

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

И. Ю. Ершов

**ФИТОЦЕНОСИСТЕМЫ ОЗЕР  
ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ**

2002

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

И. Ю. Ершов

## ФИТОЦЕНОСИСТЕМЫ ОЗЕР ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Рыбинск  
2002

**Рецензенты:**

доктор биологических наук, профессор **Т. К. Юрковская**,  
доктор биологических наук, профессор **А. И. Кузьмичев**

**Ершов И. Ю.**

Фитоценосистемы озер Валдайской возвышенности.—  
Рыбинск, 2002. — 136 с.

В монографии представлены результаты экспедиционных исследований озер Валдайской возвышенности, разнотипных по характеру растительного покрова, трофии, геоморфологии, антропогенной нарушенности и другим показателям. Даны «Конспект флоры озер» и «Продромус растительности». Охарактеризованы таксономическая, экотипическая, ареалогическая, типологическая, эколого-топологическая структуры флоры озер. Выявлена ценотическая дифференциация растительности исследованной территории, представленная пятью классами, девятью порядками, 13 союзами, 38 ассоциациями. В аспекте генезисных связей предложена фитосоэкологическая оценка. Приведен список раритетных и требующих внимания видов растений, исчезающих эталонных сообществ. Выделены примечательные в ботанико-географическом отношении озера. В работе интегрированы традиционные и современные подходы и методы изучения растительного покрова.

Для ботаников, географов, экологов, а также лиц, принимающих решения в области рационального природопользования и охраны окружающей среды.

**Reviewer:**  
**T. K. Yurkovskaya, A. I. Kuzmichev**

**Yershov I. Yu.**

Phytocenoses in lakes of the Valdai Hills. — Rybinsk,  
2002. — 136 p.

The monograph presents the results of studies conducted in lakes of the Valdai Hills differed in vegetative cover, trophy and geomorphology, anthropogenic load and other factors. "The synopsis of the lakes flora" and "Prodromus of vegetation" are also included. The characteristic is given of taxonomical, ecotopic, areal, typological and ecologo-topological structure of flora in the lakes. It is found that the cenotic differentiation of vegetation in the investigated area is presented by five classes, nine orders, 13 alliances and 38 associations. For genesis relationships the phytosoecological estimation is suggested. A list of rare and endangered model communities is presented. The noteworthy lakes in botanical and geographical aspects are distinguished. The work is based on traditional and modern approaches and methods of studies of the vegetative cover.

The monograph is intended for a wide readership among botanists, geographers, and ecologists and for specialists in nature management and environment conservation.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ .....	6
ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ .....	10
КОНСПЕКТ ФЛОРЫ .....	19
ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИ- ТЕЛЬНОГО ПОКРОВА .....	39
Общие положения .....	39
Таксономическая структура .....	40
Структура экотипов (экологических групп) гид- рофильных растений .....	43
Ареалогический анализ .....	49
Типологические комплексы .....	55
Парциальные флоры .....	59
ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬ- НОГО ПОКРОВА .....	75
Общие положения .....	75
Продромус растительности озер .....	77
Характеристика синтаксонов .....	79
БОТАНИЧЕСКИЕ ТИПЫ ОЗЕР .....	100
СОЗОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ФЛОРЫ И РАСТИ- ТЕЛЬНОСТИ ОЗЕР В АСПЕКТЕ ГЕНЕЗИСНЫХ СВЯ- ЗЕЙ .....	104

Постановка проблемы .....	104
Роль и значение гидрофильного компонента в общей структуре растительного покрова .....	105
Современная структура фитоценогенофона озер Валдайской возвышенности и его фор- мирование .....	108
Антропогенный фактор и его влияние на гидро- фильную флору и растительность .....	111
Редкие, исчезающие и типичные гидрофильные растительные сообщества .....	113
Редкие, исчезающие и требующие внимания ви- ды гидрофильных растений .....	114
Примечательные в ботанико-географическом от- ношении озера .....	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	116
CONCLUSION .....	120
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	123



