подсчет площадей фитоценозов производится на схеме зарастания километрового участка реки с помощью палетки. Для перевода полученной величины площади контура сообщества на схеме в соответствующие натуральные величины можно пользоваться формулой:

$$S = (1000/Дсх \times Шр/Шсх) / 25 \times n \times 1 \text{ см}^2,$$

или более общем виде:

$$S = (Мд \times Мш) / 25 \times n \times 1 \text{ см}^2,$$

где S — реальная площадь измеряемого контура, в м<sup>2</sup>; 1000 — реальная длина участка реки, в м; Дсх — 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<sup>2</sup>; n — число малых клеток палетки, закрывающих площадь измеряемого контура; 1 см<sup>2</sup> — 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 = ΣM/S, кг/м<sup>2</sup>. 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 водотоков и водоемов (Пф)

Баллы интенсивности зарастания	Интенсивность зарастания водотоков и водоемов	Пф, в кг/м <sup>2</sup>
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 приведенным грациям составляют карты интенсивности зарастания рек, на которых выделяются районы с различной выраженностью этого показателя (Папченков, 1982, 1985).

**Водоемы.** При картировании растительности озер, прудов и водохранилищ применяется тот же глазомерный способ, и используются те же размеры площадок для описаний и для укосов, что и на реках. Разница 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 водоемов топографическая основа используется 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, ведется в одном масштабе по длине и ширине контура. Но по участкам водоема масштаб может отличаться в зависимости от разнообразия растительности: там, где она достаточно однообразна и ширина зарослей большая, можно картировать в масштабе 1 см = 20—30 м, при узкой полосе зарослей и высокой мозаичности нужен более крупный масштаб 1 см = 5—10 м. В принципе, нет необходимости специально выбирать масштаб — его «задают сами» картируемые сообщества. 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 озер или 1:1000 для малых озер, стариц и прудов. При этом сделанные в поле разномасштабные картосхемы будут иметь одинаковый масштаб, по привязкам к береговым ориентирам и береговым контурам изображенные контуры сообществ точно «лягут» соответствующие места увеличенной картосхемы и будут соответствовать площадям, реально ими занимаемым. Только в этом случае можно надеяться на достаточно точные подсчеты 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 счета шагов длины его береговой линии. Этому способствует и наличие топографических карт местности в масштабе 1:100000.

После составления картосхем в необходимых масштабах, дальнейшая работа с ними ведется так же, как и с картосхемами рек. Не используются лишь формулы для подсчета площадей, поскольку масштаб по длине и ширине схемы на водоемах обычно бывает одинаковым. Кроме того, в дополнение к показателям интенсивности зарастания, для водоемов полезно рассчитать показатель степени зарастания (Пс), представляющий собой отношение площади зарослей на водоеме к площади его акватории, выраженное в процентах. Для рек подобный показатель мало информативен, поэтому обычно не рассчитывается.

По степени зарастания все водоемы (а при необходимости и водотоки) могут быть разбиты на 8 классов: 1) не заросшие или почти не заросшие — площадь зарослей менее 1% от площади акватории; 2) очень слабо заросшие — 1—5%; 3) слабо заросшие — 6—10%; 4) умеренно заросшие — 11—25%; 5) значительно заросшие — 26—40%; 6) сильно заросшие — 41—65%; 7) очень сильно заросшие — 66—95% и 8) сплошь заросшие — 96—100% (Папченков, 1999, 2001).

### 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 водоемов 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 водоемов Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1999. 48 с.

*Папченков В. Г.* Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.

## ПРОДУКЦИЯ МАКРОФИТОВ ВОД И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

В. Г. Папченков

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

Величина продукции растений оценивается по количеству органического вещества, производимому ими за определенное время на единицу площади. Обычно определяется чистая первичная продукция — общее количество органического вещества, производимое сообществом растений на единицу площади за определенное время, за вычетом потерь на дыхание и потребление гетеротрофными организмами. Фактически чистая первичная продукция макрофитной растительности представляет собой сумму биомассы и опада на единицу площади за определенное время.

Чистую продукцию водной растительности принято оценивать по максимальной биомассе растений в период вегетации. Считается, что пика биомассы растения достигают в пору их массового цветения (Щербаков, 1950; Катанская, 1954; Экзерцев, 1958; Экзерцев, Довбня, 1974; Белавская, 1977; и др.). Однако, как оказалось, разные растения достигают максимальной биомассы в различное время и в разные фазы. Так, согласно Т. Ю. Ксенофонтовой (1986), у *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., например, 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 *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 уже на 15% ниже, чем в фазу колошения. У *T. angustifolia* пик биомассы приходится на конец августа — фазу созревания плодов. У *Equisetum fluviatile* L. биомасса достигает пика в конце спороношения (конец июня — первые числа июля) и уже к середине июля она становится вполнину меньше, но всю вторую половину лета и осень идет прирост биомассы за счет развития боковых побегов на обломках основных. Многолетние наблюдения за популяцией *Butomus umbellatus* L. показали, что в разных условиях сусак зонтичный 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 наиболее благоприятных — 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 идет активное отмирание старых листьев, но одновременно появляются новые, развивается следующая волна цветения, идет образование свежих побегов (Папченков, Довбня, 1995).

Таким образом, принимая за годовую продукцию биомассу растений в период цветения, мы не учитываем их осенний прирост, который у ряда макрофитов может быть весьма значительным; не принимаем в расчет, что разные растения в различных условиях достигают максимальной биомассы в разное время. Следовательно, при оценке продукции необходимо применять поправочные коэффициенты, учитывающие все это. Для их расчета требуются данные по сезонной динамике фитомассы и опада.

Водные макрофиты в этом отношении изучены слабо. При этом далеко не во всех имеющихся работах (Боруцкий, 1950; Красовская, 1956; Вестлейк, 1968; Dykujová et al., 1970; Довбня, 1978; Корелякова, Курченко, 1979; Westlake, 1982; Папченков, 1985; Wiggers et al., 1985; Горбик, 1988; Овчинников, 1988; Madsen, Adams, 1988; Smith et al., 1988; Папченков, Довбня, 1995; и др.) можно обнаружить данные по динамике опада, без которой невозможно правильно рассчитать чистую продукцию макрофитов. Часто масса опада признается величиной незначительной и годовая надземная чистая продукция водных макрофитов, как было сказано выше, принимается равной их максимальной биомассе.

Если все-таки делается поправка на опад, то обычно используется предложенный И. М. Распоповым (1973) коэффициент 1,2 (Корелякова, 1977; Петрова, 1978; Катанская, 1981; Голубева, Шпак, 1984; Золотарева, 1998; и др.). Несколько раньше И. Л. Кореляковой (1972) был применен коэффициент 1,1. Им же воспользовались В. А. Экзерцев и др. (1974) при подсчете продукции всех основных типов фитоценозов Угличского водохранилища, кроме сообществ *Glyceria maxima* (С. Hartm.) Holmb., для определения годовой продукции которых, согласно В. В. Экзерцевой (1972), был принят коэффициент 2,0.

Однако материалы ряда авторов и мои собственные 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 *Phragmites 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 *Scirpus lacustris* — 7,0%, Близкую величину опада у *Ph. australis* (4,8%) показывают материалы А. И. Гладышева (1977). По моим наблюдениям (Папченков, 1985), годовая продукция надземных органов *Typha 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 наземных органов *T. angustifolia* больше их максимальной биомассы в 1,6 раза. Коэффициенты 1,1 и 1,2 явно не годятся для *Equisetum fluviatile*, у которого продукция превышает биомассу на 94,5%, и для *Butomus umbellatus*, имеющего продукцию в среднем на 150%, или в 2,5 раза большую, чем биомасса (Папченков, 1985; Папченков, Довбня, 1995).

Еще 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): *P. 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—Донбасс за вегетационный сезон развиваются 3 генерации *P. perfoliatus*. Максимальную биомассу дает 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 гидробиологами проводится отбор проб с укосных площадок, большей частью отмирает и в учет не попадает, так же как и третья (осенняя) генерация. Кроме этого, наблюдения за августовской генерацией показали, что у нее 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/м<sup>2</sup>, июнь-июльской — 8 кг/м<sup>2</sup>, а октябрьской — 1,6 кг/м<sup>2</sup>, что суммарный опад в первых генерациях составит 2,4 кг/м<sup>2</sup> (20% от 12,0 кг/м<sup>2</sup>), то надземная часть чистой годовой продукции растений этого вида будет равна 16,0 кг/м<sup>2</sup>, то есть, она будет больше его августовской биомассы в 4,0 раза.

Из материалов Е. В. Боруцкого (1950) следует, что годовая продукция *Elodea canadensis* Michx. в 5 раз больше ее 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 *Potamogeton 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 расчета чистой первичной продукции надземных органов большинства высокотравных гелофитов по их максимальной надземной биомассе нужно использовать коэффициент (1,1)1,2; для расчета продукции манника и осок — коэффициент 2,0; для низкотравных гелофитов — 2,3; для гидрофитов — 2,5. Но последний коэффициент очевидно пригоден лишь для стабильных озерных местообит-

таний, тогда как в условиях водотоков и водохранилищ его, по-видимому, следует увеличить до 4,0.

Гораздо реже в литературе приводятся сведения о чистой продукции подземных органов макрофитов водоемов. Т. Ю. Ксенофонтова (1986) со ссылкой на работу J. Ondok, J. Květ (1978) показала, что отношение продукции подземных органов к продукции надземных у *Phragmites australis* варьирует от 0,5 до 1,0, у *Scirpus lacustris* — от 1,0 до 1,5, у *Typha angustifolia* — от 0,8 до 0,9. Л. И. Лисицына и Г. А. Жукова (1971), проводившие экспериментальные исследования годовой продукции надземных и подземных органов *Scirpus 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/м<sup>2</sup>, на следующий год он понизился до 2,35 кг/м<sup>2</sup>, а на пятый год существования — до 2,1 кг/м<sup>2</sup>. Этот ряд цифр показывает, что после первых лет активного разрастания корневищ наступает значительное падение их ежегодной продукции и 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 *Potamogeton 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 рогозов также могут быть встречены на большой глубине, но глубже 40 см они единичны и выглядят едва живыми. Активны они (несомненно живы) похоже лишь первые 3—4 года. Такой же срок деятельности у корневищ *Butomus umbellatus* и, возможно, у *Scirpus lacustris*, но перестающие функционировать более старые корневища в длительно существующих плотных зарослях этих видов (особенно последнего) долго не разлагаются, внося свои коррективы в подземную био-

массу, значительно увеличивая ее. Глубоко уходят в грунт и, наверное, долго живут корневища *Equisetum fluviatile*. Несомненно, большим долголетием отличаются корневища *Nuphar lutea* (L.) Smith и *Nymphaea* ssp. 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 гелофитов 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 расчетах продукции, наверное, лучше пользоваться средними величинами этих значений, то есть, принять соответственно коэффициенты 0,5 и 0,8.

Вышесказанное свидетельствует о явно слабой изученности продукционных проблем в гидробиотанике и необходимости уделять им повышенное внимание. В связи с этим остановимся на методах изучения биомассы и продукции водных фитоценозов.

Наиболее оптимальным временем для получения соответствующих данных считается июль и первая половина августа. Действительно, в это время основная часть водных фитоценозов подходит к пику своего сезонного развития, при этом в июле максимально развиты сообщества гидрофитов, а в августе — гелофитов. Но, скажем, жерушниковые, осоковые и хвощевые ценозы к июлю уже проходят свой пик.

Традиционно биомасса водных растений определяется на укосных площадках, которые закладываются в разных частях фитоценозов, либо в пределах площади, выбранной для геоботанического описания сообщества. Распределять площадки надо так, чтобы максимально охватить разнообразие густоты травостоя в нем. Размер укосной площадки может быть различным: в разреженных ценозах — большим, в густых — меньшим, но, как показывает опыт, наиболее подходящей является площадь 0,25 м<sup>2</sup> (0,5×0,5 м) (Папченко, 1979). Для разметки площадки можно пользоваться веревкой с колышками, однако более удобны складные разъемные рамки из дерева или легкого металла. И те и другие годятся для исследования сообществ воздушно-водных растений. Для ценозов же придонных макрофитов, не достигающих до поверхности воды, нужны металлические рамки, которые можно положить на дно. В иных ситуациях нужна рамка, плавающая на поверхности воды.

При отборе проб воздушно-водных и придонных растений с площадки у самого дна срезаются все побеги и, если это возможно, выкапываются подземные органы. В случае с укореняющимися гидрофитами, основная масса которых сосредоточена у поверхности или на воде, начинать срезать побеги нужно не со дна, а сверху, отсекая все, что выходит за пределы плавающей на воде рамки, иначе велик риск заметно (иногда в несколько раз) увеличить объем пробы за счет побегов, уходящих далеко за пределы укосной площади.

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. Отобранные укосы сохраняются для их дальнейшего лабораторного исследования. В лаборатории, после сушки на воздухе, пробы досушиваются в сушильном шкафу при 65°C до постоянного веса и взвешиваются с точностью до 0,1 г. Таким образом определяется воздушно-сухой вес пробы, а по разнице между весом пробы с естественной влажностью и весом в воздушно-сухом состоянии высчитывается процент свободной влаги в растениях. Далее каждая из проб измельчается, перемешивается и из нее берется навеска, величина которой определяется на аналитических весах с точностью до 0,01 мг. Эти навески высушиваются до постоянного веса при температуре 105°C. По разнице веса до и после сушки определяется содержание связанной влаги. Это позволяет определить общую влажность образцов растений и подсчитать их абсолютно сухую массу. Затем отобранный в качестве навесок материал сжигается в муфельной печи для определения в нем процентного содержания золы и органического вещества.

По содержанию в частях и органах растений органического вещества рассчитывается их энергетическая ценность. При этом можно использовать хорошо зарекомендовавшую себя формулу Э. Т. Хабибуллина (1977):  $Y = 0,0422 \cdot X$ , где  $Y$  — калорийность сухого вещества в ккал/г,  $X$  — процент органического вещества в пробе.

По завершении обработки отобранных в поле проб для каждого вида макрофитов рассчитываются средние величины сырой и абсолютно-сухой массы и ее валовой энергии на 1 м<sup>2</sup> сообществ, устанавливаются средние величины фитомассы растений при разных классах их проективного покрытия (до 30%, от 31 до 60%, от 61 до 90% и от 91 до 100%). Результаты подобной работы по сырой биомассе макрофитов рек и водоемов Среднего Поволжья приведены в табл. 1 и 2.

Таблица 1. Сырая надземная биомасса макрофитов рек при различном проективном покрытии, в кг/м<sup>2</sup>

Виды растений	n	Классы проективного покрытия, в %				Средняя по виду
		до 30	31—60	61—90	91—100	
Гидрофиты						
<i>Batrachium circinatum</i>	2	—	2,4	6,0	—	4,2
<i>Ceratophyllum demersum</i>	33	0,4	1,1	2,6	6,5	3,7 ± 0,62
<i>Elodea canadensis</i>	6	0,2	1	1,5	4,6	3,2 ± 0,94
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	10	0,4	1,3	2,5	—	1,8 ± 0,34
<i>Myriophyllum spicatum</i>	4	—	0,8	3,0	10,5	6,2
<i>Nuphar lutea</i>	23	0,6	1,9	3,5	13,1	3,3 ± 0,52
<i>Nymphaea candida</i>	10	0,9	2,2	2,8	16,2	2,3 ± 0,15
<i>Persicaria amphibia</i>	15	0,5	1,2	4,5	—	1,7 ± 0,42
<i>Potamogeton compressus</i>	2	—	—	2,8	—	2,8
<i>P. crispus</i>	6	0,2	—	2,5	8,9	3,4
<i>P. friesii</i>	2	—	—	4,1	—	4,1
<i>P. lucens</i>	24	0,5	2,2	6,3	11,7	6,2 ± 0,87
<i>P. natans</i>	10	1,0	1,4	4,6	—	3,2 ± 0,75
<i>P. pectinatus</i>	15	0,2	1,0	2,0	3,8	1,6 ± 0,29
<i>P. perfoliatus</i>	11	—	1,8	4,7	8,5	3,7 ± 0,67
<i>Utricularia vulgaris</i>	2	—	1,0	1,2	—	1,1
Гелофиты						
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	5	0,7	1,7	—	—	0,9 ± 0,13
<i>Butomus umbellatus</i>	27	0,7	3,4	6,9	—	4,1 ± 0,32
<i>Equisetum fluviatile</i>	8	0,1	0,9	2,0	6,2	3,0 ± 0,70
<i>Glyceria maxima</i>	31	0,6	2,4	3,6	10,3	5,2 ± 0,63
<i>Phragmites australis</i>	54	0,7	1,5	2,8	12,0	4,9 ± 0,72
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	16	0,8	3,4	6,6	10,1	5,0 ± 0,81
<i>Scirpus lacustris</i>	31	0,8	2,6	4,3	10,2	4,5 ± 0,52
<i>Sparganium emersum</i>	12	0,4	0,8	3,8	7,5	3,9 ± 0,76
<i>S. erectum</i>	32	1,3	2,9	4,8	8,7	4,6 ± 0,37
<i>Typha angustifolia</i>	66	1,0	4,0	7,5	14,1	6,8 ± 0,39
<i>T. latifolia</i>	2	—	3,2	7,8	—	5,5
Гигрогелофиты						
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	10	0,2	0,7	2,2	4,9	2,9 ± 0,77
<i>Carex acuta</i>	2	—	—	1,0	2,8	1,9
<i>Eleocharis palustris</i>	3	—	0,3	1,0	2,0	1,1

Примечание. n — число укосов

Таблица 2. Сырая надземная биомасса макрофитов водоемов Среднего Поволжья при различном проективном покрытии, в кг/м<sup>2</sup>

Виды растений	п	Классы проективного покрытия, в %				Средняя по виду
		до 30	31—60	61—90	91—100	
Гидрофиты						
<i>Ceratophyllum demersum</i>	19	—	1,2	2,7	4,7	3,8 ± 0,41
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	4	—	1,3	2,2	—	1,5 ± 0,33
<i>Lemna trisulca</i>	11	—	0,4	0,8	3,4	1,7 ± 0,30
<i>Lemna</i> + <i>Spirodela</i>	6	—	—	0,9	1,6	1,0 ± 0,11
<i>Myriophyllum spicatum</i>	2	—	—	—	8,4	8,4
<i>M. verticillatum</i>	3	—	—	1,7	10,0	7,6
<i>Persicaria amphibia</i>	25	0,4	1,4	2,4	3,9	1,4 ± 0,24
<i>Potamogeton biformis</i>	7	—	0,7	—	6,3	3,1
<i>P. lucens</i>	15	0,4	1,6	2,6	5,8	4,5 ± 0,57
<i>P. pectinatus</i>	15	—	0,6	1,5	3,1	2,0 ± 0,25
<i>P. perfoliatus</i>	3	—	—	2,8	4,6	4,0 ± 0,60
<i>Stratiotes aloides</i>	5	—	—	3,6	5,8	4,6 ± 0,56
<i>Utricularia vulgaris</i>	2	—	—	1,7	9,4	5,6
Гелофиты						
<i>Butomus umbellatus</i>	8	0,4	1,7	3,6	6,8	3,3 ± 0,93
<i>Equisetum fluviatile</i>	6	0,2	0,6	—	7,6	1,5
<i>Glyceria maxima</i>	20	0,5	2,5	3,8	6,8	4,7 ± 0,51
<i>Phragmites australis</i>	40	—	0,8	1,9	3,7	2,8 ± 0,10
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	7	0,4	1,3	2,1	—	1,5 ± 0,25
<i>Scirpus lacustris</i>	23	1,1	3,6	5,8	11	5,6 ± 0,61
<i>Sparganium erectum</i>	15	—	3,7	5,2	7,5	5,2 ± 0,34
<i>Typha angustifolia</i>	83	2,6	4,9	8,2	13,5	7,0 ± 0,20
Гигрогелофиты						
<i>Agrostis stolonifera</i>	1	—	—	0,8	—	0,8
<i>Alopecurus aequalis</i>	18	0,1	0,3	0,5	—	0,4 ± 0,05
<i>Carex acuta</i>	9	—	0,8	2,4	4,9	2,5 ± 0,67
<i>C. riparia</i>	3	—	—	3	5,4	3,8 ± 0,86
<i>Oenanthe aquatica</i>	10	—	1,4	2,6	3,3	2,5 ± 0,22
<i>Rorippa amphibia</i>	15	0,7	1,9	4,5	5,2	2,3 ± 0,46

Примечание. n — число укосов

Приведенные табличные данные при наличии геоботанических описаний водной растительности с указанием проективных покрытий видов позволяют рассчитывать биомассу фитоценозов без взятия в них укосов. Еще с большей точностью можно подсчитать биомассу сообществ, если при описании подсчитывалось число побегов вида на учетной площади.

Сложнее изучать сезонную динамику биомассы растений. Наиболее простым методом такой работы является взятие с определенной периодичностью укосов в изучаемых сообществах на протяжении всего сезона вегетации. Однако этот способ не дает удовлетворительных результатов, поскольку сложно найти обширное, достаточно выровненное по видовому составу и густоте травостоя сообщество водных растений, позволяющее брать укосы в нескольких повторностях с периодичностью один раз в 7—10 дней на протяжении 3—4 месяцев. Отбор же проб один раз в месяц (как это обычно делается) дает лишь весьма приблизительную картину динамики прироста растительной массы фитоценозов. Кроме того, даже при достаточной частоте взятия укосов, позволяющей получить детальную картину изменения фитомассы в сообществе, исследователь не будет получать сведений о динамике опада. Поэтому для продукционных исследований более пригоден метод постоянных учетных площадок, основанный на периодических измерениях высоты

всех побегов изучаемого вида в пределах учетной площадки с одновременным отбором рядом с ней модельных побегов (Папченков, 1985).

Работая этим методом, необходимо в начале периода вегетации выбрать достаточно обширную заросль вида, который предполагается изучать, и заложить в ней учетную площадку, по размерам достаточную, чтобы на ней было около 20—30 растений или их побегов. Каждый побег должен быть пронумерован с тем, чтобы можно было получить индивидуальную картину прироста. Можно пользоваться метками и бирками, но нередко бывает достаточно нанести разметку на грунт (с помощью веточек, веревочек, проволочек и пр.) и вести промеры растений в определенной последовательности, сверяясь с нарисованной в дневнике схемой расположения пронумерованных побегов. Вновь появляющиеся побеги получают свои индивидуальные номера, но это не должны быть номера выпавших, отмерших побегов. Главное, чтобы всякий раз под определенным номером измерялся один и тот же побег.

В дату наблюдений нужно измерить высоту (или длину) каждого наблюдаемого побега, указать число листьев на нем, боковых ветвей, соцветий и прочих счетных частей растения, которые помогут учесть отмершую и опавшую их часть между сегодняшней и предыдущей датой наблюдений. Опаду необходимо уделять повышенное внимание, поскольку без правильной его оценки нельзя правильно рассчитать продукцию.

И так, учетная площадка служит для получения данных по динамике количества побегов и их размерных величин, для перевода которых в весовые показатели необходимо также в каждую дату учета в пределах той же (или идентичной) заросли отобрать пробы модельных растений. Последние отбираются с таким расчетом, чтобы отразить все разнообразие высоты растений на площадке в пределах каких-то классов высот, каждый из которых был бы представлен не менее чем 3—5 побегами. Пробы, для сохранения естественной влажности, укладываются в полиэтиленовые мешки и доставляются в лабораторию. В лабораторных условиях модельные побеги измеряются с точностью до 1 мм и с точностью до 10 г взвешиваются. Вес побега делится на его длину. Таким образом получается показатель массы побега, приходящийся на единицу его длины, выраженный в мг/см. Показатели усредняются по классам высоты и по ним рассчитывается вес каждого из измеренных побегов в пределах учетной площадки. Суммированием последних получается сырая надземная биомасса растений на площадке с последующим пересчетом ее в фитомассу с 1 м<sup>2</sup>. Пробы модельных растений высушиваются и обрабатываются далее по приведенной выше схеме, позволяющей получить данные по абсолютно-сухой массе и ее энергетическом эквиваленте.

При замерах наблюдаемых растений учитывается также длина отмерших побегов или их частей. По соответствующим живым аналогам рассчитывается их масса, т.е. масса опада между датами наблюдений, которая суммируется за весь период вегетации.

Таким образом, полученные материалы позволяют рассчитать:

1) общую массу надземных органов наблюдаемых растений на дату учета и опада к этой дате; сумма этих величин дает чистую первичную продукцию за наблюдаемый период (неделю, месяц, период, год);

2) абсолютную скорость накопления растительного вещества в г/м<sup>2</sup> в сутки как разницу между величинами фитомассы в данную и предыдущую даты наблюдений, деленную на число суток между ними;

3) относительную скорость накопления растительного вещества в % в сутки как величину абсолютной скорости накопления, деленной на величину фитомассы в дату учета (этот показатель позволяет сравнивать интенсивность прироста массы растений независимо от их размеров и веса);

4) среднюю скорость линейного прироста побегов в см в сутки как разницу средних высот побегов на площадке для соседних дат учета, деленную на число суток между ними.

Преимуществами этого метода является отсутствие необходимости в обширных однородных фитоценозах, возможность применять статистические методы анализа получаемых данных, которые дают разностороннюю характеристику динамики прироста рас-



тений в сообществе одновременно по многим показателям; этот метод позволяет проследить индивидуальные особенности линейного прироста и накопления массы растениями изучаемого вида. В качестве недостатков следует отметить большую трудоемкость работы. Однако получаемые результаты явно компенсируют этот недостаток.

### Список литературы

- Белавская А. П. К методике изучения водной растительности // Первая Всесоюз. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 42—44.
- Боруцкий Е. В. Материалы по динамике биомассы макрофитов озер // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1950. Т. 2. С. 43—68.
- Вестлейк Д. Ф. Методы определения годичной продукции болотных растений с мощными корневищами // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы: Международ. симпоз., СССР, 28 августа—12 сентября 1968 г. Л.: Наука, 1968. С. 15—23.
- Гладышев А. И. Фитомасса водной и прибрежно-водной растительности в пойменных водоемах среднего течения р. Амударья // Первая Всесоюз. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 53—55.
- Голубева И. Д., Шпак Т. Л. Продуктивность высшей водной растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Продуктивность островных и прибрежно-мелководных экосистем Куйбышевского водохранилища. Казань, 1984. С. 5—21.
- Горбик В. П. Фенология 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.
- Золотарева Л. Н. Водная растительность озера Кенон и ее динамика (Восточное Забайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Уде, 1998. 19 с.
- Катанская В. М. Биомасса высшей водной растительности в озерах Карельского перешейка // Тр. Лаб. озероведения АН СССР. 1954. Т. 3. С. 102—117.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Корелякова И. Л. Продукция высшей водной растительности Киевского водохранилища // Киевское водохранилище. Киев, 1972. С. 155—162.
- Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 200 с.
- Корелякова 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 водоемов Хоперского заповедника // Тр. Хопер. гос. заповед. 1956. Вып. 2. С. 5—56.
- Ксенофонтова Т. Ю. Роль тростниковых зарослей в круговороте веществ водоема (на примере дельты реки Казари, ЭССР) // Растительный покров водно-болотных 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 Всесоюз. конф. по биол. шельфа: Тез. докл. Севастополь, 1978. Киев, 1978. Ч. 1. С. 62—63.
- Лапиров А. Г. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1995. Вып. 11. С. 37—56.
- Лисицына Л. И., Жукова Г. А. О росте камыша озерного (*Scirpus lacustris* L.) на разных типах грунтах // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1971. № 9. С. 18—22.
- 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 растительного 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.

- Папченко В. Г. К методике изучения продуктивности водной растительности в средних и малых реках // Растит. ресурсы. 1979. Т. 15. Вып. 3. С. 454—459.
- Папченко В. Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов // Бот. журн. 1985а. Т. 70. № 2. С. 208—214.
- Папченко В. Г., Довбня И. В. О продуктивности сусака зонтичного в разных биотопах // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям (тез. докл.). Борок, 1995. С. 63—64.
- Петрова И. А. Высшая водная растительность озер Южного Урала с различной степенью минерализации // Гидробиол. журн. 1978. Вып. 14. № 5. С. 12—18.
- Распопов И. М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л.: Наука, 1973. С. 123—143.
- Хабибуллин Э. Г. Энергетическая ценность макрофитов и содержание в них фосфора и азота // Первая Всесоюз. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 148—150.
- Цаплина Е. Н. Динамика биомассы рдеста пронзеннолистного и урути колосистой в канале Днепр—Донбасс // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 6. С. 71—75.
- Щербаков А. П. Продуктивность прибрежных зарослей макрофитов Глубокого озера // Тр. Всесоюз. 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. водоемов 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 фитоценотические исследования): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1972. 24 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 // Freshwat. Biol. 1988. Vol. 20. N 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. Primary productivity of water-plants // Studies on aquatic vascular plants. Handbook of vegetation science / Symoens J. J., Hooper S. S., Compère P. (eds.). Brussels, 1982. Vol. 15/1. 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.

## **ПРОДУКЦИЯ МАКРОФИТОВ ВОДОЕМОВ С ЗАМЕДЛЕННЫМ ВОДООБМЕННОМ: ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ, МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ**

**И. М. Распопов**

Институт озераведения РАН  
196105 Санкт-Петербург, ул. Севастьянова 9. E-mail: gij\_rasp@rambler.ru

Высшие водные растения, по мнению ведущих лимнологов и гидробиотаников мира (Hutchinson, 1975; Westlake et al., 1998) относятся к наиболее продуктивным растительным сообществам Земли. Это, прежде всего, относится к воздушно-водным растениям. Несмотря на то, что к настоящему времени накоплен значительный материал, касающийся продукции макрофитов континентальных водоемов, степень и характер участия высших водных растений в создании первичной продукции пресноводных озер, водохранилищ и рек еще недостаточен. Тормозом для развития продукционных исследований макрофитов является большая трудоемкость таких работ, сложность с оснащением эффективной специальной аппаратурой и методическими пособиями, а также отсутствием единого понимания терминов и количественного выражения полученных различными учеными данных, пригодных для сравнения и обобщения. Хотелось бы напомнить, что в 60—70-е годы с успехом была осуществлена Международная биологическая программа (МБП). При осуществлении этой программы Международный терминологический комитет в системе организаций, участвовавших в работе по МБП (The International Committee for Terminology and Notation in Productivity Studies) утвердил толкование понятий, относящихся к первичной продукции (Лавренко, Понятовская, 1967), которых следует придерживаться и в современных условиях.

- Фитомасса (phytomass, standing crop) — общее количество живого вещества в растениях, накопленное на определенной площади к данному моменту.

- Первичная продукция (primary production) — количество органического вещества, вносимого автотрофами в биогеоценоз на определенной площади за определенный отрезок времени.

- Общая, или валовая, первичная продукция (gross primary production) — количество органического вещества, создаваемого автотрофами в процессе общего фотосинтеза на определенной площади за определенный отрезок времени.

- Чистая первичная продукция (net primary production) — количество органического вещества, создаваемого автотрофами в процессе видимого фотосинтеза на определенной площади за определенный 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 определенной площади за определенное время, за вычетом как потерь, связанных с жизнедеятельностью продуцентов, так и с частичным опадом и с потреблением растений гетеротрофами.

Процесс накопления фитомассы следует называть продуцированием, а итогом этого процесса является продукция. Свойство популяции, сообщества или водоема, выражающееся в определенной величине продукции, в гидробиологии называется продуктивностью. Упомянутый выше Международный терминологический комитет термин «продуктивность» (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).

В отечественную лимнологическую литературу термин «первичная продукция» в 30-х годах прошлого века был введен Г. Г. Винбергом (1934, 1936). Ему же принадлежит

приоритет в энергетическом подходе к изучению процесса биологического продуцирования (Винберг, 1960). Надо отметить выдающуюся роль Георгия Георгиевича Винберга в успешной организации и проведении гидробиологических исследований по МБП в СССР и его активное участие в международных комиссиях и комитетах, координировавших работы по МБП в мировом масштабе.

Для количественного учета надземных органов растений, к которому относится и сбор материала по фитомассе макрофитов, используется ряд приборов и конструкций, которые не обладают универсальностью и обычно не пригодны для работы на каменистой и песчано-каменистой литорали.

С целью ограничения площади группировки для взятия укосов или подсчета количества стеблей в сообществах всех групп водных растений используются рамы различной формы: квадратные, прямоугольные размером в 0,25, 0,5 или 1,0 м<sup>2</sup> 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 дает возможность легче ограничить площадь отбора проб в сообществах высоких растений. Бывают, нужны и тяжелые вилки, окрашенные в белый цвет, которые опускаются на дно и ограничивают площадь, с которой будет произведен 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 надежное орудие для срезания растений. Она изготавливается из косылитовки средних размеров, у которой обрезается заостренный конец лезвия. Наиболее рациональная длина режущей части косы составляет 20, 25 или 40 см. Срезать растения косой с учетных 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). Ссылка на другие конструкции такого типа приборов есть в методическом пособии В. М. Катанской (1981) и в «Руководстве по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем» (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). Наиболее полные сборы фитомассы можно осуществить с использованием аквалангов, однако работа с этой аппаратурой требует от исследователя необходимого опыта и документов, разрешающих работнику ее использование, и значительной затраты времени на сбор материала. Поэтому выкашивание учетных площадок косой, проведенное с определенной 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 м<sup>2</sup> в густых односоставных сообществах до 4,0 м<sup>2</sup> 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/м<sup>2</sup>, кг/м<sup>2</sup>, ц/га, т/км<sup>2</sup>. Наиболее надежен расчет по абсолютно сухой массе. Для ее определения из крупных укосов берется средняя проба — несколько растений или определенная 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 (Корелякова, 1977), мне кажутся бессмысленными, так как воздушно-сухой вес рас-

чений зависит от влажности воздуха в конкретный момент и меняется со временем от изменения погодных условий.

Помимо прямого отбора укосов макрофитов существуют косвенные методы учета их фитомассы. Например, определение фитомассы по средней численности растений на единице площади и среднему весу одного растения, и ряд других (Westlake et al., 1998). К косвенным методам определения продуктивности высших водных растений относится изучение их фотосинтеза. Последней работой, посвященной этой проблеме, была кандидатская диссертация Д. А. Ронжиной (2003), защищенная 12 февраля нынешнего года в Ботаническом институте РАН. Объектом исследования соискательницы были 42 вида макрофитов, произрастающих в водоемах Среднего Урала.

Все приведенные выше методы относятся к отбору фитомассы надземных (точнее — 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; Hejný et al., 1981) и Д. Вестлейком (1968). На основании обзора гидрботанической литературы Д. Вестлейк (Westlake, 1982) привел данные по соотношению надземной и подземной фитомассы небольшого числа видов высших водных растений.

Принципиальное значение имеет вопрос о соотношении фитомассы и продукции макрофитов. За годовую продукцию водных растений гидрботаники часто принимают их максимальную фитомассу, которая большей частью бывает приурочена ко времени цветения растений. Это положение нельзя распространять на все виды макрофитов. Так характерным исключением являются, например, виды р. *Carex* L., цветущие весной, а создающие максимальную фитомассу к концу лета. В свое время Д. Вестлейк (Westlake, 1966), проведя круглогодичные наблюдения, выяснил, что у *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. существует несколько «волн» роста побегов, из-за чего годовая продукция значительно превышает биомассу.

Чтобы уточнить разницу между максимальной фитомассой и годовой продукцией растительных сообществ водоемов 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 желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith) на Ладожском и Онежском озерах (Распопов, Рычкова, 1963, 1969). Оказалось, что необходимо вносить поправку при расчете годовой продукции на основе фитомассы. Были предложены формулы для расчета чистой годовой продукции (Р) летнезеленых макрофитов. Для гелофитов и гидатофитов формула имеет вид:

$$P = 1,2B_{\max} \quad (1)$$

где  $B_{\max}$  — максимальная надземная фитомасса.

Продукция плейстофитов рассчитывается по формуле:

$$P = 1,2B + wn \quad (2)$$

где  $w$  — средняя масса плавающего неповрежденного листа;  $n$  — число мутовок, лишенных листьев.

Близкое к нашему значению пересчетного коэффициента фитомассы в продукцию для гелофитов и гидрофитов получены многими учеными (Westlake et al., 1998).

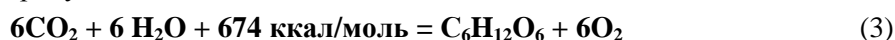
При проведении балансовых исследований на водоемах и для расчета потоков энергии, проходящих через различные экосистемы, необходимое вычисление годовой продукции высших водных растений идет в следующей последовательности:

- установление величины средней фитомассы (СВ, ВСВ, АСВ), г/м<sup>2</sup>;
- определение площадей зарослей, м<sup>2</sup>, га;

- подсчет общей фитомассы (СВ, ВСВ, АСВ), кг, ц или т;
- подсчет чистой годовой продукции в тех же единицах;
- подсчет фитопродукции в органическом веществе, кг, ц или т;
- подсчет фитопродукции в энергетических единицах, кДж, ккал;
- вычисление чистой первичной продукции (ВСВ, АСВ, органическое вещество, органический углерод) на единицу площади водоема, выраженную в весовых (г/м<sup>2</sup>) и энергетических единицах (кДж/м<sup>2</sup>).

Такие же вычисления могут быть выполнены на единицу площади мелководий, на единицу площади зарослей высших водных растений, а также на единицу объема водоема — мг/л, г/м<sup>3</sup>, Дж/л, кДж/м<sup>3</sup>.

Следует остановиться на выражении фитомассы в энергетических единицах. Проиллюстрируем это на примере, как это было сделано нами для Онежского озера (Распопов, 1973). Подсчет килокалорий был проведен 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 расчета 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, подсчитанные 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 к истинному. В этой связи для энергетических расчетов 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 подсчетах 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

В завершение этого материала приведу названия основных пособий с изложением методики изучения и обработки материалов по фитомассе и первичной продукции высших водных растений: Винберг, 1960; Vollenweider (ed.), 1974; Катанская, 1981; Руководство..., 1992; Westlake et al., 1998.

### Список литературы

- 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 озер // Зоол. журн. 1936. Т. 15. С. 587—603.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд. АН БССР, 1960. 330 с.

- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л., Наука. 1981. 187 с.
- Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 197 с.
- Лавренко Е. М., Понятовская В. М. Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ // Бот. ж. 1967. Т. 52. № 11. С. 1549—1562.
- Липины Н. Н. и А. Н. К методике гидробиологических работ // Тр. Лаб. генезиса сапропеля. 1939. Вып. 1. С. 173—180.
- Распопов И. М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., Наука. 1973. С. 123—142.
- Распопов И. М., Рычкова М. А. Биомасса некоторых группировок макрофитов Ладожского озера в сезонном аспекте // Гидробиология и ихтиология внутр. водоемов 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 // Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по изучению Онежского озера. Петрозаводск, 1969. Вып. 3. С. 34—36.
- Ронжина Д. А. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата листьев высших водных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 17 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 320 с.
- Фиала К., Дикиева 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.
- Шалыт 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 // Mitt. Internat. Verein. Limnol. 1971. № 18. 158 s.
- 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., Kvet 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 // J. Limnol. South Afr. 1976. Vol. 2. № 1. P. 31—33.
- Hutchinson G. E. A treatise on limnology. III. Limnological botany. New York, London, Sydney, Toronto: John Wiley & Sons, 1975. 660 pp.
- Lieth H. Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. 1. Einführung, Definition und Wachstumsanalysen // Qualit. Plantar. et Mater. Vegetabl. 1965. T. 12. № 3. S. 241—261.
- Vollenweider R. A. (ed.) A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. IBP Handbook. № 12. 2nd printing. Oxford: Blackwell Science Publishers, 1974. 225 p.
- Westlake D. F. The biomass and productivity of *Glyceria maxima*. 1. Seasonal changes in biomass // J. Ecol. 1966. Vol. 54. P. 745—753.
- Westlake D. F. Primary productivity of water-plants // Studies on aquatic vascular plants. Handbook of vegetation science / Symoens J. J., Hooper S. S., Compère P. (eds.). Brussels, 1982. Vol. 15/1. P. 165—180.
- Westlake D. F., Kvet J., Szczepanski A. (eds.) The production ecology of wetlands. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 568 p.

УДК 581.527.7

### ИЗУЧЕНИЕ ПРИЧИН, ПУТЕЙ И УСЛОВИЙ РАСШИРЕНИЯ АРЕАЛОВ АДВЕНТИВНЫХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ *ELODEA CANADENSIS* MICHX. (*HYDROCHARITACEAE*)

А. А. Бабушкин

ФГУП «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства»  
625023 г. Тюмень, ул. Одесская 33. E-mail: lotsman@sibtel.ru

В геоботанике выделяется два основных типа причин возникновения сукцессий растительного покрова: эндодинамический, происходящий в результате развития самого фитоценоза, меняющего среду, и экзодинамический, возникающий под воздействием внешних факторов природного и антропогенного характера, случайных по отношению к естественному ходу развития растительного сообщества (Сукачев, 1928). Применительно к гидробиоценозам в комплексе причин экзодинамического типа, обуславливающих распространение гидрофитов на новых территориях, можно выделить резкие изменения гидрологического, гидрохимического, термического режимов, эдафических условий, нарушающее воздействие и акклиматизацию. При этом интенсивное распространение адвентивных видов может наблюдаться как при освоении новых свободных экологических ниш, так и при вытеснении аборигенных видов в существующих экосистемах.