## ВВЕДЕНИЕ

Водная, или гидрофильная флора и растительность по генезисным связям, разнообразию — систематическому, ценолитическому, экобиоморфологическому, типологическому, хронологическому и другим, представляет специфическое образование в структуре растительного покрова. Перечисленные аспекты становятся предметом углубленных исследований с использованием традиционных и новейших приемов и методов современной сравнительной флористики и фитоценологии (Ребристая, 1977; Дубына, 1992; Кузьмичев, 1992; Краснова, 1996 и др.). В наметившейся в последнее время тенденции изучения гидрофильной флоры и растительности как ботанико-географического явления интерес и актуальность представляет региональный аспект, предполагающий выявление системы координат, связывающей гидрофильный компонент растительного покрова определенной естественноисторической территории с современным составом флоры и растительности и их историей. Решение этих вопросов имеет и практическое значение, прежде всего для выяснения экологической роли водных и прибрежно-водных растений, их непосредственного использования в восстановлении водных экосистем. Изучение гидрофильной флоры и растительности исследованной территории представляет вклад в познание структуры растительного покрова Валдайской возвышенности — интереснейшего в ботанико-географическом отношении района Европейской России. Гидрофильная флора и растительность данного района, в сравнении с другими эколого-ценолитическими типами: лесным, болотным, луговым, изучена недостаточно. Имеющиеся публикации фрагментарны и не дают полного представления о структуре водной флоры и растительности.

В работе описан растительный покров озер Валдайской возвышенности, приемы и методы изучения гидрофильных флор, выявлена систематическая и синтаксономическая дифференциация растительного покрова озер, проанализированы таксономические и ценолитические структуры аквальных фитоценозистем, выявлены генезисные связи гидрофильного компонента растительного покрова озер Валдайской возвышенности, при сравнении с флорой и

растительностью других водоемов зоны краевых оледенений северо-запада России и Фенноскандии, дана созологическая оценка гидрофильной флоры и растительности озер Валдайской возвышенности и степени антропогенной трансформации флоры и растительности при разных режимах использования озер, принципы и формы охраны и рационального использования ресурсов гидрофильных растений Валдайской возвышенности, типология водоемов Валдайской возвышенности и зоны краевых оледенений по критериям растительного покрова.

Объектом исследований послужили озера Валдайской возвышенности. Экспедиции проведены в июле-августе 1994–1995 гг. Водоемы, геоморфологически не связанные с поймами рек, в ботанико-географическом отношении представляют наибольший интерес. На эту их особенность обратили внимание еще Б.А. Федченко и А.Ф. Флеров (1900), а позднее Е.М. Лавренко (1973). Структура флоры и растительности водоемов этого типа мало зависит от фактора аazonальности. Сукцессии растительности большинства их замедлены.

Наиболее полно изучены флора и растительность 54 озер. Несколько десятков озер исследованы фрагментарно. На других озерах визуальное состояние растительного покрова и собран гербарий.

При сборе материала использована методика, изложенная в руководстве «Полевая геоботаника» (1958, 1960, 1964, 1972). Объем вида принят в соответствии с «Определителем высших растений Северо-Запада европейской части СССР» (1981). В случае с отдельными видами во внимание принимали современные обработки монографов, опубликованные в продолжающемся издании «Флора европейской части СССР» (1974, 1976, 1978, 1981, 1989). Для более полного учета состава гидрофильной флоры и распространения отдельных видов были просмотрены коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербургского университета, Главного ботанического сада РАН, Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Часть собранных автором коллекций передана в Гербарий Санкт-Петербургского университета. Для более полной характеристики экологии и ареалогии видов использованы данные отечественных



и зарубежных «Флор» и «Определителей», монографии и флористические заметки в периодических изданиях.

При обработке, анализе и обобщении материалов применены традиционные и новейшие методы и подходы. К ним относятся методы современной сравнительной флористики, активно развиваемые в России – СНГ Б.А. Юрцевым, Р.В. Камелиным (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН), а также кругом их последователей – Я.П. Дидухом, Б.В. Заверухой, В.В. Новосадам (Институт ботаники Национальной Академии Наук Украины), Г.В. Вынаевым, Д.И. Третьяковым (Институт экспериментальной ботаники Республики Беларусь), А.Н. Красновой, А.И. Кузьмичевым (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) и др. Это направление занимает ведущие позиции в мировой ботанической проблематике и выводит флористику на интересные обобщения.

Ценогический аспект проанализирован в понятиях и терминах франко-швейцарской школы Браун-Бланке, отличительная черта которой – использование флористических критериев при выделении единиц растительности. Этот подход максимально соответствует цели и задачам работы и дает возможность сопоставлений и аналогий с гидрофильной растительностью Европейской России и других районов Европы.

Фитосозологический аспект рассмотрен с точки зрения сохранения биологического разнообразия гидрофильной флоры. Не умаляя необходимости концентрации усилий и внимания на охране раритетных видов и сообществ, доктрина сохранения биологического разнообразия ориентирует исследователя на выявление и поддержание фитоценогенофонда во всех его проявлениях и формах. В этом состоит ее новизна и привлекательность.

Общая методологическая установка данной работы – системный подход. Фитоценосистемы – совокупности групп видов, обладающих определенными связями. В последнее вкладывается широкий смысл и предполагается, что они могут быть как прямыми, так и опосредованными через историю страны, общность происхождения и другие моменты. Системный подход открывает новые возможности в изучении растительного покрова (Василевич,

Ипатов, 1967, 1969; Василевич, 1977, 1983; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1987).

Результаты исследований флоры и растительности озер использованы в практических рекомендациях по охране экосистем озер, переданных Валдайскому государственному природному национальному парку.

## ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ

Изученная территория расположена почти в центре Северо-Запада России (рис. 1).

Она представляет сложный орографический узел, служащий водоразделом между реками Черноморского, Балтийского и Каспийского бассейнов. С Валдайской возвышенности берут начало величайшие реки Русской, или Восточно-Европейской, равнины: Волга, Западная Двина, Днепр. В административном отношении Валдайская возвышенность находится в юго-восточных районах Ленинградской области, северо-восточных — Новгородской и Псковской и северо-западных — Тверской. В прежней географической литературе исследованная территория относилась к северо-западной части Средне-Русской возвышенности.

Валдайская возвышенность занимает северо-западную часть Русской равнины. Она представляет сильно расчлененный массив с высотами 200–300 м над ур. м. Наивысшая точка достигает 321 м над ур. м. (гора Каменник). Как геоморфологическое образование возвышенность сформировалась в доледниковый период.

Четвертичная толща представлена комплексом разнообразных, преимущественно ледниковых отложений. В пределах Валдайской возвышенности имеется не менее четырех самостоятельных ледниковых горизонтов, разделенных межледниковыми аллювиальными и озерно-болотными отложениями. Самые нижние горизонты сохранились фрагментарно, так как были разрушены последующими оледенениями. Территория, занятая современной Валдайской возвышенностью, находилась под влиянием Окского, Днепровского, Московского и Валдайского оледенений. Их мощность составляла 100–150 м, иногда более. Наиболее хорошо развиты отложения Валдайского оледенения, представленные обычно несколькими слоями морены (мощность каждого от единиц до нескольких десятков метров) с прослойками ленточных глин и тонких и грубых песков толщиной до 30 м. Иногда в одном разрезе насчитывается до 6–10 и более слоев валунного суглинка,