Известен целый ряд случаев акклиматизации различных водных растений: *Vallisneria spiralis* L., *Acorus calamus* L., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf (Баулин, Зубарева, 1979; Кокин, 1982; Потульницкий, Моляка, 1967). Наиболее ярким примером акклиматизации гидрофитов является распространение по Евразии североамериканского растения *Elodea canadensis* Michx. (Цвелев, 1982). В качестве основных путей расселения данного вида за пределы ареала выделяются: перенос животными, с током воды по течению, судоходство и рыбохозяйственная деятельность. Конкретные пути распространения и условия массового развития элодеи хорошо прослеживаются на примере водоемов Урала и Западной Сибири.

В азиатской части России элодея впервые была интродуцирована в 1892 г. в водоемы г. Екатеринбурга и его окрестностей и стала распространяться на восток по течению р. Пышмы (Дексбах, 1956). Первые сведения о произрастании элодеи в Тюменской обл. (в протоках р. Пышмы) относятся к началу 20-го века (Крылов, 1927). Дальнейшее расширение ареала элодеи в южной части Тюменской обл. связано с развитием рыбоводства, когда в начале 80-х годов с рыбопитомника, расположенного на р. Пышме, началась отгрузка посадочного материала в озерные товарные хозяйства (Бабушкин, 1999). При этом постепенно происходила смена доминантов: заросли *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulf. вытеснялись ценозами *Elodea canadensis* — нового для озер вида.

В настоящее время элодея входит в состав растительного покрова 41% подтаежных озер и 75% пресноводных озер лесостепи из числа обследованных в пределах Тюменской области. Общее зарастание водоемов подтайги, где зарегистрирована элодея, составляет 10—52%, лесостепных озер — 10—80%. Сообщества гидатофитов в рассматриваемых подтаежных и лесостепных озерах занимают 13,3—75,0 и 20,0—88,6% от общей площади зарастания, соответственно. Причем, если в большинстве лесостепных водоемов заросли элодеи доминируют среди погруженной растительности, то в озерах подтайги преобладание элодейных сообществ отмечается лишь на единичных озерах.



Формация *Elodeeta canadensis* на обследованных озерах представлена 4 ассоциациями: *Elodeetum canadensis purum*, *El. canadensis demersi-ceratophyllosum*, *El. canadensis perforiati-potamogetonosum*, *El. canadensis aqui-herbosum*. Наиболее широко распространены фитоценозы, относящиеся к первой ассоциации. Сообщества элодеи на озерах обычно имеют вид отдельных пятен или полос вдоль береговой линии шириной до 15—20 м на чистых и заиленных песках до глубины 1,5—2,0 м. В отдельных случаях отмечены большие массивы зарослей вида по всей акватории. В ценозах хорошо развит только подъярус погруженных растений. Общее проективное покрытие достигает 90—100%. Обилие доминанта  $\text{Cop}^3$ — $\text{Soc}$ , содоминантов —  $\text{Cop}^{1-2}$ . Цветение элодеи отмечено лишь в одном лесостепном озере. В целом, выделенные сообщества характеризуются низким флористическим разнообразием (1—6 видов). Отдельные скопления элодеи встречаются в сообществах *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton lucens* L., *P. praelongus* и *Stratiotes aloides* L. Кроме того, в лесостепных озерах элодея входит в состав фитоценозов гелофитов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha latifolia* L.). Напротив, в озерах подтайги, характеризующихся заболоченностью берегов, в зарослях воздушно-водной растительности элодея не отмечена. Продуктивность элодейных группировок в среднем по озерам подтайги составляет 3506 г/м<sup>2</sup> сырой массы, или 362 г/м<sup>2</sup> абсолютно-сухого вещества. По озерам лесостепи — 4251 г/м<sup>2</sup> и 369 г/м<sup>2</sup>, соответственно.

Анализ элодейных озер показал, что они это небольшие мелководные водоемы со средними глубинами до 3 м. Прозрачность воды в озерах подтайги — 0,3—1,1 м, в озерах лесостепи — 0,9—3,5 м. Значения показателя отношения прозрачности воды к средней глубине для подтаежных водоемов равны 0,11—0,61, для лесостепных водоемов — 0,45—1,25. Водные массы озер, зарастающих элодеей, характеризуются следующими гидрохимическими показателями.

Подтаежные озера: pH — 7,2—9,1; перманганатная окисляемость — 13,6—21,6 мгО/дм<sup>3</sup>;  $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$  — 97,6—170,8 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{SO}_4^{2-}$  — 2,4—15,4 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{Cl}^-$  — 4,6—95,7 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{Ca}^{2+}$  — 8,0—30,1 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{Mg}^{2+}$  — 10,9—34,0 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{Na}^+ + \text{K}^+$  — 5,98—65,8 мг/дм<sup>3</sup>; минерализация — 146,1—362,3 мг/дм<sup>3</sup>; общая жесткость — 1,6—3,4 ммоль/дм<sup>3</sup>. Преобладают гидрокарбонатно-магниево-кальциевые воды.

Лесостепные озера: pH — 7,5—8,2; перманганатная окисляемость — 6,0—12,0 мгО/дм<sup>3</sup>;  $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$  — 134,2—488,0 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{SO}_4^{2-}$  — 4,8—14,6 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{Cl}^-$  — 7,1—92,3 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{Ca}^{2+}$  — 12,0—48,0 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{Mg}^{2+}$  — 6,1—38,9 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{Na}^+ + \text{K}^+$  — 26,7—112,7 мг/дм<sup>3</sup>; минерализация — 198,6—777,8 мг/дм<sup>3</sup>; общая жесткость — 1,2—5,6 ммоль/дм<sup>3</sup>. Преобладают гидрокарбонатно-кальциевые воды.

По сравнению с подтаежными озерами, водоемы лесостепи отличаются меньшими значениями перманганатной окисляемости, более высоким содержанием ионов кальция, натрия и калия, карбонатов и гидрокарбонатов, повышенной минерализацией. Концентрации сульфатов, ионов хлора и магния имеют примерно одинаковые значения.

Водоемы с наиболее массовым развитием элодеи отличаются высокой прозрачностью воды (свыше 2,0 м, или до дна) при соотношении прозрачности к средней глубине — 1 и более. Минерализация воды — до 350 мг/дм<sup>3</sup> при содержании ионов хлора не более 15 мг/дм<sup>3</sup>. При интенсивном зарастании озер происходит частичная декальцинация воды. По сравнению с прошлым периодом (до появления элодеи на водоемах) концентрация ионов кальция при массовом развитии элодеи уменьшилась на 40—45% и в настоящее время составляет менее 20 мг/дм<sup>3</sup>, при этом до 2,0 ммоль/дм<sup>3</sup> снизилась величина жесткости воды.

По результатам дисперсионного анализа показана достоверная зависимость развития элодейных сообществ от минерализации воды и отношения прозрачности к средней глубине (при уровне значимости  $p < 0,05$ ). Причем, если в лесостепных озерах определяющим фактором является минерализация (в первую очередь концентрация хлорид-ионов), то в подтаежных озерах — малая прозрачность воды по отношению к средним глубинам.

Таким образом, основной причиной распространения элодеи на водоемах Урала и Западной Сибири является акклиматизация. Наиболее вероятным путем переноса растений в

другие водоемы следует признать рыбохозяйственную деятельность (перевозка посадочного материала и рыболовных снастей). Развитие группировок элодеи сопровождается деградацией и вытеснением ранее существующих сообществ гидатофитов. Степень развития элодеиных фитоценозов на подтаежных водоемах в значительной степени определяется потенциальной площадью распространения, определяемой прозрачностью воды, а на более минерализованных лесостепных пресноводных озерах — гидрохимическими показателями.

### Список литературы

Бабушкин А. А. Распространение и экология *Elodea canadensis* Michx. (*Hydrocharitaceae*) в лесостепных водоемах Тюменской области // Проблемы и перспективы рац. использ. рыбных ресурсов Сибири: Матер. научн.-практич. конф., посвящ. 90-летию Енисейской ихтиологической лаборатории. Красноярск: Изд-во КГПУ, 1999. С. 101—107.

Ваулин Г. Н., Зубарева Э. Л. Валлиснерия в Верхнее-Тагильском водоеме-охладителе // Структура и функции водных биоценозов, их рациональное использование и охрана на Урале. Свердловск, 1979. С. 23—24.

Дексбах Н. К. Шестидесятилетие акклиматизации элодеи канадской на Среднем Урале и в Зауралье // Тр. Томск. ун-та. Сер. биол. Томск, 1956. Т. 142. С. 77—82.

Кокин К. А. Экология высших водных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 160 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского отд. Русского бот. об-ва, 1927. Вып. 1. 134 с.

Потульницкий П. М., Моляка А. Н. Опыт интродукции цицании широколистной в среднем Днепре // Гидробиол. журнал. 1967. Т. 3. № 4. С. 45—54.

Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). М.—Л., 1928. 232 с.

Цвелев Н. Н. Порядок частуховые (*Alismatales*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 9—24.

---

УДК 581.527.7 (470.316)

## О НАТУРАЛИЗАЦИИ АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ В ЦЕНОЗАХ ВОДОЕМОВ НА ТЕРРИТОРИИ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

М. А. Борисова

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

Осмысление последствий антропогенной трансформации растительного покрова Земли нашло свое отражение в росте интереса к исследованию процессов синантропизации естественной растительности, формированию синантропных флор и к закономерностям становления антропогенной растительности (Горчаковский, 1979; Малышев, 1981; Парфенов и др., 1985; Бурда, 1991; Протопопова, 1991; Хмелев, Березуцкий, 1995; и др.).

Одним из проявлений синантропизации естественной флоры любого региона является активная миграция в него видов растений из различных природно-климатических зон с инвазией их в различные биотопы и поэтапной натурализацией (Kognas, 1982). Для оценки данного процесса широко используются в последнее время классификации адвентивных видов по степени внедрения их в растительный покров и устойчивости к антропогенному воздействию (Шулц, 1975; Вьюкова, 1985; Чичев, 1985; Пузырев, 1987; и др.). Мы признаем адвентивный вид натурализовавшимся на основании его вхождения в состав естественных (или близких к естественным) растительных сообществ, либо сообществ антропогенных местообитаний, считая, что это дает ему возможность стать практически постоянными

компонентами местной флоры. При этом натурализовавшийся заносный вид должен быть достаточно обильным, обладать высокой жизнеспособностью и выраженным плодоношением.

Прохождение адвентивными растениями всех стадий натурализации представляет для них большую трудность, и на каждом последующем этапе число видов сокращается (Березуцкий, 1999). В этой связи известна роль водоемов (главным образом речных долин) как активных миграционных путей (Удра, 1989) и их береговых и мелководных зон как мест быстрой натурализации многих видов заносных растений (Воронов, 1973; Weeda, 1989). Объяснением тому служат постоянно существующие открытые пространства, разнообразие субстратов и динамика данных экосистем.

Нами была предпринята попытка оценки собранных при изучении нарушенных экотопов на берегах р. Волги в 1995—2000 гг. и побережья оз. Неро в границах г. Ростова в 2002 г. степени натурализации заносных в Ярославской области растений и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Верхней Волги.

Такие заносные виды, как *Acorus calamus* L., *Elodea canadensis* Michx., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray уже давно характеризуются стремительным расселением и натурализацией в природных ценозах водоемов как Ярославской обл., так и России в целом. В последнее время обратили на себя внимание еще 4 вида заносных растений, не так давно появившихся на территории области и, с нашей точки, уже вполне натурализовавшиеся в природных ценозах водоемов.

Прежде всего — это *Bidens frondosa* L. Первые находки вида в области были сделаны в 1991 г. на мелководье Горьковского водохранилища близ острова Сеземский (Папченков, Лисицына, 1992). Мною *B. frondosa* в количестве нескольких экземпляров была найдена в 2001 г. в расщелине плит и на песке вблизи плотины Угличской ГЭС (г. Углич). В 2002 г. вид был обнаружен В. Г. Папченковым у переправы вблизи г. Мышкин (Папченков, 2003). Дальше на север он пока не проник, в отличие от гибридов *B. frondosa* с *B. tripartita* и *B. radiata*, которые уже с 1997 г. стали встречаться на Рыбинском водохранилище (Папченков, 2002). Проведенная в 2002 г. экспедиция позволила нам найти этот североамериканский вид и его помеси с двумя выше названными местными видами на оз. Неро (г. Ростов). Здесь заносная череда характеризовалась высокой жизненностью и обильным плодоношением. Она нормально росла и развивалась среди густого травостоя сырого побережья озера.

Другим заслуживающим внимания видом является *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile. Находки в 1990—1999 гг. этого южного иммигранта на Черном озере в г. Ульяновске (Жуков и др., 1995; Лисицына, Папченков, 2000) и на заболоченных участках ж.-д. полотна в нескольких районах Тверской обл. (Нотов и др., 2002) были до сегодняшнего дня единственными в центральных областях России. И вот нами обширные заросли этого вида были обнаружены на высоких сухих участках северо-западного побережья оз. Неро в черте г. Ростова. Здесь, как считает В. Г. Папченков (2003), он явно нашел подходящие для себя местообитания и вполне способен конкурировать с местными видами высокотравных гелофитов. Это пока первая находка тростника высочайшего в области.

На том же водоеме довольно активно ведет себя другой высокотравный гелофит — *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf, образующий значительные по площади односоставные сообщества на заболоченном побережье и в воде озера. Это еще одно место произрастания данного интродуцента на территории области. Ранее вид отмечался для мелководий и берегов водоемов в Некрасовском, Переславском и Брейтовском р-нах области (Определитель..., 1986). По сообщению В. Г. Папченкова (2003), в отдельных заливах Ивановского, Угличского и Горьковского водохранилищ цицания широколистная сейчас занимает огромные площади и местами вытесняет обычный для данных местообитаний манник большой.

Еще один вид, о котором хотелось бы сказать — это *Xanthium albinum* (Widder) H. Scholz. До недавнего времени мы считали, что этот вид предпринимает лишь «первые шаги» на пути инвазии в нарушенные типы местообитаний области (несколько находок единичных вегетирующих экземпляров на насыпях железных дорог, обочинах дорог, пус-

тырях, мусорных местах близ жилья в г. Ярославле). Но в 2002 г. при обследовании побережья оз. Неро вид был найден в большом количестве на значительных площадях в стадии плодоношения в сообществе гигрофильного разнотравья из *Persicaria lapathifolia* (L.) S. F. Gray, *Atriplex latifolia* Wuhl. и др. Его появление здесь мы связываем с завозом в недавние времена сырья на прядильную фабрику «Рольма», которая к моменту нашего обследования данной территории уже перестала функционировать. Наличие складских корпусов предприятия на берегу озера, значительные скопления мертвой органики и сапропеля, а также эвритопность вида (Тихомиров, 1979; цит. по: Определитель..., 1987) обеспечили возможность натурализации его в данном типе местообитания. Расселение же вида по побережью водоема происходило жизнеспособными семенами с помощью рыбаков и отдыхающих.

### Список литературы

- Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8—19.
- Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наукова думка, 1991. 168 с.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. С. 253—255.
- Вьюкова Н. А. Адвентивная флора Липецкой и сопредельных областей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 16 с.
- Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697—1713.
- Жуков К. П., Масленников А. В., Раков Н. С. Водные и прибрежные растения пойменных сообществ экопарка «Черное озеро» // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Бот. 1995. С. 37—39.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г. Флора водоемов России. Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.
- Малышев Л. И. Изменение флоры земного шара под влиянием антропогенного давления // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1981. № 3. С. 5—20.
- 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. Т. 107. Вып. 2. 2002. С. 47—48.
- Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль: Верх.-Волж. кн. изд-во, 1986. 184 с.
- Определитель растений Мещеры. Часть 2. М.: Изд-во МГУ, 1987. 224 с.
- Папченков В. Г. Гибридная составляющая как показатель степени воздействия человека на природу // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Вып. 2: Матер. II научно-практ. конф. Ярославль, 2002. С. 109—114.
- Папченков В. Г. Растения-вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. Междунар. конф. (Тула, 15—17 мая 2003 г.). М., 2003. С. 103—105.
- Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98.
- Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1985. 294 с.
- Протопопова В. В. Синантропизация флоры Украины и пути ее развития. Киев: Наук. думка, 1991. 202 с.
- Пузырев А. Н. О классификации адвентивных растений // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1988. С. 94—102.
- Удра И. Ф. Характер, типы и основные пути миграций семенных растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1423—1432.
- Чичев А. В. Адвентивная флора железных дорог Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
- Шулиц А. А. Адвентивная флора г. Риги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 28 с.
- Хмелев К. Ф., Березуцкий М. А. Тенденции антропогенной трансформации локальных флор южной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 21—30.
- Kornas J. Man's impact upon the flora: processes and effects // Mem. Zool. 1982. Vol. 37. P. 11—30.
- Weeda E. Invasions of vascular plants and mosses into the Netherlands // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 1989. Vol. 90. № 1. P. 19—29.

## ПРИМЕНЕНИЕ КЛАСТЕРНОГО АНАЛИЗА В ИССЛЕДОВАНИИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ОЗЕРНЫХ МАКРОФИТОВ

Е. И. Вейсберг

Ильменский государственный заповедник УрО РАН  
456318 Челябинская обл., г. Миасс. E-mail: lagunov@ilmeny.ac.ru

Челябинская обл. является удобным полигоном для изучения структуры и динамики водной и прибрежно-водной растительности. На ее территории расположено множество водоемов, водотоков и переувлажненных земель. Здесь более 1300 очень разнообразных по типологии озер, испытывающих различную степень и характер антропогенного воздействия.

Материалом для сообщения послужили данные многолетних исследований макрофитной растительности озер Ильменской группы (восточные предгорья Южного Урала, Челябинская обл.). В качестве модельных были выбраны различные по морфометрическим, гидрологическим, гидрохимическим показателям озера, находящиеся в пределах Ильменского заповедника, которые можно отнести к условно ненарушенным. Все они тектонического происхождения, представляют различные стадии развития, приурочены к меридианально вытянутым межгорным депрессиям и зачастую соединены между собой речками.

Озера Большое Миассово и Большой Ишкуль — глубоководные (максимальная глубина — 23 и 17 м соответственно), отличаются изрезанной береговой линией, сложной формой котловины. Относятся к мезотрофному типу. Грунты и типы берега разнообразны. Макрофитная растительность хорошо развита в мелководных заливах и незначительно в узкой полосе литоральной зоны на участках открытых берегов.

Озера Аргаяш и Большой Таткуль — мелководные (максимальная глубина — 6 и 3 м соответственно), с выровненной береговой линией и сглаженным профилем дна. Относятся к эвтрофному типу. Берега заболоченные, со сплавинами, грунты преимущественно илистые. Практически по всему дну растут макрофиты.

Для сравнения исследовалось оз. Малое Миассово, расположенное на прилегающей к заповеднику территории и соединенное с оз. Большое Миассово протокой. Часть его расположена во всхолмленной предгорной зоне, часть — в равнинном Зауралье. Озеро характеризуется средними глубинами (максимальная глубина — 8 м), предгорная часть аналогична оз. Б. Миассово, равнинная, отличается пологими однообразными берегами, небольшими глубинами, ровным дном. Мезотрофное с признаками эвтрофии. Подвержено воздействию антропогенных факторов, связанных с наличием в прибрежной зоне многочисленных баз отдыха и населенных пунктов.

**Методика.** Растительность описывалась стандартным методом экологических профилей. Профили закладывались на ключевых типичных участках водоемов от границы гидрофильной растительности на суше до исчезновения погруженных растений на глубине. На выделенных поясах растительности определялся спектр характерных сообществ, в которых закладывались геоботанические площадки размером 100 м<sup>2</sup> или, при малых размерах ценозов в их естественных пределах. Количество и расположение профилей и площадок определялось задачей охватить разнообразие основных биотопов и, соответственно, растительных сообществ. Геоботанические описания компоновались в сводные таблицы по каждому из озер с указанием обилия каждого вида по шкале Друде, преобразованной в пятибалльную шкалу. Выявлялась синтаксономическая структура растительности (сообщества выделялись по физиономическому признаку), определялся состав экологических групп. Сравнивались флористические списки, видовой состав семейств, видовая и экологическая структура растительных сообществ разнотипных озер. Данные обрабатывались методом кластерного анализа. Использовался индекс сходства Чекановского—Сьеренсена

(Ics) (по: Песенко, 1982). Дендрограммы строились методом присоединения по среднему арифметическому.

Расчеты и построение дендрограмм производились при помощи программы «BIODIV» (Л. Пенев, П. Баев, Болгария) с любезного разрешения авторов. Для сравнительного анализа флоры различных озер Ics вычислялся по формуле для качественных данных (присутствие-отсутствие вида):

$$Ics = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}$$

где  $a$  — число видов, присутствующих в обоих сравниваемых списках,  $b$  и  $c$  — число видов, имеющих только в каждом из списков.

Для сравнительного анализа видового состава семейств Ics вычислялся по формуле для количественных данных. За количественный признак было принято число видов в семействах.

$$Ics = \frac{\sum \min(n_{ij}, n_{ik})}{\sum n_{ij} + \sum n_{ik}}$$

где  $n_{ij}$ ,  $n_{ik}$  — число видов  $i$ -го семейства в  $j$ -ом и  $k$ -ом сравниваемых озерах,  $\min(n_{ij}, n_{ik})$  — минимальное из сравниваемых значений числа видов в семействе.

По этой же формуле вычислялся Ics для сравнительного анализа видовой структуры растительных сообществ, под которой понимался видовой состав и доля участия видов в сообществах. За количественный признак было принято обилие каждого вида в сравниваемых описаниях (по шкале Друде, преобразованной в пятибалльную цифровую шкалу). При этом  $n_{ij}$ ,  $n_{ik}$  — обилие каждого вида в сравниваемых описаниях,  $\min(n_{ij}, n_{ik})$  — минимальное из сравниваемых значений обилия данного вида.

Сравнительный анализ экологической структуры растительных сообществ, под которой понимался состав экологических групп и доля участия их представителей в сообществе, проводился также с вычислением Ics по последней формуле. За количественный признак было принято максимальное значение обилия представителей экологических групп в сравниваемых описаниях.  $n_{ij}$ ,  $n_{ik}$  обозначало максимальное значение обилия представителей определенной экологической группы в сравниваемых описаниях,  $\min(n_{ij}, n_{ik})$  — минимальное из сравниваемых значений обилия данных представителей.

**Результаты.** Сравнение флористических списков показало высокое сходство между озерами одного трофического статуса. На полученной дендрограмме выделяются группы эвтрофных и мезотрофных озер. Оз. М. Миассово присоединяется к первому кластеру. Несмотря на разницу разнообразия биотопов, флористический состав макрофитов сходен с таковым мезотрофных озер за счет предгорной части. Дендрограмма, полученная при сравнении видового состава семейств, оказалась сходной с предыдущей, хотя в целом уровни сходства озер оказались выше, чем в первом случае. Оз. М. Миассово также присоединилось к первому кластеру. Очевидно, видовой состав отдельных семейств макрофитов также может служить признаком, который связан с трофическим статусом водоема.

Анализ видовой структуры сообществ (анализировалось водное ядро) показал, что наибольшим сходством отличаются сообщества, принадлежащие к одной и той же формации. На разных уровнях выделены кластеры, объединяющие сообщества отдельных групп формаций и формаций. Кластеризация почти полностью подтверждает результаты классификации сообществ по признакам доминирования. Возможно, больший объем геоботанических описаний позволит провести выделение кластеров, представляющих различные ассоциации. При сравнении дендрограмм создается достаточно полное представление о синтаксономическом разнообразии макрофитной растительности озер.

Анализ экологической структуры сообществ (также анализировалось водное ядро) выявил в целом более высокий уровень сходства экологической структуры растительных сообществ по сравнению с видовой структурой. Особенно высок он внутри групп формаций. Можно предположить связь между жизненной формой доминанта и экологической

структурой сообщества в целом. На более высоком уровне на дендрограммах просматривается разделение на кластеры, соответствующие формациям.

На основании сравнения дендрограмм можно сделать выводы об уровне сложности организации растительных сообществ в разнотипных озерах. В нашем случае, результаты кластерного анализа позволили выстроить исследованные озера заповедника в такой ряд, отражающий стадии развития водоемов: Большое Миассово, Большой Ишкуль, Аргаяш и Большой Таткуль. При этом в сообществах водных макрофитов происходят следующие изменения: 1) доля фитоценозов с доминированием гелофитов увеличивается, а доля сообществ гидрофитов сокращается; 2) происходит обеднение видового состава макрофитов, что особенно касается гидрофитов; 3) снижается синтаксономическое разнообразие растительных сообществ; 4) упрощается их видовая и экологическая структура. Эти изменения обусловлены как естественным изменением качества воды (эвтрофированием), так и сокращением разнообразия биотопов в процессе зарастания. Растительность оз. Малое Миассово ближе по флористическому и синтаксономическому составу к мезотрофным озерам, однако, разнообразие сообществ (включая и степень участия их в растительном покрове) несколько ниже, видовая и экологическая структура упрощена. Это объясняется как природными факторами, так и антропогенным воздействием. При дальнейшем накоплении материала на разнотипных озерах и его анализе возможна оценка степени воздействия тех или иных факторов, а также выявление структурных параметров макрофитной растительности, по которым можно оценивать состояние водных экосистем и их динамику (иными словами, вести мониторинг) наряду с индикацией изменений по отдельным видам или другим систематическим группам.

#### Список литературы

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

УДК 581.543

### ПОВЕДЕНИЕ ЦВЕТКОВ КУВШИНКИ ЧИСТО-БЕЛОЙ (*NYMPHAEA CANDIDA* J. PRESL.) ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ФОТОРЕЖИМАХ

П. А. Волкова

Московский государственный университет, биологический факультет  
119526 г. Москва, просп. Вернадского, 95-3-123. E-mail: avolkov@orc.ru

Большинству процессов, протекающих в живых организмах, свойственны ритмы эндогенной природы. Поведение цветков кувшинки чисто-белой, *Nymphaea candida* J. Presl., является одним из ярких примеров циркадных ритмов. Хорошо известно, что в ясную погоду цветки этого растения утром поднимаются на поверхность воды и открываются, а вечером погружаются под воду и закрываются. Причины подобного поведения до сих пор окончательно не выяснены. Существует множество гипотез о предназначении изменения степени открытости цветка в течение суток. По мнению разных авторов, это явление необходимо, чтобы удерживать в цветке насекомых-опылителей или «выбирать» опылителей определенных видов, предотвращать попадание росы на пыльцу или предотвращать теплопотери холодной ночью.

Ранее проведенные нами полевые наблюдения показали, что при естественном фотопериоде в средней полосе европейской части России изменение степени открытости и степени погруженности цветков зависит от природных факторов, имеющих суточный ход,

таких как солнечная радиация и температура воды и воздуха. В естественных условиях эти природные факторы тесно связаны между собой, поэтому не представлялось возможным установить, какой фактор является определяющим. В настоящей работе приводятся результаты наблюдения за цветками кувшинки при различных фоторежимах в природных условиях с целью выявления основного природного фактора, обуславливающего их поведение.

Непрерывные наблюдения проводились в июне 2002 г. в Тверской обл. в условиях естественного фотопериода и в эксперименте с отсутствием светового периода (продолжительностью по 132 ч), а также в июле 2002 г. в республике Карелия в условиях полярного дня (продолжительностью 64 ч). В эксперименте с отсутствием светового периода вокруг растений была сооружена камера из светонепроницаемой полиэтиленовой пленки. Сторона камеры, обращенная к солнцу, и ее «крыша» были покрыты светоотражающей пленкой для предотвращения перегрева растений. Периодические измерения температуры воздуха показали, что существенного повышения температуры в камере по сравнению с открытым воздухом не наблюдалось. В темное время суток для наблюдения за цветками использовали фонарь с интерференционным «зеленым» светофильтром и малой интенсивностью света. Такое освещение практически не воспринимается растениями и не нарушает условий эксперимента.

Всего исследовано 50 цветков *N. candida*. К цветоносу каждого исследуемого растения была привязана плавающая на воде метка с индивидуальным номером. Подобная система мечения исключает путаницу цветков и сводит к минимуму влияние меток на жизнедеятельность растений. Для каждого цветка в течение всего срока наблюдений по оригинальной методике один раз в два часа визуально оценивали степень его открытости и степень его погруженности (табл. 1) и один раз в восемь часов — стадию его развития (табл. 2).

Таблица 1. Критерии определения степени открытости и степени погруженности цветка

Балл	Открытость	Погруженность
1	Цветок полностью закрыт	Цветок плавает на поверхности воды
2	Цветок почти закрыт	Цветок погружен на 1/3 своей высоты
3	Цветок наполовину открыт	Цветок погружен на 1/2 своей высоты
4	Цветок почти открыт	Цветок погружен на 2/3 своей высоты
5	Цветок полностью открыт	Цветок полностью погружен под воду

В ходе каждого наблюдения измеряли атмосферное давление, температуру верхнего слоя воды и температуру воздуха. В Тверской обл. дополнительно визуально оценивали процент облачности, регистрировали относительную влажность воздуха при помощи аспирационного психрометра Ассмана и измеряли фотосинтетически активную солнечную радиацию (далее ФАР) (интервал длин волн 400—710 нм). Измерения ФАР проводили при помощи цветного пиранометра ГГО М-80 в комплекте с гальванометром ГСА-1.

Общие тенденции изменения степени открытости цветков, наблюдаемые в средней полосе при естественном фоторежиме, проявляются и при других фоторежимах. Изменение степени открытости цветков при всех фоторежимах имеет 24-х часовой период. Это свидетельствует о том, что изменение степени открытости цветков является свободно протекающим эндогенным ритмическим процессом.

Таблица 2. Критерии определения стадии развития цветка

Название стадии	Состояние цветка
Стадия бутона	Цветок закрыт, чашелистики тесно прилегают друг к другу
Пестичная стадия	Цветок недавно раскрылся, пыльники незрелые, рыльцевый диск увлажнен
Переходная стадия	Пыльники созревают и склоняются над рыльцевым диском
Тычиночная стадия	Рыльцевый диск сухой, все пыльники созрели, активно продуцируется пыльца
Конечная стадия	Отцветание; пыльца не продуцируется, рыльцевый диск сухой



Степень погруженности изменяется с плохо заметной периодичностью, которая, как правило, выражена значительно слабее нелинейного тренда. Лишь при естественном фото-режиме в средней полосе наблюдалась описанная в литературе обратная зависимость степени открытости цветков от степени их погруженности. Отсюда следует, что изменению степени погруженности цветков свойственна слабовыраженная ритмичность экзогенной природы.

Степень открытости цветка определяет его способность к опылению, то есть к выполнению основной функции цветка. Вероятно, это обстоятельство служит причиной наличия эндогенных ритмов изменения степени открытости, в отличие от степени погруженности.

Вероятно, степень открытости цветка и степень его погруженности изменяются независимо друг от друга и синхронизируются изменением интенсивности ФАР. В случае несоответствия фотопериода естественному для средней полосы привычная нам связь между степенью открытости цветка и степенью его погруженности исчезает.

Наблюдаемая нами как в этом году, так и в предыдущие годы положительная связь степени открытости цветков с температурой верхнего слоя воды и температурой воздуха, вероятно, вызвана суточным ходом этих факторов. Это подтверждается отсутствием такой связи в эксперименте без световой фазы.

Нам представляется, что единственной целью периодического закрывания цветка может являться повышение эффективности опыления цветка насекомыми.

---

УДК 581.93

## ПОИСК ОПТИМАЛЬНОГО КОЛИЧЕСТВА ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ОПИСАНИЙ И НИВЕЛИРОВАНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО ШУМА

Э. В. Гарин

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

При изучении флоры тех или иных водных объектов и территорий перед исследователем нередко встает вопрос: достаточно ли их описано, чтобы адекватно представить флору изучаемых объектов? При этом возможны две крайние ситуации.

1. Описано слишком мало объектов. Как известно из статистики, при увеличении числа испытаний (в нашем случае — описаний) практически полученное значение того или иного параметра всё больше приближается к теоретически ожидаемому. Следовательно, необходимо стремиться к возможно большему количеству описаний, чтобы более корректно выявить закономерности во флоре изучаемых объектов.

2. Описано слишком много объектов. При многократном составлении списков флоры изучаемых объектов в сводной таблице накапливается большее число случайных видов, совершенно не характерных для флоры данного объекта. Например, при исследовании флоры копаней или водохранилищ, характеризующихся переменным наполнением и наличием обширных обсыхающих участков дна, быстро заселяемых самыми разнообразными растениями, с каждым новым описанием выявляется всё большее число случайных видов. Таким образом, чем больше сделано флористических описаний объектов, тем больше в их флоре оказывается случайных видов, *флористического шума*. Следовательно, излишне большое количество описанных объектов не только не несёт пользы, но, при

имеющем место в современной флористике *номиналистском подходе* («один вид — один „голос“»), приносит вполне определенный вред, искажая состав флоры.

В литературе мы не встретили описания методики установления оптимального числа флористических описаний. Впрочем, решение, сходное с предлагаемым нами, было найдено для определения оптимального размера геоботанической площадки (метод «матрешки», «кривая: „число видов/площадь“») (Миркин и др., 2001).

Мы предлагаем для нахождения оптимального количества флористических описаний объектов строить график накопления, показывающий увеличение числа видов ( $N_v$ ) к количеству описанных объектов ( $N_o$ ). При этом, число видов в  $N_o=1$  равно количеству видов на первом описанном объекте, в  $N_o=2$  — количеству видов на первых двух объектах (рассчитанное как сумма: количество видов на первом объекте плюс количество видов второго объекта, не отмеченные на первом); в  $N_o=3$  — количеству видов на первых трех объектах и т.д.

Полученная кривая вначале будет резко подниматься вверх, а затем постепенно выйдет на плато. При этом, чем более сформирована и стабильна флора исследуемого объекта и чем объекты более однотипны, тем быстрее график выйдет на плато, а чем меньше в исследуемой флоре случайных видов, тем более острый угол с осью абсцисс будет образовывать плато, становясь практически горизонтальным. То количество описанных объектов, при котором кривая выйдет на плато, является *оптимальным* для выявления специфики их флоры. На практике *оптимальное число* может быть не конкретной величиной, числом, а *диапазоном*.

В качестве примера приводим полученные нами данные по флоре копаней Ярославской области (см. рис.).

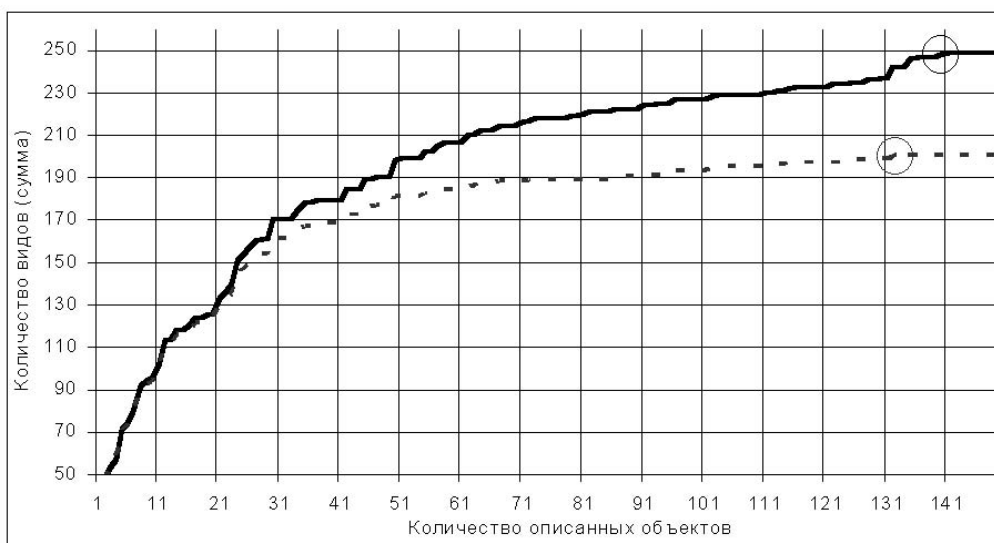


Рис. Кривые накопления числа видов растений при увеличении количества описанных объектов (копаней)

Верхняя кривая — при учёте всех видов; нижняя — без учёта единожды встреченных видов. Точки выхода кривой на плато отмечены кружками; они соответствуют 139 копаням на верхнем графике и 132 копаням на нижнем.

В том случае, когда количество описанных объектов оказывается заметно больше оптимального, можно говорить о чрезмерной роли флористического шума в полученных данных, который приводит к неоправданному увеличению списка флоры исследуемых объектов, возрастанию роли «сорных» семейств (*Asteraceae*, *Chenopodiaceae* и др.), доли редких растений и однолетников (терофитов) и т.п. Подавить флористический шум можно было бы двумя достаточно простыми способами. Один из них — уже в поле не вклю-

чать в список флоры заведомо случайные виды: опытный ботаник, как правило, в полевых условиях без особого труда может определить нехарактерность того или иного вида для данной флоры и не вносить его в полевые бланки. Другим способом подавления флористического шума может быть удаление из списка флоры единожды (реже — дважды) встреченных видов, что можно сделать в камеральных условиях после составления сводной таблицы. При этом кривая на графике (см. рис.) несколько быстрее выйдет на плато, которое будет более горизонтальным. Однако оба этих подхода нельзя признать вполне корректными.

Такое чисто механическое удаление из списка флоры ряда видов (культивируемых, заносных или единожды встреченных) может скорее исказить картину, чем помочь более чётко выявить характерные особенности флоры исследуемого объекта. Так, при изучении флоры копаней мы столкнулись с тем, что наличие и обилие случайных видов является важной характерной особенностью флоры изучаемых нами объектов. С другой стороны, эта случайная составляющая — чрезмерно большое количество единожды встреченных видов — явно искажает реальные особенности рассматриваемой флоры.

Для разрешения подобной ситуации мы предлагаем использовать *коэффициент долевого участия* каждого вида, который может быть выражен как отношение количества находок данного вида к количеству описанных объектов (как безразмерная величина или в процентах). Таким образом, в отличие от *номиналистского* (от лат. *nomen* — имя, название) подхода, предлагаемый нами *парциальный* (от лат. *pars* — часть) подход позволяет, с одной стороны, сохранить в списке флоры все отмеченные виды, и, в то же время, не позволит случайным видам исказить суть изучаемой флоры, выявляя реальную роль случайного элемента.

Расчёт коэффициента можно произвести для каждого вида отдельно с последующим сложением полученных значений при подсчёте той или иной группы. Однако для анализа флоры достаточным может оказаться упрощенный подход, при котором в пределах каждой группы суммируются не единицы присутствия вида (номиналистский подход: есть вид — 1, нет вида — 0), а абсолютные величины, показывающие, сколько раз данный вид был отмечен (на скольких объектах он встречен), и только затем вычислять относительное значение коэффициента. Разница между данными, полученными классическим способом и при использовании поправочного коэффициента достаточна отчетлива, что видно из приводимого ниже табличного материала.

Таблица. Распределения видов флоры копаней по группам многолетности при разном способе подсчета

Группа	Номиналистский подход		Парциальный подход	
	Видов	%	Σ	%
Одно- и двулетники	43	18,3	398	11,9
Многолетние травы	168	71,5	2684	80,4
Деревья и кустарники	24	10,2	258	7,7

Приведенные данные наглядно показывают, что во флоре копаней среди одно- и двулетников число случайных видов значительно больше, а многолетние травы занимают более прочные позиции во флоре копаней, чем это видно при традиционном подсчете.

Данный метод можно использовать не только при определении оптимального количества описываемых объектов, но и для определения оптимального количества флористических описаний-участков на исследуемых объектах, например, количества участков на реках, транспортных путях и т.п. Возможно, данный метод будет полезен также альгологам и гидробиологам.

### Список литературы

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности: Учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.

## ПРИМЕНЕНИЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ МЕТОДОВ В ИССЛЕДОВАНИИ МИКРОБОЦЕНОЗОВ (НА ПРИМЕРЕ РЕК ТУЛОМА И КОЛА, КОЛЬСКИЙ П-ОВ)

И. В. Гузий<sup>1</sup>, Д. А. Давыдов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Мурманский государственный технический университет.  
183050 г. Мурманск, ул. Беринга, д. 6, кв. 47. E-mail: irina\_guzii@mail.ru

<sup>2</sup> Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН.  
184256 Мурманская обл., г. Кировск-6, ПАБСИ, д. 5, кв. 3. E-mail: d\_disa@mail.ru

Микробный компонент практически любого биогеоценоза — неотъемлемая и функционально чрезвычайно значимая часть. Выделение микробоценозов в качестве самостоятельных было предложено еще Вармингом (Блюменталь, 1990). Значительная методическая сложность изучения микрофлоры обуславливает неразвитость классификации бактериальных ценозов. В настоящее время существует подразделение микробных сообществ по условиям местообитания и по преобладанию в них физиологических групп бактерий.

В нашей работе мы попытались применить некоторые «традиционные» геоботанические методы для анализа микрофлоры рек Тулома и Кола. Данные реки относятся к бассейну Кольского залива Баренцева моря, это две самых крупных реки данного бассейна, являющиеся основным источником пресной воды в Кольском заливе.