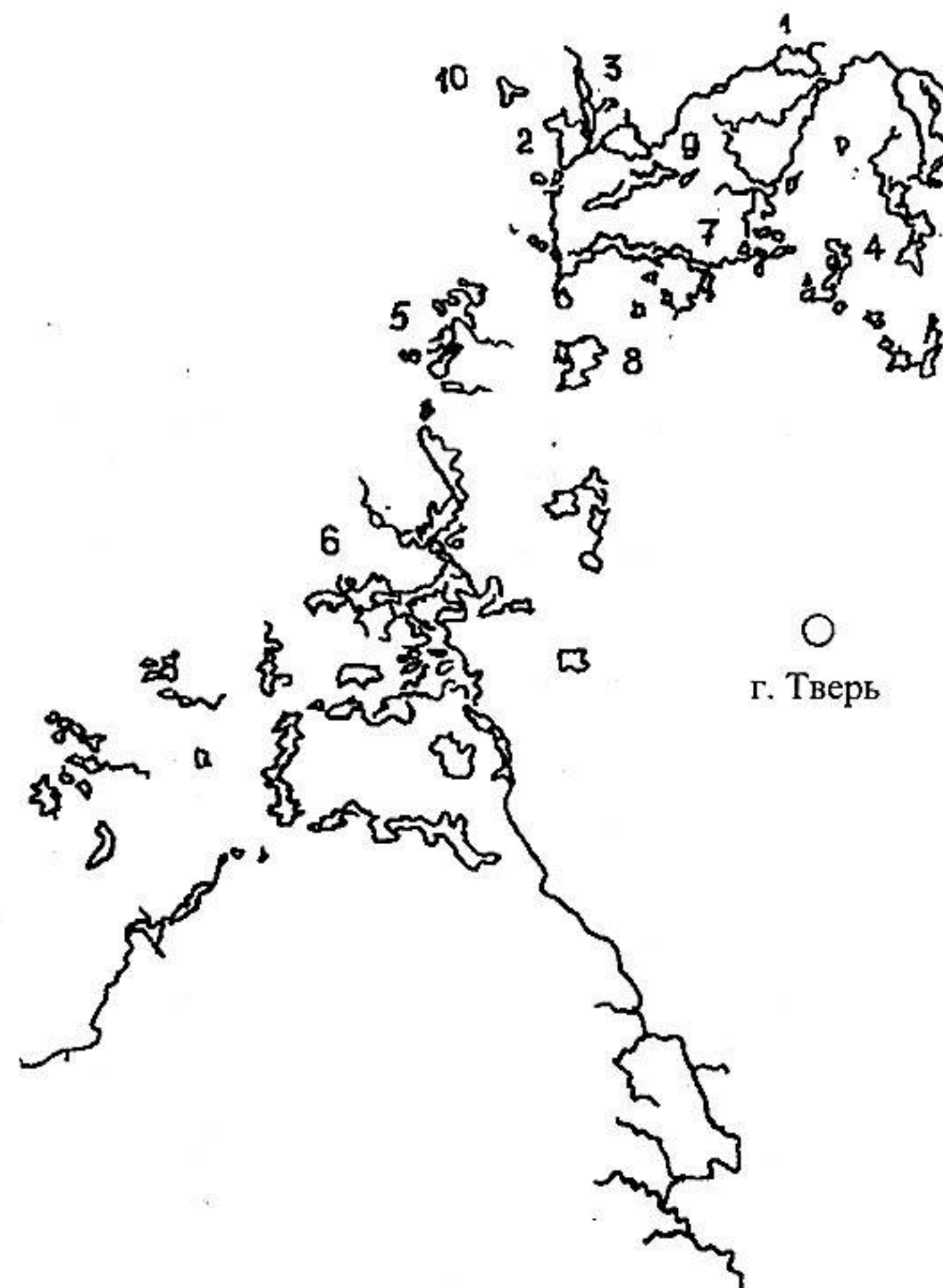


Рис. 1. Карта-схема озер Валдайской возвышенности: 1 — Пирос, 2 — Валдайское, 3 — Ужин, 4 — Бологое, 5 — Велье, 6 — Селигер, 7 — Едрово, 8 — Шлино, 9 — Ситно, 10 — Среднее.



обогащенного валунами кристаллических и местных коренных пород. Основные черты рельефа Валдайской возвышенности связаны с аккумулятивной деятельностью Валдайского оледенения. Наибольшее распространение имеют следующие типы ледникового рельефа: моренно-холмистый, моренная равнина, зандровая равнина, озерно-ледниковая равнина. Моренно-холмистый рельеф возник вследствие интенсивной резко неравномерной аккумуляции в краевой зоне Валдайского оледенения. В пределах провинции он наблюдается повсеместно.

Моренная равнина находится в северных районах. Она сложена суглинками и разнотерными песками. Некоторое однообразие поверхности, имеющей плосковолнистый вид, нарушают песчано-гравийные холмы и гряды высотой 5–12 м.

Зандровые и озерно-ледниковые равнины занимают пониженные участки Валдайской возвышенности, где четко выражено заболачивание.

Речные долины молодые, четко не оформлены. Они занимают понижения, по которым ранее проходил сток ледниковых вод.

Озера Валдайской возвышенности относятся к трем основным генетическим типам: приуроченные к доледниковым тектонически обусловленным впадинам, связанные с деятельностью ледника и карстовые (Лесненко, 1988).

Доледниковые озера находятся в доледниковых низменностях. На Валдайской возвышенности водоемов этого типа немного. Примером может быть оз. Валдайское.