Вблизи водозаборов г. Мурманска и г. Колы и прилегающих поселков были выбраны три точки: № 1 — р. Кола в 1,5 км от устья; № 2 — в устье р. Колы; № 3 — в устье р. Туломы. Точки отбора проб располагаются, исходя из выбранного комплексного градиента, ведущим фактором в котором является соленость воды. Исследование проводилось в течение трех сезонов 2002 г.: лето, осень, зима. Пробы воды отбирались стандартным способом (Родина, 1965). Проводился качественный (методами посева) и количественный (методом прямого счета с использованием люминесцентной микроскопии) анализ микрофлоры.

В ходе исследования было выявлено 24 штамма микроорганизмов, относящихся к 9 родам: *Bacillus cereus*, *B. megatherium*, *B. sp.1*, *Enterococcus casseliflavus*, *E. faecalis*, *E. sp.1*, *E. sp.2*, *E. sp.3*, *Marinomonas communis*, *Micrococcus luteus*, *M. lylae*, *M. sp.1*, *M. sp.2*, *Proteus penneri*, *P. vulgaris*, *P. sp.1*, *P. sp.2*, *Pseudomonas doudoroffii*, *P. gledioli*, *Spirillum sp.*, *Staphylococcus aureus*, *S. sp.1*, *S. sp.2*, *Streptococcus avium*.

Изменения видового состава в течение непродолжительного времени является одной из трудностей изучения микробоценозов. Для того чтобы адекватно оценить состав бактерий, необходимо динамическое исследование. Виды, выделенные в повторных пробах (облигатные), могут характеризоваться как «ядро» микробоценоза. В данном случае это *Enterococcus sp.1*, *E. sp.2*, *Micrococcus luteus*, *Proteus vulgaris*, *Staphylococcus sp.1*.

По присутствию различных штаммов в исследованных местообитаниях можно составить топоклин. Группа дифференцирующих видов для точки № 1 представлена видами рода *Enterococcus*. Для точки № 2 дифференцирующими являются *Proteus vulgaris*, *Spirillum sp.1*, *Staphylococcus sp.1*. Точка № 3 характеризуется наличием *Pseudomonas doudoroffii*, *P. gledioli*, *Bacillus cereus*, *B. megatherium*, *Marinomonas communis*. Количественная оценка численности показала, что наибольшее число микроорганизмов обитает в устье р. Туломы (№ 3) — 76,6 млн/мл, наименьшее — в 1,5 км от устья р. Колы (№ 2) — 11,4 млн/мл, местообитание в устье р. Колы (№ 1) характеризуется средней численностью — 30,4 млн/мл.

Из-за наибольшего влияния морской воды в точке № 3 создается максимальное разнообразие микробиоты, в которых могут существовать как виды, приуроченные к местообитаниям с высокой соленостью (*Marinomonas communis*), так и пресноводные формы (*Bacillus megatherium*). Для точки № 2 характерно наличие галотолерантных видов (*Micrococcus*

*lylae*, *M. sp.1*, *M. sp.2*), переносящих кратковременное повышение солености. В точке № 1 обитают, в основном, пресноводные формы (*Streptococcus avium*).

Аналогом жизненных форм растений у микроорганизмов являются морфологические группы. Их анализ, в изученных местообитаниях, выявил доминирование активных (67% от общего числа микроорганизмов) и неактивных (30%) кокковых форм, над формами активных (1%) и неактивных (1,5%) бацилл, активных (0,1%) и неактивных (0,4%) спирилл. Эти данные хорошо сочетаются с результатами качественного анализа.

Большинство выделенных штаммов относятся к физиологической группе хемоорганотрофов, хотя обнаружено и значительное число патогенных и условно патогенных микроорганизмов — обитателей кишечника человека и животных (их можно рассматривать как заносный элемент). Данный факт свидетельствует о значительной антропогенной нагрузке на бассейны этих рек, что вносит значительный дисбаланс в экосистемы водоемов. Происходит изменение качественного и количественного состава микрофлоры, возникает опасность перехода микроорганизмов из условно патогенных в патогенные.

Таким образом, микробоценозы рек Туломы и Колы можно охарактеризовать как хемоорганотрофные пресноводно-морские значительно антропогенно нарушенные.

Применение в микробиологии методов, аналогичных разрабатываемым в фитоценологии, является перспективным. Так, давно разрабатываемые геоботаниками градиентный анализ и метод построения топоклинов, вполне успешно могут применяться и в микробиологии, а парадигма континуальности как нельзя более соответствует функционированию микробоценозов.

#### Список литературы

- Блюменталь И. Х. Очерки по систематике фитоценозов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. 224 с.  
Родина А. Г. Методы водной микробиологии. М.: Наука, 1965. 352 с.

---

УДК 581.522.5.08

#### К ВОПРОСУ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АНАТОМИИ ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ (фиксация, срезы, их обработка, мерные и счетные признаки)

Н. М. Державина

Орловский госуниверситет, г. Орел, ул. Комсомольская, 95. E-mail: tb-d@mail.ru

Материал для анатомических исследований должен быть предварительно промыт и, желательно, на месте произрастания объекта зафиксирован. Для фиксации неодревесневших частей растений часто используют 70—80° этанол, либо смесь этанола (96°) — 94 мл и формалина — 6 мл. Удачным фиксатором является FAA (спирт 96° — 100 мл, формалин — 7 мл, ледяная уксусная кислота — 7 мл). Материал в нем можно содержать до недели, затем промыть этанолом и поместить в 70° этанол. Для фиксации твердых объектов рекомендуется добавлять в фиксатор глицерин (Барыкина и др., 2000). Для размягчения высушенного материала из гербария, различных коллекций на него воздействуют в течение недели или дольше смесью равных по объему частей этанола, воды и глицерина. Объем фиксирующей жидкости должен в 20—30 раз превышать объем материала. Объект должен быть расчленен на кусочки размером 3—5 мм.

Срезы свежего или фиксированного материала выполняют либо бритвой от руки, используя в качестве оправки пенопласт, пробку, сердцевину стебля бузины, кусочки корнеплода моркови и т.д., либо на микротоме. Для анализа эпидермы, если ее не удастся снять, изготавливают парадермальные срезы. Отделению эпидермы способствует промораживание органа с последующим оттаиванием и частичная мацерация. В некоторых случаях используют отпечатки эпидермы, получаемые путем нанесения на поверхность органа быстро застывающих и образующих эластичную прочную пленку веществ.

Мацерацию проводят разными способами в зависимости от консистенции органа. Используют кипячение в воде, растворах едкой щелочи, кальцинированной соды, углекислого натрия, смесях азотной кислоты и бертолетовой соли и т.д. Часто применяется ферментная мацерация.

В зависимости от целей исследования используют разные способы обработки срезов. Наиболее распространены следующие из них: для выявления одревеснения — флороглюциновая, перманганатовая реакции, реакция с серноокислым анилином, медицинским раствором йода и др.; для обнаружения опробковения — окрашивание гидроксидом калия, хлор-цинк-йодом, суданом III и т.д.; каллоза дает цветную реакцию с хлор-цинк-йодом, анилиновым синим, кораллином; реакции на дубильные вещества и флобафены проводят с солями железа, хромом, осмиевой кислотой и др.; цветные реакции на слизи — с серноокислой медью и др.; крахмал выявляют с помощью йодной реакции; для окрашивания жиров используют судан III, судан IV, масляный желтый, шарлаховый красный, но вместе с жирами окрашиваются также кутин, суберин и смолы. Для просветления срезов применяют едкий калий, жавелевую воду (хлорная известь, вода, поташ или карбонат натрия), хлоралгидрат, лактофенол и др.

Временные препараты рассматривают в глицерине, вазелиновом или силиконовом маслах. Постоянные заключают в глицерин-желатину; перед помещением их в бальзам или полистирол, их обезвоживают в спирте и просветляют в ксилоле.

В экологической анатомии растений широко используют количественные методы:

- измерение площади листа (с помощью полярного планиметра или взвешиванием оконтуренного листа)
- измерение удлиненности пластинки, отношения длины черешка к длине пластинки
- вычисление площади поперечного сечения черешка, степени уплощенности черешка (отношение высоты поперечного среза к его ширине)
- расчет плотности жилкования (суммарная длина жилок на  $1 \text{ мм}^2$  поверхности листа) и др.

Измерения под микроскопом проводят с помощью окуляр-микрометра, шкала которого откалибрована по объект-микрометру. Чаще учитывают следующие показатели:

- толщину пластинки
- число слоев мезофилла
- коэффициент (индекс) палисадности (отношение толщины палисадного мезофилла к толщине губчатого)
- степень палисадности клеток палисадного мезофилла (отношение антиклинального размера клетки к периклинальному)
- число клеток верхней и нижней эпидермы на  $1 \text{ мм}^2$
- число устьиц на  $1 \text{ мм}^2$
- устьичный индекс (отношение числа устьиц к общему числу эпидермальных покровных клеток)
- длину и ширину устьиц
- площадь водопроводящих элементов на  $1 \text{ мм}^2$  площади ксилемы
- толщину клеточных стенок разных тканей
- толщину кутикулы и др.

Парциальный объем межклетников и тканей листа вычисляют методом точечного анализа с помощью морфометрических сеток случайного шага. Для определения площади поверхности и объема клеток мезофилла листа широко используют стереологические методы.

Все полученные данные подвергают статистической обработке. Анализируют показатели одномерной статистики ( $\bar{x}$ ,  $s_v$  и др.), коэффициенты парной корреляции Браве—Пирсона ( $r$ ) и детерминации ( $r^2$ ).

---

УДК 581.526.3:574.64

## СОДЕРЖАНИЕ МЕТАЛЛОВ В РАЗНЫХ ВИДАХ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МАЛОГО РЕКРЕАЦИОННОГО СИБИРСКОГО ВОДОЕМА

Е. А. Иванова, Н. С. Кананыхина

Красноярский государственный аграрный университет  
г. Красноярск, ул. Стасовой, 38—810. E-mail: cno@kgau.krasedu.ru

Одной из острейших проблем современности стало загрязнение поверхностных вод веществами различной химической природы. Среди многочисленных загрязнителей особую опасность для всего живого населения водоемов представляют тяжелые металлы (ТМ). Заросли макрофитов способны в процессе роста и развития поглощать и концентрировать химические элементы, тем самым снижая эффект токсичности в водоеме и улучшая качество воды (Лукина, Смирнова, 1988; Микрякова, 1998).

Цель настоящей работы — выявить возможное накопление ТМ различными видами высшей водной растительности малого рекреационного сибирского водоема. Работы выполнялись в конце июля—августе 2000—2001 гг. на небольшом эвтрофном водохранилище Бугач на окраине г. Красноярск. Летом он интенсивно используется для купания, рыболовства и рыбоводных мероприятий. Площадь водосбора составляет 116 км<sup>2</sup>, площадь поверхности — 0,21 км<sup>2</sup>, глубина достигает 6 м. Летом в водохранилище наблюдается интенсивное «цветение» воды синезелеными водорослями, вода характеризуется высокими значениями рН (7,7—9,5; среднее 8,6).

В 2000 г. для определения химического состава были отобраны образцы разных видов макрофитов. Определено валовое содержание ТМ в рогозе широколистном *Typha latifolia* L., сусаке зонтичном *Butomus umbellatus* L., хвоще топяном *Equisetum fluvatile* L., горце земноводном *Polygonum amphibium* L. var. *natans* Leyss., рдесте курчавом *Potamogeton crispus* L. и гребенчатом *P. pectinatus* L., роголистнике погруженном *Ceratophyllum demersum* L., взятых в разных участках водохранилища Бугач. При сборе макрофитов использовали метод учетных площадок, применяемый при описании фитоценозов в геоботанических исследованиях (Катанская, 1981). Содержание металлов определялось способом эмиссионного анализа.

Показано, что разные виды растений могут избирательно накапливать отдельные химические элементы. Среди всех исследуемых видов растений наибольшие концентрации Fe отмечены у воздушно-водного растения *Typha latifolia* (822,3 мг/кг сух. веса). У остальных видов валовое содержание железа колебалось незначительно (112,0—260,7 мг/кг). Наиболее высокие концентрации Mn выявлены у погруженных растений: *Ceratophyllum demersum* (610 мг/кг) и погруженной формы *Butomus umbellatus* (600 мг/кг). Рдесты *Potamogeton crispus* и *P. pectinatus* накапливают значительное количество Sr (96,7 мг/кг), в два раза меньше содержание этого элемента найдено у *Ceratophyllum demersum*

(55,0 мг/кг). Такая же динамика в содержании Pb, но максимальная концентрация Pb отмечена у *Ceratophyllum demersum* (1,53 мг/кг). Самые высокие значения Cr (63,2 мг/кг) и Ni (34,2 мг/кг) обнаружены у *Butomus umbellatus*, чуть ниже — у *Potamogeton crispus* (44,2; 31,9 мг/кг). Содержание Cu в *Butomus umbellatus* (27 мг/кг) было в 2—5 раз больше, чем у других видов (6,7—14,0 мг/кг). Валовое содержание Co было в 4 раза больше у *Ceratophyllum demersum* (3,36 мг/кг).

Таким образом, по результатам исследований выявлено, что среди различных экологических групп водных растений наиболее высокие концентрации химических веществ отмечены у гидрофитов, в частности, у роголистника погруженного, рдестов и сусака зонтичного, наименьшие — в образцах хвоща топяного и горца земноводного. У рогоза широколистного преобладало содержание железа.

#### Список литературы

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.

Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 186 с.

Микрякова Т. Ф. Тяжелые металлы в высших водных растениях Горьковского водохранилища // Водн. ресурсы. 1998. Т. 25. № 5. С. 611—613.

---

УДК 581.526.3 (571.1)

### ОЦЕНКА ЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВОДНОЙ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Л. М. Киприянова

Институт водных и экологических проблем СО РАН  
630090 г. Новосибирск, Морской просп., 2. E-mail: kipriyanova@ad-sbras.nsc.ru

Метод оценки β-разнообразия растительности через синтаксономическое разнообразие более универсален, нежели через число полусмен (Миркин, Наумова, 1998). Выявление β-разнообразия растительности весьма показательно, поскольку отражает совокупность экологических условий, общее разнообразие экотопов, оптимальность условий среды. Поэтому интересно сравнение ценотического разнообразия растительности как разнотипных водных объектов в пределах одного территориального выдела, так и сравнение растительности различных территорий между собой.

Однако имеются и некоторые объективные сложности проведения подобных сравнений даже в случае использования для классификации метода Браун-Бланке, несмотря на все преимущества последнего (Миркин, Наумова, 1998). Сложности вызваны различными подходами к выделению ассоциаций: укрупненное понимание ассоциации характерно для польских и немецких синтаксономистов, более дробное — для чешских и российских. Но даже в рамках одной традиции для разных синтаксонов иногда применяются различные критерии для выделения ассоциаций. Так, если для всего класса Potametea исследователями наиболее часто применяется доминантный подход (что, как правило, однозначно отражено в названии), то в союзе *Cicution virosae* Hejný ex Segal in Westh. et Den Held 1969 класса Phragmito-Magnocaricetea Klika in Klika et Novák 1941 ассоциация *Cicuto-Caricetum*



*pseudocypergi*, вследствие большей видовой насыщенности, выделяется по устойчивому набору диагностических видов. Однако, трудности преодолимы, если в случае укрупненного понимания ассоциаций авторы приводят в публикации синтаксоны меньшего, чем ассоциация, ранга с соответствующей интерпретацией, или дают оригинальные геоботанические описания. В случае с синтаксонами, для которых не сделано выделения ассоциаций по доминирующим видам, можно или их выделить, как относительно недавно была выделена ассоциация *Menyanthetum trifoliatum* Grigorjev et Solm. 1987 в союзе *Cicution virosae*, или же описать ценозы с хорошо выраженным доминированием как сообщества, которые при подсчете количества ассоциаций можно учесть как имеющие ранг ассоциаций. Так, при исследовании заболочивающихся стариц нами были описаны сообщества *Thelypteris palustris* и *Carex diandra* (с явно выраженным доминированием соответствующих видов), которые были нами учтены как синтаксоны ранга ассоциации.

Еще один момент: степень изученности сравниваемых объектов должна быть близкой; это можно оценить по общей протяженности маршрутов и по количеству сделанных описаний.

Нами было проведено сравнение ценотического разнообразия различных водных объектов в пределах цельной ландшафтной единицы — бассейна реки на примере р. Берди (Киприянова, 1999). В ряду «верхнее течение Берди—среднее течение Берди—нижнее течение Берди—слабо заболоченные старицы—сильно заболоченные старицы» вначале наблюдался рост фитоценотического разнообразия, а затем его резкое снижение (6—15—20—24—16), количество сделанных геоботанических описаний при этом составило соответственно 22—35—97—47—36. Низкое фитоценотическое разнообразие (6 синтаксонов) водных и прибрежно-водных сообществ горного участка верхнего течения р. Берди объясняется низким содержанием в воде биогенов и небогатым набором экотопов, а в сильно заболоченных старицах (16 синтаксонов) — неблагоприятным влиянием возрастания дистрофности.

Общее синтаксономическое разнообразие Бердского залива (35 синтаксонов) значительно выше, чем в русле нижнего течения Берди (20 синтаксонов) и старицах реки (28 синтаксонов). Такое большое разнообразие сообществ отражает высокую совокупную благоприятность и стабильность условий среды, как то: стабильная водность, относительное постоянство в течение вегетационного периода уровня воды, высокая трофность вод, обилие защищенных мелководий и, вместе с тем, значительная проточность, предотвращающая интенсивное заболачивание.

Можно провести сравнение ценотического разнообразия водных объектов одного типа разных территориальных выделов в пределах одного региона. Так, по материалам исследований 2001—2002 гг. (около 100 описаний), синтаксономическое разнообразие озер Обь-Иртышского междуречья составило 40 синтаксонов ранга ассоциации, что заметно превышает ценотическое разнообразие растительности стариц р. Берди (28 синтаксонов ранга ассоциации по материалам 83 описаний). В случае с озерами Обь-Иртышского междуречья это можно объяснить наличием градиента минерализации и появлением, таким образом, набора специфических сообществ солоноватоводных водоемов.

Было проведено сравнение данных по ценотическому разнообразию водной и прибрежно-водной растительности бассейна Берди с данными исследований в других регионах. В результате проведенного сравнения обнаружено, что количество ассоциаций (55), выявленных в бассейне р. Берди в результате обработки 390 описаний, превышает число ассоциаций классов *Phragmito-Magnocaricetea*, *Potametea* и *Lemnetea*, выявленных для Башкирии по материалам 500 описаний (39 ассоциаций) (Григорьев, Соломещ, 1987; и др.).

Превышает оно и число ассоциаций (47), выделенных для долины Нижней Волги по материалам многолетних исследований 1978—1987 гг. (Голуб, Лосев, 1990; и др.). На первый взгляд, такие результаты кажутся несколько неожиданными, поскольку площадь бассейна Берди (8,74 тыс. км<sup>2</sup>) и полная длина этой средней реки (416 км) относительно невелики по сравнению с 143,6 тыс. км<sup>2</sup> площади Башкирии и 500 км длины долины Нижней Волги, однако они имеют вполне логичное объяснение.

В Башкирии были обследованы, в основном, озера, а также, весьма фрагментарно, равнинные участки рек с мелкообломочными и глинистыми донными отложениями. В долине Нижней Волги были изучены пойменные водоемы и водотоки нижнего течения реки с эдафотопами в виде аллювия мелких фракций. Исследованные же в бассейне Берди водотоки и водоемы по гидрологическим характеристикам более контрастны. Это и обусловило высокое ценотическое разнообразие водной и прибрежно-водной растительности, так как помимо пойменных озер и равнинных участков русла, в бассейне Берди были обследованы горные отрезки водотоков и такой своеобразный водоем, как Бердский залив Новосибирского водохранилища. Низкогорья и предгорья Салаирского кряжа внесли вклад в ценотическое разнообразие водной и прибрежно-водной растительности бассейна Берди в виде четырех ассоциаций: *Eleocharitetum austriacae* Kipr. et Lash. 2000, *Nardosmietum laevigatae* Klotz et Köck 1986, *Naumburgietum thyrsoflorae* Kipr. et Lash. 2000, *Potametum tenuifolii* Kipr. et Lash. 2000. Значительный вклад в биоразнообразие растительности водоемов бассейна Берди внес Бердский залив Новосибирского водохранилища (13 отмеченных только в Бердском заливе ассоциаций), что обусловлено своеобразным гидрологическим режимом водохранилища по сравнению с естественными водотоками и водоемами (отсутствие весенне-летнего половодья, постепенное наполнение до нормального подпорного уровня, стабильный в течение вегетационного периода уровень воды). Таким образом, высокое ценотическое разнообразие водной и прибрежно-водной растительности бассейна р. Берди объясняется значительным разнообразием гидрологических и трофических условий.

Работы выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 01-04-49893).

#### Список литературы

Голуб В. Б., Лосев Г. А. Водная и прибрежно-водная растительность долины Нижней Волги. I. Общая характеристика. Кл. *Charetea* (Fukarek 1961 n.n.) Krausch 1964, *Lemnetea* R. Tx. 1955, *Rupietea* J. Tx. 1960. М., 1990. 51 с. Деп. в ВИНТИ 15.03.90. № 1973-B90.

Григорьев И. Н., Соломещ А. И. Синтаксономия водной растительности Башкирии. I. Классы *Lemnetea* Tx. 1955 и *Potametea* Klika in Klika et Novak 1941. М., 1987. 48 с. Деп. в ВИНТИ 07.09.87. № 6555-B87.

Киприянова Л. М. Водная и прибрежно-водная растительность бассейна реки Берди. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 17 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

---

УДК 581.526.3 (470.55)

### ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗЕР ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Н. Б. Куянцева

Ильменский государственный заповедник УрО РАН  
456318 Челябинская обл., г. Миасс. E-mail: borisovna@ilmeny.ac.ru

Воздействие прибрежно-водной растительности на озера происходит путем участия органического опада в ило- и торфонокаплиении, а также посредством сплавинообразования, означающего начало болотообразовательного процесса.

Водоемы Ильменского государственного заповедника (ИГЗ) приурочены к южнотаежному низкогорному (оз. Б. Ишкуль) и южнотаетежному предгорному (озера Б. и М. Миасово, Б. Таткуль, Инышко, Аргаяш) ландшафту (Сергеева, Шерман, 1978). Все озера являются тектоническими по происхождению и относительно одновозрастными, но находятся на разных этапах развития. По площади водного зеркала (Андреева, 1973) их можно ранжировать на средние (1—10 км<sup>2</sup>) и крупные (11—50 км<sup>2</sup>); по максимальной глубине — на весьма глубокие (20—40 м), глубокие (10—20 м), средние (5—10 м) и мелкие (2—5 м).

В течение 1999—2002 гг. автор занимался исследованием прибрежно-сплавинных образований, являющихся модельным объектом для характеристики динамики растительности водоемов. При изучении стадий сукцессий применялись методы экологического профилирования и геоботанические описания. В ходе полевых работ по градиенту влажности было заложено 25 экологических профилей, выполнено около 300 описаний растительных группировок на пробных площадках размером 100 м<sup>2</sup>.

Прибрежно-водная флора разнородна в фитоценотическом отношении. Ее образуют виды, которые принадлежат к двум типам растительности: водному и болотному (см. табл.). Изучение прибрежно-водной растительности ИГЗ произведено на основе эколого-физиономической классификации (Экзерцев 1960; Брадис, 1961; Александрова, 1969; Катанская, 1981; Папченков, 1999). Тип растительности выделен на основании экобиоморфного состава эдификаторов сообществ; класс формаций — по морфолого-физиономическим характеристикам эдификаторов главных ярусов; формации — по доминирующему виду. В связи с тем, что прибрежные сообщества чаще всего полидоминантны, оценка принадлежности группировки к тому или иному синтаксону производилось на основании анализа «характерного ядра сопряженных видов» в понимании Г.И. Дохман (1960). В случае эвритопности вида-доминанта, формации с его участием были отнесены к разным типам растительности (Свириденко, 2000).

Таблица. Классификация сообществ прибрежно-водной растительности ИГЗ

Тип растительности	Подтип	Класс формаций	Формации
Водная		Гелофитный, или надводный	1. Тростниковая 2. Узколистнорогозовая 3. Широколистнорогозовая 4. Камышевая 5. Тростянковая 6. Большеманниковая 7. Незамеченнейниковая 8. Топянохвощевая 9. Прямоколосоосоковая 10. Вздутосоосоковая 11. Вздутосооковая
Болотная	Евтрофный	Травяной	1. Тростниковая (гигрофильная) 2. Топянохвощевая (гигрофильная) 3. Вздутосооковая (гигрофильная) 4. Телиптерисовая
		Кустарниковый	1. Ивовая
		Древесный	1. Черноольховая

Наиболее разнообразной в фитоценотическом отношении оказался тип водной растительности, представленный одним классом формаций: гелофитная, или надводная растительность, и 11 формациями. Наименьшее число сообществ встречено для камышевой (1), наибольшее — для тростниковой формации (4); остальные представлены 2 или 3 группами сообществ. Толщина торфа составляет от 0,3 до 0,6 м. Флористический состав формаций водной растительности отличается незначительным богатством — от 3 (камышевая) до 26 (тростниковая) видов. Флористическое разнообразие конкретных ценозов колеблется от 2 до 14 видов. В сообществах гелофитов, как правило, 1—2, реже 3 доминирующих вида. Общее проективное покрытие 60—80%. Фитоценозы сложные по структуре, 2-х или

3-х ярусные. Поясное расположение фитоценозов выражено достаточно хорошо. При неустойчивом обводнении происходит быстрая смена сообществ: при одном наборе сопутствующих видов доминируют то один, то другой вид, реже они играют одинаковую роль; появляются новые виды или увеличивается обилие сопутствующих растений, и они становятся субдоминантами.

В типе болотной растительности меньше формаций (6), чем в водной, но более разнообразны синтаксоны высшего ранга. Для класса формаций: травяная растительность выделено 4 формации: тростниковая, топянохвощевая, вздутоосоковая (гигрофильные) и телиптерисовая. Они включают от 2 до 3 ассоциаций, например, таволгово-хвощево-тростниковую, сабельниково-вздутоосоковую, повойниково-тростниково-телиптерисовую. Толщина органо-минерального субстрата — 0,5—0,8 м. В эвтрофных водоемах (Б. Таткуль и Аргаяш), пояса зарастания включают фитоценозы, относящиеся к разным типам растительности. Наиболее устойчивыми (погодичные колебания обилия видов выражены слабо) следует считать сообщества отвердевших сплавин с толщиной торфа 2,5—3,5 м. Они представлены белокрыльниково-тростниковой, осоково-белокрыльниковой, телиптерисовой и хвощевой черноольховыми ассоциациями. Флористическое разнообразие данных сообществ составляет от 23—37 видов. Общее проективное покрытие в ценозах болотного типа от 70 до 100%. Наличие в сообществах высокого проективного покрытия трав позволяет сохранять им большее количество видов в своем составе. Длина поясов зарастания достигает 40—200 м. В мезотрофных озерах (Б. и М. Миассово, Б. Ишкуль) сплавины при приближении к коренному берегу заканчиваются ивняками. Выделены осоковый, тростяново-осоковый и тростниковый ивняки. Проективное покрытие колеблется от 70 до 90%. Флористическое разнообразие данных сообществ составляет от 13 до 24 видов.

Среди растений, имеющих высокую встречаемость в сообществах сплавин, общими для обеих типов растительности являются *Equisetum fluviatile* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Carex rostrata* Stok., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud и др.

Синтаксономическое разнообразие типов растительности, участвующих в формировании прибрежно-сплавинных образований, может отражать направленность процессов болотообразования как для отдельного водоема, так и для территории в целом.

#### Список литературы

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Андреева М. А. Озера Среднего и Южного Урала. Челябинск: Южно-Уральское кн. изд-во, 1973. 269 с.
- Брадис Е. М. Растительный покров болот Башкирской АССР // Вопросы классификации растительности / Тр. Ин-та биологии. Свердловск, 1961. С. 127—132.
- Дохман Г. И. О системе диагностических признаков единиц растительности // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 5. С. 640—644.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л., 1981. 187 с.
- Папченков В. Г. Закономерности зарастания водотоков и водоемов Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1999. 48 с.
- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 196 с.
- Сергеева Л. В., Шерман Э. Э. Гидрохимическая характеристика // Эколого-продукционные особенности озер различных ландшафтов Южного Урала. Л.: Наука, 1978. С. 5—49.
- Экзерцев В. А. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 6. С. 10—13.

## СОДЕРЖАНИЕ НЕКОТОРЫХ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В БИОМАССЕ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ РАСТЕНИЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДОЕМОВ

М. А. Ларионова

ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова  
610000 г. Киров, ул. Энгельса, 79. E-mail: sable@fur.kirov.ru; wild\_grass@vniioz1.kirov.ru

Водные и околководные растения играют огромную роль в биогенном круговороте химических веществ, поэтому их элементный состав (в частности, содержание таких опасных поллютантов, как тяжелые металлы) может быть использован как показатель, характеризующий состояние всей водной экосистемы. Ранее автором для исследования экологического состояния водных объектов использовались методики биотестирования, которые дают результаты достаточной степени достоверности (что обеспечивается комплексностью исследований), но позволяют судить лишь о качественных параметрах водной среды (Ларионова, 2002).

Для изучения содержания тяжелых металлов в растениях методом атомно-адсорбционного спектрофотометрического анализа было исследовано 232 пробы различных видов. Для статистической обработки использована программа Statistica 6.

Вся выборка (232 пробы) разделена на 5 групп: семейство осоковые, семейство водокрасовые, семейство ивовые (1 род — *Salix* sp.), класс двудольные и класс однодольные. В последних двух случаях в группы объединены представители различных семейств данных таксономических категорий, незначительное количество проб которых не позволило проанализировать их в отдельных выборках.

По среднестатистическим показателям (средняя арифметическая) всей совокупности содержание Cu, Cd, Pb, Zn не превышает ПДК (предельно допустимых концентраций) (Гигиенические..., 1997); прослеживается достоверное взаимное влияние концентраций Pb и Cd (коэффициент корреляции 0,54). Аналогичное влияние отмечено и для отдельных групп, исключая осоковые. При этом значения коэффициента корреляции варьируют от 0,50 — у двудольных до 0,61 — у однодольных.

В семействе водокрасовых средние показатели содержания Cu, Pb, Zn, а так же максимальные величины накопления Cu, Zn, не превышают ПДК. Среднее содержание Cd в пробах фитомассы водокрасовых превышает ПДК в 1,60 раза, а максимальное — в 4,20; максимальное содержание Pb в фитопробах превышает ПДК в 1,15 раза.

В семействе ивовых средние значения содержания превышает ПДК (в 5,16 раз) только по Cd. Максимальная концентрация в тканях растений выше ПДК для всех изученных элементов: Cu — в 7,32 раза, Cd — в 35,10, Pb — в 2,40, Zn — в 2,53 раза, соответственно. В целом в этой группе наблюдается нормальное распределение значений концентраций Zn в пробах, что обусловлено способностью ив, растений с глубоко проникающей корневой системой, накапливать данный элемент, залегающий в почвах Кировской области примерно на глубине 1 м и более.

В семействе осоковых средние значения показателей концентрации тяжелых металлов в фитомассе не превышают ПДК, за исключением содержания Cd (превышение в 2,30 раза). Превышение максимальных показателей содержания тяжелых металлов над нормативными (в 7,50 раз и в 2,10 раз, соответственно) отмечено лишь для Cd и Pb.

В классе однодольных среднее содержание Cd в исследованных пробах околководных растений выше нормы в 1,70 раз; максимальные значения Cu превосходят ПДК в 8,85 раз, Cd — в 8,33, Pb — в 4,20, Zn — в 2,06. Взаимное влияние отмечено для элементов: Zn и Pb ( $r=0,64$ ), Cu и Pb ( $r=0,74$ ), Cu и Zn ( $r=0,82$ ).

В классе двудольных средние значения концентраций Cd в биопробах больше ПДК в 1,68 раз; максимальные показатели содержания Cu, Cd и Pb выше установленных норм в 1,31, 7,50 и 1,60 раз, соответственно.

Из исследуемых водоемов были так же отобраны пробы ила (донного грунта) и воды. Результаты элементного анализа этих проб позволяют сделать вывод, что содержание поллютантов (тяжелых металлов) в илах и воде во многом определяет их накопление и в биомассе растений. Для сильно загрязненных водоемов выявлены повышенные по сравнению с естественными показатели pH — от 6,21 до 8,55.

Накопление Pb, Cd, Cu в илах, воде и фитомассе растений в значительной мере обусловлено характером техногенного воздействия на водоемы.

Полученные ранее методом биотестирования результаты совпадают с результатами количественного определения тяжелых металлов в пробах воды, придонных отложений, водной и прибрежной растительности.

### Список литературы

Ларионова М. А. Опыт комплексной оценки экологического состояния водоемов // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Матер. Междунар. научн.-практич. конф., посвященной 80-летию ВНИИОЗ (28—31 мая 2002 г.). Киров, 2002. С. 474—476.

Гигиенические требования к качеству и безопасности продовольственного сырья и пищевых продуктов. Санитарные правила и нормы (СанПиН 2.3.2.560-96). Москва, 1997. 270 с.

---

УДК 581.526.3:574.632

## ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ОСОКОВЫХ

Н. А. Леонова, А. А. Чистякова

Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского  
440026 г. Пенза, ул. Лермонтова, 37. E-mail: leonova@quint.ru

Исследования проводились в болотных сообществах Пензенской области в 2000—2002 годах. Один водоем расположен в окрестностях г. Пензы (в 6 км юго-восточнее города), занимает водораздел небольших ручьев и речек, впадающих в Сурское водохранилище, и представляет собой заполненную водой котловину, выбранного в годы войны торфяника. Оно имеет несколько названий — Моховое, Круглое, Мертвое. Вплоть до 60-х годов прошлого века в нем проводили уничтожение химического оружия. Его воды сохраняют токсичность до настоящего времени. Второй водоем был выбран нами в качестве контрольного, в нем отсутствует химическое загрязнение. Он расположен примерно на 60 км восточнее первого, представляет собой выработанный в 40-е годы и заполненный водой торфяник и носит название — оз. Большое Моховое.

Исследованиями И. И. Спрыгина (начало XX века) показано, что флора этих двух водоемов сходна и представлена большим числом видов высших споровых и цветковых растений. К настоящему времени флора оз. Большое Моховое сохранила свое видовое разнообразие, отмеченное нами как среди гидрофитов, так и прибрежных растений. Во флоре оз. Большое Моховое отмечено 12 видов осок, камыш лесной и 2 вида пушицы — влажлищная и тонкая. *Scirpus sylvaticus* постоянно встречается на берегу, проективное покрытие этого вида составляет 7%. Виды пушицы не имеют строгой приуроченности к опреде-

ленным зонам водоема: они встречаются и в воде, вдали от берега, и в прибрежной зоне. Покрытие *Eriophorum vaginatum* составляет 10%, *E. gracile* не превышает 7%.

У осок выделено 5 вариантов жизненных форм (использовали классификацию жизненных форм, разработанную Ю. Е. Алексеевым).

1. Длиннокорневищные растения с простыми годичными побегами. Осоки этой группы преобладают во флоре озера. Наиболее многочисленными являются *Carex acuta* и *C. riparia*, проективное покрытие этих видов составляет по 15%, на долю *C. rostrata* приходится около 7%, *C. vesicaria*, *C. nigra* и *C. hirta* представлены незначительно — менее 1%. Осоки этой группы образуют многочисленные дерновины из апо- и косоапогеотропных побегов, соединенные относительно длинными диагеотропными корневищами. У большинства из рассматриваемых осок отмечены дициклические побеги: в первый год жизни они являются вегетативными, а во второй — репродуктивными. Только у *C. vesicaria* формируются озимые моноциклические побеги, развитие которых начинается осенью прошедшего года.

2. Осоки, формирующие истинные дерновины. Были отмечены 2 вида осок этой группы — *C. contigua* и *C. elongata*. Дерновины их образованы прямостоячими внутривлагалищными побегами. Для *C. elongata* характерные дициклические побеги, покрытие этого вида составляет примерно 5%. *C. contigua* формирует моноциклические побеги, ежегодно развивающие весной генеративные побеги. Осока соседняя имеет незначительное участие во флоре — около 1%.

3. Осоки, формирующие ложные дерновины. *C. diandra* образует апогеотропные вневлагалищные побеги, соединенные укороченными корневищами. Участие во флоре незначительное — менее 1%.

4. Кочкообразующие осоки. Данная жизненная форма формируется у *C. elata*. Образующиеся вневлагалищные апогеотропные побеги являются дициклическими, покрытие около 1%.

5. Столонокорневищные осоки. *C. chordorrhiza* формирует вневлагалищные дициклические удлинённые лежащие побеги. Приурочена к сплавинам, участие незначительное — менее 1%.

В целом все осоковые флоры оз. Большое Моховое ежегодно массово цветут.

Вследствие химического загрязнения флора Круглого озера претерпела существенные изменения: резко сократилось ее видовое разнообразие, а также количественное участие особей. Произошло резкое уменьшение площади покрытия водоема, оно не превышает 20% (покрытие оз. Большое Моховое составляет около 70%). В водах Круглого озера полностью отсутствуют гидрофиты из отдела цветковых, а среди прибрежных растений преобладают осоковые. Для *Scirpus sylvaticus* отмечено только одно местообитание, где проективное покрытие этого вида не превышает 10%; виды пушицы выпали из состава флоры, сократилось видовое разнообразие осок.

Как показали наши исследования, химическое загрязнение водоема не вызвало смены жизненных форм у осок. В водоеме преобладают длинокорневищные и дерновинные осоки с дициклическими побегами: *C. acuta*, *C. riparia*, *C. nigra* и *C. hirta*, *C. elongata*; в виде кочек редко встречается *C. elata*. Из состава сообщества полностью выпали осоки, формирующие моноциклические побеги: *C. contigua* и *C. limosa*.

Произошла четкая дифференциация осок по приуроченности к различным частям водоема: *Carex acuta* выступает основным доминантом в воде, вдали от берега; *C. riparia* доминирует в воде близ берега; в прибрежной части доминирует *C. elongata*; *C. nigra* и *C. hirta* встречаются только на песчаном берегу.

Химическое загрязнение отразилось и на развитии осок. За все годы наблюдений ни один из отмеченных видов не цвел массово: цветение или отсутствовало совсем или цвели единичные особи. На наш взгляд это связано с тем, что формирующиеся в первый год развития вегетативные побеги в условиях химического загрязнения имеют неполный цикл развития и отмирают, не вступая в репродуктивную фазу.

## О ВОЗОБНОВЛЕНИИ ВОДОКРАСА ОБЫКНОВЕННОГО *HYDROCHARIS MORSUS-RANAE* L.

Д. Ю. Петухова

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

Водокрас обыкновенный — это летне-зеленый стolonно-верхнерозеточный вегетативный однолетник, плавающий, турионовый с ранней специализированной морфологической дезинтеграцией. В. А. Тетерюев (1938) описал опыты, демонстрирующие физиологические аспекты развития водокраса обыкновенного. Целью нашего исследования было изучение морфологии и биологии *Hydrocharis morsus-ranae* L. в осенне-зимне-весенний период.

Для этого в августе 2002 г. в природе были взяты особи водокраса обыкновенного и помещены в аквариум. Они представляли собой систему симподиально нарастающих розеточных побегов, у которых побеги  $n+3$  и  $n+4$  порядков были представлены турионами. К середине сентября все вегетативные части рамет отмерли, а зимующие почки (турионы) опустились на дно. Сверху турион покрыт крупной пленчатой чешуей, сросшейся на верхушке. Под ней — парные чешуи, охватывающие стебель. На каждую пару чешуй приходится один зачаток листа, дифференцированный на черешок и листовую пластинку. Как правило, в турионе различимы три листа, чередующиеся с полупрозрачными чешуями. В основании листьев видны булавовидные образования — зачатки столонов. Далее — конус нарастания.

Оказалось, что турионы водокраса полярны и расположены вертикально, длинная ось их перпендикулярна поверхности субстрата. В верхней части находится почка возобновления. В течение зимы увеличивается число зачаточных органов почки, происходит их рост.

Все опустившиеся турионы успешно перезимовали. На дне аквариума они находились до февраля 2003. 10 февраля первые турионы всплыли на поверхность воды. Всплывающие особи имеют разное строение. Одни морфологически не меняются и всплывают в виде турионов. В цитоплазме их клеток обнаружены капли масла, образующиеся, по-видимому, в результате ферментативного превращения крахмала (Лотова, 2001). В результате этого удельная масса растения уменьшается, и они поднимаются на поверхность. Другие особи представлены розеточными побегами, с двумя листьями срединной формации.