Озера ледникового происхождения расположены в понижениях среди холмов, обычно имеют неправильную лопастную форму и неровное дно. Низкие берега в отдельных местах интенсивно заболачиваются. Озера этого типа составляют основную массу водоемов Валдайской возвышенности. Они возникли на месте растаявших глыб льда. Встречаются также удлиненные ложбинные озера, приуроченные к подледниковым ложбинам. Эти озера имеют малую площадь и глубину. Большинство малых озер заболочено и образуют торфяники верхового и переходного, а иногда низинного типов.

Карстовые озера приурочены к провальным карстовым образованиям, таким как пещеры, поноры, воронки. Данные водоемы отличаются большой глубиной (до 30 м) и малой площадью (иногда  $< 0.3 \text{ км}^2$ ).

Ледостав на озерах устанавливается в конце ноября, вскрытие – в середине апреля. Сезонные колебания уровня озер обычно незначительны. Их величина зависит исключительно от количества осадков. По характеру питания озера разделяют обычно на олиготрофные, евтрофные и дистрофные. Первые бедны минеральными веществами. Евтрофные водоемы, наоборот, богаты ими. В них пышно развивается водная растительность, планктон и ихтиофауна. Дно их часто покрыто мощной толщей ила и сапропелей. Дистрофные озера встречаются среди торфяников и представляют остаточные незаторфованные водоемы. Водная растительность в них почти не развивается. Краткие характеристики наиболее крупных озер приведены ниже.

**С е л и г е р.** Площадь  $212 \text{ км}^2$ . Средняя глубина 5.8 м. Длина 100 км. Состоит из 24 сообщающихся плесов. На некоторых из них имеются острова с более мелкими озерами. Принимает 110 притоков, вытекает р. Селижаровка, приток р. Волги.

**В а л д а й с к о е.** Площадь  $19.7 \text{ км}^2$ . Длина 10 км. Ширина 7 км. Средняя глубина 12 м, наибольшая 60 м. Судосходным каналом связано с оз. Ужин. В средней части делится островом на два плеса. Дает исток р. Валдайки.

**У ж и н.** Площадь  $14 \text{ км}^2$ . Длина 15 км. Ширина до 1 км. Наибольшая глубина 85 м. Озеро представляет собой длинный и узкий плес с большими глубинами, р. Валдайкой соединяется с Валдайским озером.

**В е л ь ё.** Площадь  $80 \text{ км}^2$ . Длина 16 км. Ширина до 5 км. Наибольшая глубина 46 м. Озеро состоит из трех плесов, разделенных наволоками и множеством небольших луков. На западе из озера вытекает р. Явонь, впадающая в р. Полу и далее в оз. Ильмень. В восточной части озеро соединено Вельевским каналом с р. Либей и затем с лежащим, примерно, в 20 км оз. Шлино.

**Ш л и н о.** Площадь  $32.43 \text{ км}^2$ . Средняя глубина около 3 м, наибольшая 4.3 м. Дно ровное, без ям и гряд. Грунт песчаный с тонким слоем ила. Озеро проточное, дает начало р. Шлино.



**Б о р о в н о.** Площадь 10.5 км. Наибольшая глубина 16 м. Дно довольно ровное, с пологими углублениями на трех главных плесах. Грунт песчаный.

**П и р о с.** Площадь 30 км<sup>2</sup>. Наибольшая глубина 11.5 м, средняя 6 м. Озеро имеет 10 притоков, один из которых – р. Валдайка. Рельеф дна несколько волнист, ям нет. Каменные гряды. Грунт песчаный с тонким слоем ила.

**Б о л о г о е.** Площадь 7.9 км<sup>2</sup>. Средняя глубина 3 м, наибольшая 4.35 м. Дно ровное. Иловые отложения достигают большой мощности.

**К о л о м е н с к о е.** Площадь 5 км<sup>2</sup>. Длина 4.9 км. Ширина 3.2 км. Средняя глубина 3.1 м, наибольшая 5 м. Особенность грунтов озера – мощные сапропелевые отложения.

**Б е л ь с к о е.** Площадь 2.7 км<sup>2</sup>. Длина 2.5 км. Ширина 1.3 км. Наибольшая глубина 2.3 м. Ранее соединялось с оз. Коломенским.

Озера Валдайской возвышенности используются для разведения и вылова рыбы. С целью заселения валдайских озер ценными породами рыб – сигом и форелью в 1855 г. известным ихтиологом В.П. Врасским в с. Никольское на р. Пестовке был основан первый в России рыбноводный завод. Государственный вылов рыбы производится только на крупных озерах. Другое использование озер – водохозяйственное, связанное в основном с потреблением воды промышленными предприятиями и для бытовых целей. Следует отметить, что в XVIII–XIX веках через многие озера Валдайской возвышенности проходили водные пути. Так, в XIX веке оз. Велье представляло один из участков Вельевской водной системы, соединявшей Вышневолоцкую водную систему с оз. Ильмень. Система использовалась преимущественно для лесосплава. Сейчас разрабатываются проекты воссоздания и модернизации этой системы.

В последнее время озера активно используются в рекреационных целях. Проложены туристские маршруты. По побережьям располагаются санатории, дома отдыха, дачи и летние лагеря.

Валдайская возвышенность, согласно схеме климатического районирования СССР (Алисов, 1956), расположена в пределах Западной подобласти лесной Атлантико-континентальной области

и характеризуется умеренно холодной зимой и умеренно теплым летом. Во все сезоны года преобладают ветры западных румбов, которые приносят воздушные массы атлантического происхождения.

Климат Валдайской возвышенности менее континентален, чем других районов северо-запада Русской равнины. Это проявляется в сравнительно небольшой амплитуде годовых колебаний температуры и в значительном увлажнении территории. Морозный период длится 140–145 сут. Нередки оттепели. Средняя температура января -8– -9°C. Морозы могут достигать -30°C. Абсолютный минимум температуры в январе находится в пределах -46 – -48°C.

Продолжительность вегетационного периода 170–174 сут, в начале и конце его обычны заморозки. Средняя температура летних месяцев колеблется от 15 до 17.3°C.

Среднее годовое количество осадков равняется 700–750 мм. В отдельные годы количество осадков колеблется от 400 до 900 мм. Наибольшая амплитуда свойственна восточным районам. Основная часть осадков приходится на теплый период. Сравнительно большое количество осадков, невысокие летние температуры и довольно большая влажность воздуха приводят к избыточному увлажнению почвы и развитию болот на озерно-ледниковых равнинах.

Валдайская возвышенность относительно близко расположена к Балтийскому морю и крупнейшим озерам Европы – Чудскому, Ладожскому. Эти обстоятельства, а также большое количество озер непосредственно на самой возвышенности, обуславливают некоторые черты океаничности. Отметим еще местные особенности климата. Так, северо-западные районы возвышенности несколько теплее, чем восточные. В ее восточных районах влияние моря ослабляется. Значение континентальных факторов увеличивается.

**Ботанико-географическое положение.** В соответствии с ботанико-географическим районированием европейской части СССР (Растительность европейской..., 1980) и Т.И. Исаченко (1977) изученная территория относится к Североевропейской провинции Таежной области и Валдайско-Онежской подпровинции.



Еще ранее Ю.Д. Цинзерлинг (1932) выделил этот регион в особый Валдайский район, отличающийся, во-первых, пестротой растительного покрова, обусловленной сложной расчлененностью рельефа, и, во-вторых, сочетанием в структуре флоры и растительности таежных и неморальных элементов. Последнее объясняется положением исследуемого района в полосе Южной тайги. Ю.Д. Цинзерлинг (1932) отмечал наличие дубовых лесов у д. Болотицы между оз. Боровно и г. Валдаем, между д. Бычково и д. Лучки и в других местах. Они приурочены к красноцветным слабоподзоленным глинам и ранее были распространены шире.

Валдайская возвышенность почти полностью находится в полосе южной тайги. Плакорный тип растительности представлен еловыми лесами со слабо развитым подлеском. В травяно-кустарничковом ярусе заметно преобладание травянистых растений над кустарничками. Преобладающая ассоциация — ельник-кисличник. Особенность Валдайской возвышенности ельнички-кисличники неморальные с примесью дуба черешчатого и травянистых спутников, приуроченные к наиболее плодородным дренированным почвам, подстилаемым известняками. Древостой их сложный, состоит из двух или трех подъярусов с участием ели, березы и осины. В небольшой примеси встречаются липа и клен. В травяно-кустарничковом комплексе доминируют *Oxalis acetosella* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Stellaria holostea* L., *Asarum europaeum* L.

В структуре плакорной растительности преобладают еловые (группы *Hylocomiosa*, *Oxalidos*, иногда *Fruticosa*) и сосновые леса (группы *Hylocomiosa*, *Cladinosa*). Местами значительные площади заняты болотной и луговой растительностью. В целом естественной растительностью занято до 30–35% площади территории.