Они развиваются следующим образом. Вегетация начинается с расхождения полупрозрачных чешуй, которые защищали почку снаружи. В пазухе второй чешуи находится лист с редуцированной листовой пластинкой. Он не развивается и отмирает довольно рано вместе с чешуей. Из пазухи четвертой чешуи выходит настоящий лист срединной формации. Чешуи располагаются друг относительно друга под углом  $120^\circ$  и, по-видимому, уравнивают розеточный побег в пространстве, так как корни на этот момент пока не сформировались. Корни длиной 1 см у развивающихся особей в этот период мы наблюдали только на 8—10 день. Сначала они голые. Корневые волоски становятся хорошо заметными на корнях, длина которых превышает 3 см. Скорость нарастания корней очень велика — 1—1,5 см в сутки. На десятый день на некоторых побегах  $n$ -ого порядка в пазухах третьего листа становятся видимыми столоны с почкой, заложенные, как указывалось, еще с осени. Особь непосредственно переходит к образованию симподия.

При длине единственного междоузлия побега замещения в 1 см, длина почки на его конце составляет 0,5 см. У этого бокового побега на данном этапе есть корень длиной



0,2 см. В отличие от материнского розеточного побега, корень у этого побега появляется до выхода листьев из почки. Если для розеточного побега  $n$ -ого порядка характерно образование корней из тканей междоузлия, у этих побегов корни формируются из ткани узла еще при закрытых почечных чешуях. Только после образования корня, появляется первый зеленый лист срединной формации. По-видимому, этот корень у побегов замещения выполняет функцию органа равновесия. Почка содержит три чешуи, зачаток одного листа и хорошо выраженный конус нарастания.

На 15—17 день развития особи из пазушной почки пятого листа материнского побега закладывается еще один побег замещения.

Таким образом, после периода покоя на поверхность водоемов всплывают безлистные турионы или турионы олиственные: с 2—3 листьями срединной формации. Преобладает второй тип побегов возобновления. При этом стебель и верхушечная почка находятся в воде, а на поверхности — лишь листовые пластинки. По-видимому, во всплывании особей водокраса обыкновенного большую роль играет не только уменьшение удельной массы туриона, но и выталкивающая сила воды.

#### Список литературы

- Лотова Л. И.* Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 528 с.  
*Тетерюев В. А.* Методика эксперимента по физиологии растений. М.: Учпедгиз, 1938. 136 с.

---

УДК 581.526.3 (470.324)

### МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ВОДОЁМОВ Р. ХОПЁР

**Е. В. Печенюк**

Хопёрский государственный природный заповедник  
397418 Воронежская обл., Новохопёрский р-н, с. Варварино

Мониторинг высшей водной флоры и растительности пойменных водоёмов Хопёрского заповедника осуществляется сочетанием методов, позволяющих оценить их изменения на различных пространственных уровнях. При инвентаризации водного фонда в 70-е, 80-е и 90-е годы для каждого водоёма составлены списки гидрофитов с указанием обилия каждого вида по шкале: 1 — вид встречается в водоёме единично; 2 — образует небольшие заросли; 3 — вид доминирует по площади в водоёме; проведены описания сообществ и их распространения по водоёмам. Получен сравнительный материал по частоте встреч, способности доминировать, значимости и распространению каждого вида и формации по озёрам. По результатам инвентаризации растительности составлена картографическая модель распространения формаций гидрофитов по заповеднику.

Ежегодное глазомерное, схематическое, крупномасштабное картографирование зарастания пойменных водоёмов расположенных в различных участках поймы, позволило выявить закономерности формирования растительного покрова в процессе развития стариц р. Хопёр: от отделения излучины русла, до отмирания в различных формах. На основе картографирования высшей водной растительности пойменные водоёмы разделены на типы с направленным и циклическим сукцессионным процессом. Выделены стадии циклического зарастания стариц (инициальная, прогрессивного зарастания, стагнации, деградации) при изменении гидро-климатических условий, позволяющие по разработанным признакам оценивать состояние растительности водоёмов в любой период наблюдений. Крупномас-

штабное картографирование показало гетерогенность сукцессионного процесса в пределах ложа каждого водоёма, позволило выделить местообитания с направленным или циклическим процессом, оценить относительную скорость процесса и смещение центров наибольшей динамичности по мере развития старицы и в зависимости от прохождения потоков воды через водоём при весенних паводках (Печенюк, 1997а).

Ежегодное описание растительности постоянных ленточных трансект (Печенюк, 1997б) позволило рассчитать коэффициенты сходства и динамичности видового состава различных сообществ гидрофитов, выявить динамику встречаемости, проективного покрытия, положения видов по градиенту глубины, видовой насыщенности 1 м<sup>2</sup> площадок и сделать выводы о длительности удержания местообитаний различными видами гидрофитов.

#### Список литературы

Печенюк Е. В. Гетерогенность сукцессионного процесса в пойменных водоёмах Хопра // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов (тез. докл). Воронеж, 1997а. С. 84—85.

Печенюк Е. В. Описание ленточных трансект — экспресс-метод оценки состояния травяной растительности // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем: Матер. Междунар. симпозиума. Оренбург. 1997б. С. 82—83.

---

УДК 581.526.3 (470.324)

### ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ *TRAPA NATANS* L. В ВОДОЕМАХ ПОЙМЫ Р. ХОПЁР

Е. В. Печенюк, Н. А. Родионова

Хопёрский государственный природный заповедник  
397418 Воронежская обл., Новохопёрский р-н, с. Варварино

В Хопёрском заповеднике водяной орех (*Trapa natans* L.) обитает в 6 притеррасных, пойменных водоёмах. Мониторинг состояния его популяций в отдельных водоёмах был начат в 1987 г. Е. В. Печенюк (Печенюк, 1989), с 1991 г. продолжен Н. А. Родионовой. Оценка состояния водяного ореха проводится в последней декаде августа: обследуется каждый водоём, где вид произрастает, зарисовывается схема размещения скоплений, при низкой численности ведется подсчет всех найденных особей. По мере осмотра водоёма проводится описание сообществ гидрофитов, в составе которых обнаружен водяной орех, измеряется диаметр розеток листьев, подсчитывается число крупных, вызревших или близких к созреванию плодов и число мелких размером до 2 см, вызревание которых сомнительно. Заносятся сведения об изменении окраски листьев, продолжении цветения, осыпании плодов, повреждении листьев вредителями. При обработке данных для «Летописи природы» рассчитываются средние показатели диаметра розеток листьев, числа крупных и мелких плодов для каждого из обследованных водоёмов. Полученные данные подтверждают асинхронность обилия этого вида в различных водоёмах (Печенюк, Радькова, 1995), и ежегодные различия его жизненного состояния.

Например, в оз. Чиганак обследуется мелководная (глубиной 60 см) часть озера, с мозаичным покровом роголистника погружённого, рдеста блестящего, урути колосистой, наяды большой, рдеста плавающего. В 1986 г. водяной орех образовывал в озере большие заросли, а в 1997 г. мы обнаружили всего 7 особей. В 2002 г. вид встречался скоплениями до 300 особей с проективным покрытием до 60%. Средний диаметр розеток листьев водяного ореха за 1991—2002 гг. колебался от 8,3±1,0 см (1997 г.), до 18,1±0,7 см (2002 г.).

Максимальный диаметр розеток листьев — 32 см (1998 г.). Самое слабое плодоношение отмечено в многоводном 1994 г. — количество крупных плодов не превышало 1 плод на плодоносящую розетку, в среднем составляло  $0,1 \pm 0,06$ . В 2002 г. плодоношение было наибольшим —  $3,4 \pm 0,2$ , до 10 плодов на 1 плодоносящую особь.

Таким образом, затрачивая 1—2 дня на осмотр каждого водоёма, ежегодно получаем материал по численности водяного ореха, размещению его скоплений, условиям произрастания (глубине, сопутствующим видам), данные по максимальному и среднему диаметру розеток листьев, количеству крупных и мелких плодов.

### Список литературы

Печенюк Е. В. Современное состояние водяного ореха в Хопёрском государственном заповеднике // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР. М., 1989. С. 153—154.

Печенюк Е. В., Радькова Н. А. Динамика численности водяного ореха в пойменных водоёмах Хопёрского заповедника // Проблемы изучения и охраны природных комплексов (тез. докл.). Воронеж, 1995. С. 42—44.

---

УДК 581.526.3 (470.324)

## РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОДОЁМОВ ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЧЕРНООЛЬШАНИКОВ

Н. А. Родионова

Хопёрский государственный природный заповедник  
397418 Воронежская обл. Новохопёрский р-н, с. Варварино

В черноольховых лесах Хопёрского заповедника имеются протоки с постоянным течением шириной от 10 до 50 м, глубиной до 70 см, водоёмы длиной до 600 м, шириной до 100 м в глубине крупных массивов черноольховых лесов, и притеррасные озёра длиной до 900 м, шириной до 100 м, окружённые узкой полосой ольшаников. В протоках водная растительность представлена зарослями манника большого с нижним ярусом из ряски трёхдольной и ряски малой. В водоёмах, расположенных в глубине крупных массивов ольшаника, вдоль берегов формируются заросли манника большого, тростника южного, рогозов узколистного и широколистного шириной до 10—12 м, в центре растительность состоит из пятен кубышки жёлтой и комплексных сообществ с доминированием водокраса обыкновенного, многокоренника обыкновенного, рясок малой и трёхдольной. Некоторые из водоёмов находятся в стадии перехода в тростниковые болота: заросли тростника южного и, реже, ежеголовника прямого занимают всю акваторию озера, местами остаются фрагменты зарослей роголистника погружённого с пятнами рясковых, рдеста плавающего и водокраса обыкновенного.

Малые по площади или узкие водоемы, сильно затененные высокополнотными насаждениями ольхи чёрной, имеют упрощённый растительный покров с доминированием многокоренника обыкновенного, рясок малой и трёхдольной. Кубышка желтая, роголистник погруженный, пузырчатка обыкновенная, ежеголовник прямой, стрелолист стрелолистный, манник большой, рогоз широколистный встречаются единично или небольшими клонами. В крупных, притеррасных озерах вдоль берегов развиваются пояса тростника южного, рогоза узколистного и рогоза широколистного, манника большого, встречаются ежеголовник прямой, частуха подорожниковая, сусак зонтичный, стрелолист стрелолистный, глубже — пятна камыша озерного, ежеголовника всплывшего. В засушливые годы на обсыхающих прибрежьях доминируют омежник водный и жерушник земноводный. Вдоль

пояса гелофитов образуют большие заросли и пояса кубышка желтая, кувшинка белоснежная, телорез обыкновенный, водокрас обыкновенный, рдест плавающий, роголистник погруженный, покров рясок и многокоренника обыкновенного остаётся в защищённых от ветра местообитаниях или занимает всю центральную часть озера. Появляются сообщества с доминированием рдеста блестящего, в отдельные годы в число доминантов входит сальвиния плавающая.

---

УДК 581.526.3 (571.12)

## НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕТКИ О ФЛОРИСТИЧЕСКОМ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ ВОДНЫХ МАКРОФИТОВ СУРГУТСКОГО РАЙОНА

Е. А. Романова

Сургутский государственный университет, кафедра экологии.  
E-mail: romanov\_eugene@mail.ru

Исследования проводились в июне—августе 2002 г. на территории Сургутского р-на. На выбранных ключевых участках проведены описания водной растительности, на основании которых были сделаны выводы о флористическом и фитоценотическом разнообразии водоемов. Обследовано 28 водоемов (17 в окрестностях г. Лянтор, 11 — окрестности Сургута). Из них: 7 — озера; 5 — протоки, реки; 8 — болота, топи; 8 — различные затопления на территории поймы. В основу изучения водной растительности положена эколого-физиономическая классификация (Воронов, 1973; Работнов, 1978; и др.) исходя из которой, на территории Сургутского р-на существует тип континентальной макрофитной растительности, к которому относится подтип пресноводной растительности.

Согласно терминологии И. М. Распопова (1985), водные растения обследованных водоемов относятся к трем экологическим группам: гидатофиты, плейстофиты, гелофиты. Кроме того, при проведении работ, отмечались также и все прибрежно-водные растения, входящие в сообщества гидрофитов. Водную макрофитную растительность в районе г. Лянтор составляют 43 вида относящихся к 34 родам из 23 семейств. Доминирующими семействами являются *Cyperaceae* (9 видов), *Ericaceae* (6 видов). По три вида отмечено в семействе *Poaceae*. По два — в семействах: *Equisetaceae*, *Lamiaceae*, *Primulaceae*, *Juncaginaceae*, *Rosaceae*, *Umbelliferae*. По одному виду встречается в 13 семействах: *Menyanthaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Potamogetonaceae*, *Typhaceae*, *Onagraceae*, *Compositae*, *Alismataceae*, *Araceae*, *Lemnaceae*, *Lentibulariaceae*, *Rubiaceae*, *Vacciniaceae*, *Empetraceae*. Растительность представлена в основном гелофитами, из которых доминируют: *Carex vesicaria* L. (в 11 ассоциациях), *Eriophorum polystachion* L. (8 ассоциаций), *E. vaginatum* L. (6 ассоциаций), *Juncus filiformis* L. (6 ассоциаций). Плейстофиты отмечены двумя видами — *Lemna minor* L. и *Potamogeton gramineus* L. Гидатофит представляет единственный вид — *Utricularia vulgaris* L. Все встреченные макрофиты относятся к ацидобионтам т.к. произрастают при pH в диапазоне 3,4—6,5.

При анализе водной флоры окрестностей Сургута выявлено 43 вида растений из 35 родов, относящихся к 20 семействам. Доминируют семейства *Cyperaceae* (7 видов) и *Ranunculaceae* (5 видов). По три вида в *Umbelliferae*, *Boraginaceae*, *Polygonaceae*, по два — в *Alismataceae*, *Potamogetonaceae*, по одному — в *Equisetaceae*, *Brassicaceae*, *Rubiaceae*, *Lamiaceae*, *Sparganiaceae*, *Callitrichaceae*, *Lythraceae*, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lentibulariaceae*, *Primulaceae*, *Typhaceae*. Основная доля видов (38) при-

ходится на гелофиты. Плейстофиты представлены *Lemna minor*, *Potamogeton gramineus* и *Hydrocharis morsus-ranae* L., гидатофиты — *P. perfoliatus* L. и *Utricularia vulgaris*.

Подсчитана парциальная активность видов. Большинство видов не активны. К видам с низкой активностью (в среднем 0,04) относятся: *Oxycoccus palustris* Pers. s.l., *Ledum palustre* L., *Eriophorum polystachion*, *E. vaginatum*, *Juncus filiformis*, *Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. acuta* L., *C. vesicaria*, *C. aquatilis* Wahlenb.

#### Список литературы

- Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 383 с.  
Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.  
Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.

---

УДК 581.48

### О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ КУБЫШКИ ЖЕЛТОЙ — *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH (*NYMPHAEACEAE* SALISB.)

Н. П. Савиных, И. А. Пестова

Вятский государственный гуманитарный университет  
г. Киров, ул. Ленина, 198, каф. ботаники

При изучении строения растений сформировалось много разных подходов к характеристике и классификации жизненных форм. Жизненные формы характеризуются своеобразным внешним обликом, присущим взрослым особям вида, исторически и онтогенетически сформировавшимся в результате роста и развития в определенных условиях среды и отражающим приспособленность растения ко всем этим условиям (Серебряков, 1962). Все жизненные формы обладают определенными чертами габитуса, отражающими сходные приспособления к определенному образу жизни в конкретных экологических системах. Жизненная форма — приспособление ко всему комплексу внешних условий биогеоценоза, а экологическая группа — совокупность организмов, обладающих сходными приспособлениями к одному фактору среды. Таким образом, условия экотопа непосредственно влияют на структурные особенности растения, его развитие и в первую очередь — на способ образования побегов и их систем. Поэтому биоморфа во многом определяется особенностями побегообразования, для характеристики которых в последние десятилетия разработано понятие о моделях побегообразования. Это лишь один из признаков жизненной формы (Серебрякова, 1987).

Наименее изучены с позиций жизненных форм и моделей побегообразования водные и прибрежно-водные растения. Характеристику жизненных форм и классификацию водных растений обычно проводят с учетом их взаимоотношений со средой, особенно с положением их тела относительно уровня воды. Поэтому при характеристике обычно указывается их экологическая группа по отношению к воде и другим факторам. При этом имеется в виду не просто жизненная форма как габитус, а экобиоморфа. Классификация экобиоморф успешно разработана Б. Ф. Свириденко (2000).

Нами для характеристики жизненных форм предлагается использовать следующие признаки: число плодоношений, длительность жизни особей, степень вегетативной подвижности, степень воздействия особи на среду обитания, длительность жизни надземных осей, тип морфологической дезинтеграции, ее время и степень, тип подземных органов,

длительность жизни листьев у многолетников, количество генераций листьев и их тип, тип побега по длине междоузлий и по положению в пространстве, тип соцветия с позиции синфлоресценции, модель побегообразования, положение почек возобновления в пространстве по Raunkiaer.

При таком подходе будут учтены все морфологические особенности растений и исключена необходимость уточнения их экологической группы по отношению к воде. Уже в самой характеристике растений будет указано расположение их ассимилирующей поверхности.

Цель исследования: изучение структурной организации кубышки желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith). Данное сообщение посвящено изучению строения взрослых генеративных особей в фазе цветения.

Кубышка желтая — травянистое многолетнее растение. В подземной сфере — эпигеогенное, толстое (до 15 см в диам.), длинное, ветвистое, плотно прикрепленное придаточными корнями к субстрату. Растению присуща гетерофиллия — разнолистность. Подводные листья сердцевидно-стреловидные, тонкие, полупрозрачные, волнистые по краю, что препятствует разрыву, с коротким черешком. Они формируются в весеннее время или зимой в незамерзающих водоемах. Плавающие листья овально-сердцевидные, с длинным черешком, по краю цельные, толстые и кожистые. Цветки одиночные, крупные (4—6 см в диаметре), актиноморфные, на длинных цветоножках. Околоцветник двойной: чашечка 5—6-листная желтая, которая замещает по функции редуцированные листья; венчик многолепестный (13—15 лепестков), короче чашелистиков (Еленевский, 2000). Тычинки многочисленные, спирально расположенные и переходящие в лепестки. Гиницей простой, синкарпный. Плоды — синкарпии, многосемянные, плавающие в слизи после созревания. Цветет с июня по август (Гуленкова, 1982).

Распространена *Nuphar lutea* в Арктике, Европе, Средней Азии, на Кавказе, в Дагестане, Западной Сибири, Восточной Сибири (Комаров, 1937). Растет в озерах, старицах, заводях рек, верховьях заливов и водохранилищ, в стоячих водах и медленно текущей воде на глубине 80—180(200) см.

Материал для исследования собирался с июня по сентябрь 2002 г. на оз. Куприха Котельничского р-на Кировской обл. Корневища кубышки желтой прочно соединены с грунтом за счет придаточных корней, поэтому их приходилось срезать ножом по морфологически нижней стороне или, медленно покачивая, вытягивать из ила. Сборы проведены на глубине 0,5—0,7 м, т. к. меньшая глубина не является оптимальной для вида. Особи отбирали в различных фазах онтогенеза, генеративные — при наличии сформировавшихся органов взрослой особи (подводных и плавающих листьев, цветков). При полевых исследованиях и лабораторной обработке материала использовали сравнительно-морфологический и онтогенетический методы, рассматривали отдельные структуры с помощью МБС-9.

В ходе исследования установлено следующее.

Для кубышки желтой кроме вегетативного размножения характерно и семенное. Из семени прорастает растение с укороченным побегом, на котором располагаются два сердцевидных листа на длинных черешках (16—25 см), и мочковатой корневой системой. В дальнейшем в течение нескольких лет формируется эпигеогенное корневище. В первые годы корневище нарастает очень медленно и на нем образуется много корней. Корни бывают двух типов: одни толстые (3—3,5 мм в диаметре), гладкие; другие — тонкие и ветвящиеся. Обильное развитие корней на корневищах связано с тем, что вегетативные органы растения недостаточно сформированы, поэтому питательные вещества растение получает, видимо, в основном из грунта. На последнем годичном приросте корни не образуются. Кроме корней на корневище формируются черешковые листья. Они отмирают каждый год, с образованием рубцов ромбовидной формы. С каждым листовым основанием связано 3 сильно ветвящихся корня, которые отпадают позднее отмирания листьев и формируют рядом с рубцами листьев 3 корневых рубца. В первые 5—6 лет, судя по листовым рубцам, длина которых очень мала (2—5 мм), междоузлия очень короткие — 1—2 мм. На 7—8 год

размер рубцов увеличивается до 4—7 мм, а расстояние между ними до 5—12 мм. Диаметр корневища достигает 17—24 мм.

Годовые приросты определяют по диаметру корневища. В начале вегетационного периода и в конце диаметр его уменьшается. Поэтому корневище имеет «четкообразную форму». Первый вегетативный участок образован 4—6 метамерами, а пазушные почки находятся в состоянии покоя. После вегетативного участка осеннего годичного прироста побега располагается вегетативно-генеративная зона. Второй вегетативный участок формируется весной из остатков метамеров почки. Таким образом, каждый вегетативный участок годичного побега — совокупность осеннего и весеннего приростов — развивается в течение 2 лет. В начале годичного прироста образуется 2—3 подводных листа.