Еловые леса формации *Piceeta abietis* приурочены к хорошо расчлененным ледниково-аккумулятивным формам рельефа преимущественно со слабоподзолистыми почвами. Основу древостоя образует *Picea abies* (L.) Karst. Преобладающая ассоциация *Piceetum oxalidosum* с доминированием в травяном покрове *Oxalis acetosella* и значительным участием *Circaea alpina* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Trientalis europaea* L., ре-

же *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken, *Melica nutans* L., *Convallaria majalis* L., *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*. Подлесок, составленный из *Sorbus aucuparia* L., *Viburnum opulus* L., *Daphne mezereum* L., сильно изрежен.

В системе торфяно-болотного районирования Валдайская возвышенность, по Н.Я. Кацу (1948, 1971), относится к Ладожско-Ильменско-Западно-Двинской провинции олиготрофных грядово-мочажинных торфяников. Провинция занимает обширную территорию, охватывающую также восточную Эстонию и почти всю Литву. Эта возвышенность относится к восточной Верхневолжской подпровинции, для которой характерно отсутствие *Calluna vulgaris* (L.) Hull, замещающегося *Andromeda polifolia* L., иногда *Empetrum nigrum* L. Вследствие орографических особенностей она отличается слабой заболоченностью. Обширные болотные системы типа Полистово-Ловатской, описанной И.Д. Богдановской-Гиенэф (1969), отсутствуют. Рассмотренные болота контактируют с заболачивающимися побережьями озер. В этом случае приозерные участки болот чаще переходного типа, облесенные с участием *Pinus sylvestris* L. В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Ledum palustre* L., *Andromeda polifolia*, *Betula humilis* Schrank, *Oxycoccus palustris* Pers., иногда упоминавшийся *Empetrum nigrum*. В травяном покрове преобладают *Eriophorum latifolium* Hoppe, *E. polystachion* L., *E. vaginatum* L., *Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. limosa* L. Из мхов чаще встречается *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr.

Иной характер растительности заболачивающихся побережий, сложенных преимущественно евтрофными видами: *Carex acuta* L., *C. aquatilis* Wahl., *C. vaginata* Tausch, *C. cinerea* Poll., *C. vesicaria* L., *C. pseudocyperus* L., *C. diandra* Schrank, *C. elongata* L. Сфагновые мхи отсутствуют. Преобладают гипновые. Болота этого типа чаще безлесные, иногда закустаренные с доминированием *Salix cinerea* L.

**История изучения растительного покрова озер.** Первые профессиональные ботаники П.С. Паллас, С.Г. Гмелин и И.П. Фальк посетили в 1768 г. в окрестности г. Валдая (Коротков и др., 1986). Первая флористическая работа появилась в 1834 г. в издательстве Императорского вольно-экономического общества, автором которой был Э. Финк (1834). В вышедшей позднее работе



Х. Гоби (1876) имеются сведения о водных и водно-болотных видах растений района. В конце прошлого столетия водной флорой района занимался И.П. Бородин (1894–1896). В.А. Траншель (1894, 1897) собрал интересные данные о растениях близ ст. Березайки Николаевской железной дороги.

Сведения о водной флоре и растительности Валдайской возвышенности содержатся более чем в двух десятках публикаций, неравноценных по объему, материалу, затрагиваемым вопросам, конкретным водоемам. Их условно можно разделить на несколько направлений.

Флористическое направление представляют упомянутые работы И.П. Бородина (1894–1896), В.А. Траншеля (1894, 1897), а также Б.А. Федченко и А.Ф. Флерова (1897), О.А. Гримм (1901), Л. Иванова (1901), В. и В. Петровых (1926), Н.Н. Липиной (1939), Л.И. Лисицыной (1977, 1979, 1987), И.А. Паутовой с соавт. (1987).

Более полные обобщающие сведения о водных растениях района содержатся в «Определителе высших растений Северо-Запада Европейской части СССР» (1981). Соответствующие данные имеются во «Флоре Калининской области» (Невский, 1952).

Ценотическое (геоботаническое) направление. Разрозненные сведения имеются в работах Ю.Д. Цинзерлинга (1932), Т.Н. Кутовой (1971), О.Н. Доценко с соавт. (1991).