Таким образом, корневищу свойственна метамерность, т.е. хорошо различаются годовые приросты. Их можно выделить по листовым рубцам, сужению на границах прироста и наличию одного или двух цветоносов у зрелых генеративных особей. Годичный прирост — это совокупность 2 вегетативных и вегетативно-генеративной зон, являющихся по существу фрондозной интеркалярной кистью. При этом генеративной сфере предшествует обильное развитие вегетативной сферы. Данные корневища являются зрелыми (имеют достаточное количество питательных веществ для вегетации и цветения), корни характеризуются низким обилием, но большими размерами в диаметре (6—7 мм).

На верхушке корневища располагается ассимилирующий, розеточный побег из черешковых плавающих и подводных листьев, развивающихся из почки возобновления.

Через несколько лет растение переходит в генеративное состояние. Молодые генеративные растения пока не обнаружены. Генеративные растения определяются по наличию округлых рубцов, образующихся при опадании цветоножек.

Моноподиальное нарастание корневища обеспечивается почкой возобновления. Она состоит из удлиненного и узкого апекса, листовых и генеративных зачатков. Почка возобновления бывает двух типов: вегетативные почки содержат листовые зачатки, вегетативно-генеративные еще и зачатки цветков. Зачатки окружены пучками разветвленных волосков (почечная чешуя), которые являются видоизмененными пленчатыми листьями. Конус нарастания моноподиально нарастающих корневищ плотно защищены подводными листьями и черешками плавающих листьев и цветоножек.

Листья отмирают во второй половине вегетационного периода. После отмирания листьев побег становится эпигеогенным корневищем. Оно плоское, на изломе белого цвета, а снаружи желтовато-зеленое с многочисленными светло-коричневыми рубцами, имеет билатеральное строение: от морфологически верхней стороны отходят листья и цветоножки, а от нижней — придаточные корни.

Корневище выполняет, в основном, функцию запаса питательных веществ и вегетативного разрастания.

Таким образом, можно сделать следующие выводы:

1. Модель побегообразования кубышки желтой — моноподиальная розеточная (по Серебряковой, 1977);
2. Особенности морфологии как адаптации к водной среде:
  - 2.1. Корневище плоское, билатеральное, с хорошо выраженными годовыми приростами.
  - 2.2. Гетерофиллия: подводные и плавающие листья.
  - 2.3. Летне-зимнезеленость.
  - 2.4. Корневище — орган вегетативного размножения и запаса питательных веществ.
3. Жизненную форму кубышки желтой на основе выше изложенного можно определить так: летнезимнезеленый, неявнополицентрический с розеточными ползучими плавающими побегами и интеркалярными соцветиями многолетник; вегетативно подвижный поликарпик; с неспециализированной поздней морфологической дезинтеграцией, образованный по моноподиально-розеточной модели гидрофит с эпигеогенным корневищем.

### Список литературы

- Гуленкова Н. М. Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 124 с.  
Еленевский А. Г. Ботаника высших или наземных растений. М.: Академия, 2000. С. 235—237.  
Комаров В. Л. Сем. Кувшинковые — *Nymphaeaceae* DC. // Флора СССР. Л.—М.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 2—14.  
Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 196 с.  
Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.  
Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 3—19.
- 

УДК 581.9 (571.642)

### РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ВОДОЕМОВ О. САХАЛИН

А. А. Таран

Сахалинский ботанический сад ДВО РАН  
693023 г. Южно-Сахалинск, ул. Горького, 25. E-mail: sbg@sakhmail.ru

Флора о. Сахалин насчитывает около 1500 видов сосудистых растений, из которых 152 вида можно отнести к водным и околоводным (по личному сообщению японского ботаника Томоко Фукуда летом 2001 г., в старице у р. Лютога был найден новый для Сахалина гидрофит — *Potamogeton cristatus* Regel et Maack). В связи с обилием на острове водоемов различного типа, начиная от закрытых мелководных заливов и озер лагунного происхождения, до большого количества рек, стариц и пресноводных озер, такие виды как *Zostera marina* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha latifolia* L., *Potamogeton natans* L., *Sagittaria natans* Pall., *Eleocharis kamtschatika* (C. A. Mey.) Kom., *Cicuta virosa* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Calla palustris* L., часто являются фоновыми, образуя обширные заросли. Наряду с этим в водоемах Сахалина отмечены и достаточно редкие виды, в том числе включенный в Красную книгу *Isoetes asiatica* (Makino) Makino. Это редкое водное споровое растение известно также из нескольких пунктов на п-ве Камчатка, единично отмечалось о-вах Парамушир и Итуруп, произрастает в двух озерах расположенных у границы Сихотэ-Алинского заповедника (Приморский край). За пределами России встречается только в Японии. До недавнего времени на Сахалине полушник азиатский отмечался только в одном из, так называемых «теплых», озер Корсаковского р-на вблизи побережья Охотского моря. Сотрудниками Сахалинского ботанического сада этот редкий вид был обнаружен в оз. Айруп на побережье залива Мордвинова, в оз. Лебяжье вблизи мыса Менапуцы, а также в оз. Мал. Чибисанское на побережье залива Анива. Во всех озерах, которые отличаются достаточно чистой и прозрачной пресной водой, полушник был найден в 2—7 м от берега на небольшой глубине, в хорошо освещенных и прогреваемых солнцем местах с илистым дном. Из известных местонахождений *Isoetes asiatica* три расположены у побережья Охотского моря, одно — близи Японского моря. Все озера имеют лагунное происхождение, но в настоящее время они находятся на расстоянии не менее 300 м от моря, расположены выше его уровня и поэтому хорошо изолированы от морской воды. Характерно, что все указанные водоемы сосредоточены в юго-восточной части Сахалина, в пределах Тонино-Анивского п-ва.

Достаточно редко на острове встречается и *Nuphar pumila* (Timm) DC. — водное растение с плавающими листьями. Единичные местонахождения этого вида разбросаны по всему острову — от п-ва Шмидта на севере, до залива Анива на юге, и приурочены к пресно-



водным озерам, расположенным близи побережья Татарского пролива, Японского и Охотского морей. По одному местонахождению известно из стариц крупных рек Поронай и Тымь. По всему ареалу, в пределах Сахалина, кубышка малая представлена малочисленными популяциями.

Значительно чаще на острове встречается другое многолетнее водное растение — *Nymphaea tetragona* Georgi. Этот вид отмечен во многих водоемах Охинского района, в озерах расположенных вдоль побережья Татарского пролива и в старицах по всей пойме р. Тымь. На юге Сахалина кувшинка четырехгранная была найдена только в оз. Мал. Чибисанское вблизи от побережья залива Анива. В последние годы для вида отмечено резкое сокращение числа местообитаний, а в сохранившихся — уменьшение численности. Особенно это характерно для северной части острова, где сосредоточена большая часть местонахождений. Интенсивная разработка нефтяных и газовых месторождений нередко приводит к уничтожению или загрязнению местообитаний кувшинки. Для сохранения нормальной численности вида необходимы дополнительные меры охраны.

Только на юго-востоке острова, в Корсаковском р-не, в небольших временных водоемах, отмечался редкий однолетник из семейства толстянковых — *Tillaea aquatica* L. Распространение этого оригинального растения, а также особенности его биологии и экологии требуют дополнительного изучения.

Полушник азиатский, кубышка малая, кувшинка четырехгранная и тиллея водяная постановлением администрации Сахалинской области в 2003 г., наряду с еще 177 видами сосудистых растений, включены в Красную книгу островной области. Так как указанные виды не встречаются на особо охраняемых природных территориях Сахалина, для их сохранения потребуются создание дополнительных заказников и памятников природы. Необходим также постоянный контроль за состоянием популяций этих растений. *Nuphar pumila* и *Nymphaea tetragona*, как декоративные растения, заслуживают введения в культуру.

Приводившаяся ранее японским ботаником Ш. Сугаварой (1939) для Сахалина кубышка японская (*Nuphar japonica* DC.), по-видимому, на острове не встречается. Известные отечественные ботаники Н. Н. Цвелев (1987) и С. С. Харкевич (1988) считали указание кубышки японской для Сахалина сомнительным. Наши поиски этого вида в природе и его гербарных образцов в гербарии музея Хоккайдского университета, где сосредоточены основные сборы японских ботаников с Сахалина, успехом не увенчались.

---

УДК 581.9 (574)

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВОДНЫХ ЦЕНОФЛОР ЗАПАДНО-КАЗАХСТАНСКОЙ СТЕПНОЙ ПРОВИНЦИИ

Н. В. Шадрина

Институт ботаники и фитоинтродукции МОиН РК  
Казахстан, г. Алма-Ата, ул. Тимирязева, 36 Д. E-mail: ibf@mail.ru

В настоящей статье приводится сравнительный анализ, основанный на результатах обработки экспедиционного материала и обобщения литературных данных (Флора..., 1956—1966; Материалы..., 1964—1977; Доброхотова и др., 1982; Свириденко, 2000). Полевые исследования проводились в 1996—2001 годах по рекам: Иргиз (5 точек); Большая Хобда и ее притоки (9 точек); Илек (3 точки); пресного озера Карасу (пойма р. Большая Хобда); пресного и соленого озер (пойма р. Тургай) и Урала с притоками (10 точек).

Западно-Казахстанская степная провинция рассматривается нами согласно ботанико-географическому районированию Казахстана по Б. А. Быкову (1975). Она простирается в пределах территорий Уральской, Актюбинской, Кустанайской и Тургайской областей. С запада и севера исследуемый регион граничит с Россией, с востока граница проходит по Тургайскому прогибу, с юга ограничена Приаральскими песками. Поверхностными и грунтовыми водами исследуемый регион сравнительно небогат.

Река Урал является главной водной артерией западной части исследуемого региона. Она пересекает транзитом всю территорию с севера на юг, имеет довольно обширную долину, с хорошо развитой поймой. На всем протяжении поймы пересечена протоками, староречьями и старицами. Значительная часть ее занята лиственным лесом и кустарником. Урал — типично равнинная река преимущественно снегового питания. Имеет большое число рек-притоков: Чаган, Быковка, Орь, Илек, Ембулатовка, Утва, Бурла и др.

Центральная часть Западно-Казахстанской степной провинции является местом истока большинства рек: Хобда, Иргиз, Илек, Уил, Орь. Крупные реки, берущие свое начало с западных склонов Мугоджарских гор, являются притоками Урала, Каспийского моря или теряются в Прикаспийской низменности. С восточного склона Мугоджар начинается единственная крупная река Иргиз (с множеством маловодных, нередко пересыхающих правых притоков), впадающая в р. Тургай недалеко от ее устья. Имеются два истока р. Кара Хобда и р. Сары Хобда, которые, сливаясь, образуют реку Большая Хобда (р. Хобда). Это небольшая река, впадающая на границе с Россией в р. Илек.

Восточная часть исследуемой территории орошается р. Тургаем, которая начинается в отрогах Улутауских гор системой Тургаев (Сары-Тургай, Кара-Тургай); в пределах Тургайских ворот Тургай образует ряд протоков и серию проточных и полупроточных озер и заканчивается за пределами области. В многоводные годы Тургай озерными разливами соединяется с р. Иргизом и впадает в бессточное оз. Челкар-Тенгиз. Значительной рекой северо-восточной части региона является Тобол. Она начинается с отрогов Южного Урала и протекает по исследуемой территории в своем верхнем течении. Имеет ряд притоков: Шортанды, Синташта, Аят, Тогузак и Убаган.

Реки Урал, Тобол и Тургай в течение всего года имеют пресную воду, остальные реки (к концу лета) — солоноватую (Хобда, Иргиз). В летний период многие реки на перекатах пересыхают, течение в них прекращается, русла разбиваются на отдельные плесы с соленой водой, малые же водотоки пересыхают полностью. Сток в реках при обильных осадках возобновляется в сентябре—октябре, а в засушливые годы — лишь весной следующего года.

Исследуемый регион располагается в пределах 3 растительных зон:

1. лесостепная — представлены р. Урал и р. Тобол;
2. степная — р. Тургай;
3. сухих степей — р. Хобда и р. Иргиз.

При флористических исследованиях возникает необходимость сравнения регионов между собой или построить матрицу сравнения видового состава различных флор. Для оценки сходства по видовому составу водных ценофлор применяется коэффициент Жаккара в видоизменении Л. И. Малышева (1972):

$$Kj-m = 3c - (a + b) / (a + b) - c$$

где  $a$  и  $b$  — числа видов в сравниваемых ценофлорах,  $c$  — число общих видов. Значения коэффициента меняются от +1 до -1. При  $Kj-m < 0$  отмечают различие, а при  $Kj-m > 0$  — сходство видового состава ценофлор.

Водная флора Западно-Казахстанской степной провинции насчитывает 59 видов растений, принадлежащих 17 семействам и 24 родам. При сравнении водной ценофлоры р. Урал с таковыми р. Хобда и Иргиз  $Kj-m$  равен -0,06 и -0,04 соответственно. Для р. Тургай  $Kj-m = 0,2$ , а для р. Тобол 0,4. Это говорит о том, что наибольшее сходство водных ценофлор отмечено для рек Урал, Тургай и Иргиз, а для рек Хобда и Иргиз отмечено различие.

Сравнение исследуемых рек по составу водных ценофлор выявило закономерность: при большой доле общих видов (22 вида — 38,5%) каждый район обладает своеобразием, определяемым неоднородностью природных условий.

Исключительно в границах р. Урал и его притоков отмечены 6 видов: *Potamogeton acutifolius*, *Zannichellia major*, *Vallisneria spiralis*, *Lemna gibba*, *Nymphaea alba* и *Elatine hungarica*. Специфичными видами р. Тобол являются: *Potamogeton macrocarpus*, *P. praelongus*, *Elodea canadensis* и *Caulinia tenuissima* неизвестные в остальных водоемах. Только для р. Тургай характерны: *Potamogeton vaginatus* и *Ruppia cirrhosa*.

Наибольшее разнообразие отмечено для водной ценофлоры р. Урал (87,7% от общего количества видов), очень близки к ней Тобольская (77,2%) и Тургайская (70,2%). Это связано с хорошими гидрологическими условиями этих территорий, наличием крупных рек и небольших озер.

Самые обедненные варианты водной ценофлоры представлены в реках Хобда и Иргиз (43,8% и 42,1% видов, соответственно). Здесь вообще не отмечены специфичные виды. Флористическая бедность этих водоемов обусловлена их периодическим пересыханием и высокой минерализацией.

Таким образом, в гигрофильной флоре Северо-Западного Казахстана прослеживается закономерное уменьшение видового разнообразия гидромакрофитов от лесостепных районов к сухостепным, что определяется зонально-климатическими причинами: аридизацией климата, уменьшением обводненности, ростом минерализации и повышенной динамикой уровня режима поверхностных вод.

#### Список литературы

- Флора Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1956—1966. Т. 1—9.
- Доброхотова К. В., Ролдугин И. И., Доброхотова О. В. Водные растения. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 192 с.
- Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. 1964—1977 гг.
- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмПГУ, 2000. 196 с.
- Быков Б. А. Региональный анализ флоры и ботанико-географическое районирование Казахстана // Проблемы освоения пустынь. 1975. № 6. С. 3—14.
- Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17—40.
-

## Содержание

<b>Предисловие .....</b>	<b>3</b>
<b>1. Гидрботаническая терминология. Классификации растений водоемов и водотоков .....</b>	<b>5</b>
<i>Лапиров А. Г.</i> О терминологии экологических групп растений водоемов .....	5
<i>Папченков В. Г.</i> О классификации растений водоемов и водотоков .....	23
<i>Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г.</i> Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины .....	27
<i>Савиных Н. П.</i> О жизненных формах водных растений .....	39
<b>2. Гербаризация водных растений и анализ флор .....</b>	<b>49</b>
<i>Лисицына Л. И.</i> Гербаризация водных растений, оформление коллекций .....	49
<i>Щербаков А. В.</i> Изучение и анализ региональных флор водоемов .....	56
<b>3. Сложные группы водных растений .....</b>	<b>70</b>
<i>Бобров А. А.</i> Шелковники ( <i>Batrachium</i> (DC.) S. F. Gray, <i>Ranunculaceae</i> ) европейской части России и их систематика .....	70
<i>Папченков В. Г.</i> К определению сложных групп водных растений и их гибридов ...	82
<i>Папченков В. Г., Щербаков А. В.</i> Ключ для определения рдестов ( <i>Potamogeton</i> L., <i>Potamogetonaceae</i> ) средней полосы европейской части России .....	92
<b>4. Биология и экология водных растений .....</b>	<b>98</b>
<i>Савиных Н. П.</i> Онтогенез и его особенности у водных растений .....	98
<b>5. Описание водных фитоценозов, их классификация и синтаксономия .....</b>	<b>105</b>
<i>Бобров А. А., Чемерис Е. В.</i> Описание растительных сообществ в водоемах и водотоках и подходы к их классификации методом Браун-Бланке .....	105
<i>Василевич В. И.</i> Эколого-фитоценотическая или флористическая классификация растительности? .....	118
<i>Папченков В. Г.</i> Доминанто-детерминантная классификации водной растительности .....	126
<b>6. Картирование водной растительности и определение ее продуктивности .....</b>	<b>132</b>
<i>Папченков В. Г.</i> Картирование растительности водоемов и водотоков .....	132
<i>Папченков В. Г.</i> Продукция макрофитов вод и методы ее изучения .....	137
<i>Распопов И. М.</i> Продукция макрофитов водоемов с замедленным водообменном: основные понятия, методы изучения .....	146
<b>Краткие сообщения .....</b>	<b>151</b>
<i>Бабушкин А. А.</i> Изучение причин, путей и условий расширения ареалов адвентивных водных растений на примере <i>Elodea canadensis</i> Michx. ( <i>Hydrocharitaceae</i> ) .....	151
<i>Борисова М. А.</i> О натурализации адвентивных видов в ценозах водоемов на территории Ярославской области .....	153
<i>Вейсберг Е. И.</i> Применение кластерного анализа в исследовании структуры сообществ озерных макрофитов .....	156
<i>Волкова П. А.</i> Поведение цветков кувшинки чисто-белой ( <i>Nymphaea candida</i> J. Presl.) при различных фоторежимах .....	158
<i>Гарин Э. В.</i> Поиск оптимального количества флористических описаний и нивелирование флористического шума .....	160
<i>Гузий И. В., Давыдов Д. А.</i> Применение геоботанических методов в исследовании микробоценозов (на примере рек Тулома и Кола, Кольский п-ов) .....	163

Державина Н. М. К вопросу изучения экологической анатомии водных и прибрежно-водных растений (фиксация, срезы, их обработка, мерные и счетные признаки) .....	164
Иванова Е. А., Кананыхина Н. С. Содержание металлов в разных видах высшей водной растительности малого рекреационного сибирского водоема .....	166
Киприянова Л. М. Оценка ценотического разнообразия водной и прибрежно-водной растительности водоемов и водотоков Западной Сибири .....	167
Куянцева Н. Б. Прибрежно-водная растительность озер Ильменского заповедника (Южный Урал) .....	169
Ларионова М. А. Содержание некоторых тяжелых металлов в биомассе водных и околоводных растений как показатель экологического состояния водоемов .....	172
Леонова Н. А., Чистякова А. А. Влияние химического загрязнения на рост и развитие осоковых .....	173
Петухова Д. Ю. О возобновлении водокраса обыкновенного <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L. ....	175
Печенюк Е. В. Методы изучения динамики высшей водной флоры и растительности пойменных водоёмов р. Хопёр .....	176
Печенюк Е. В., Родионова Н. А. Оценка жизненного состояния <i>Trapa natans</i> L. в водоемах поймы р. Хопёр .....	177
Родионова Н. А. Растительность водоёмов заболоченных черноольшаников .....	178
Романова Е. А. Некоторые заметки о флористическом и фитоценотическом разнообразии водных макрофитов Сургутского района .....	179
Савиных Н. П., Пестова И. А. О жизненной форме кубышки желтой — <i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith ( <i>Nymphaeaceae</i> Salisb.) .....	180
Таран А. А. Редкие растения водоемов о. Сахалин .....	183
Шадрина Н. В. Сравнительный анализ водных ценофлор Западно-Казахстанской степной провинции .....	184

*Научное издание*

# **ГИДРОБОТАНИКА: МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДЫ**

Материалы Школы по гидробиотанике

Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина  
Российской Академии наук

*Публикуется в авторской редакции*

Оригинал-макет А. А. Боброва

---

Подписано в печать 10.06.2003. Формат 60×84/8. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 15,2. Тираж 300 экз. Заказ № 2939.  
Отпечатано в ОАО «Рыбинский Дом печати» с оригинал-макета.  
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.

---