Экологическое направление. Имеются в виду работы, где рассматривается зарастание озер и значение растений в функционировании водных экосистем (Грезе, 1933; Молчанов, 1933; Покровская и др., 1983).

Заканчивая обзор работ, можно сделать вывод, что до сих пор нет сводной обобщающей работы о флоре и растительности водоемов Валдайской возвышенности. Имеющиеся публикации фрагментарны и не дают полного представления о структуре гидрофильного компонента растительного покрова этого района.

## КОНСПЕКТ ФЛОРЫ

Конспект флоры озер составлен на основании собранного гербарного материала и полевых исследований, изучения гербарных коллекций Санкт-Петербургского государственного университета, Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и других учреждений, по данным литературных источников.

В «Конспекте» приводится информация о видах растений, встречающихся на изученных озерах, их побережьях и мелководьях. Даны сведения, касающиеся распространения по территории, активности, типа ареала.

Неизменно сложен для любого «Конспекта» вопрос об объеме вида и таксономии. Особенно проблематичен он для гидрофильного компонента флоры. Систематика этой экологической группы растений изучена не полностью, что связано с рядом трудностей. В данной работе автор придерживался новейших систематических обработок, приведенных в вышедших томах «Флоры европейской части СССР» (1974, 1976, 1978, 1981, 1989), выпусков «Новостей систематики высших растений», «Определителе высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР» (1981).

### POLYPODIOPSIDA

#### **Polypodiaceae Bercht. et J. Presl**

*Thelypteris palustris* Schott. Обычный вид на сплавинах, приозерных евтрофных торфяниках. Ареал голарктический.

### EQUISETOPSIDA

#### **Equisetaceae L.C. Rich. ex DC.**

*Equisetum fluviatile* L. Довольно обычный на озерах вид, формирующий ценозы в побережьях на глубинах до 1.5 м преимущественно на илистых и илисто-песчаных грунтах, нередко с большим количеством растительных макроостатков. На озерах территории находится в экологическом и ценотическом оптимумах. Компонент пяти парциальных флор. Ареал голарктический.

*Equisetum palustre* L. Обычный на приозерных преимущественно евтрофных болотах, старых сплавинах. Менее активный, чем предыдущий вид. Ареал голарктический.



## ISOËTOPSIDA

### Isoëtaceae Dum.

*Isoëtes lacustris* L. Встречается в тех же условиях, что и предыдущий вид. Редкое растение, популяции которого находятся на пределе экологического и географического ареалов. Ареал циркуматлантический.

*Isoëtes setacea* Dur. Приведен по данным Л.И. Лисицыной (1979) для оз. Белого и И.А. Паутовой с соавт. (1987) для оз. Селигер. Встречается в водоемах северо-запада территории в прибрежьях на песчаном дне. Редкий исчезающий вид с циркуматлантическим ареалом.

## MAGNOLIOPSIDA

### Nymphaeaceae Salisb.

*Nuphar lutea* (L.) Smith. Обычный вид на озерах возвышенности, чаще встречается в северо-западных заболачивающихся участках, на илистых и илисто-торфянистых грунтах на глубинах от 70–80 см до 1.5–1.7 м. Доминант и субдоминант. На водоемах района находится в экологическом оптимуме. Компонент трех парциальных флор. Евразийский неморально-бореальный вид.

*N. pumila* (Timm) DC. Встречается вместе с предыдущим видом в тех же условиях, но гораздо реже. На озерах Прохово, Озер, Долгое. Иногда выступает доминантом. На Валдайской возвышенности находится на пределе ценоценоза и экологического оптимума. Евразийский бореальный вид.

Несмотря на то, что оба вида встречаются совместно, гибридные формы, описываемые в литературе как *N. intermedia* Ledeb., автором не отмечались.

*Nymphaea alba* L.<sup>1</sup> Указывается для юго-востока района (Лисицына, 1977) и оз. Селигер (Паутова и др., 1987). Редкий исчезающий неморальный европейский вид.

*N. candida* J. Presl. Обычный вид, приуроченный к застаивающимся заболоченным и заболачивающимся участкам водоемов с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. Преобладающие глубины 1.2–1.5 м. Доминант и субдоминант. Компонент двух

парциальных флор. На исследованной территории находится в экологическом оптимуме. Евразийский бореальный вид, иррадиировавший в более южные районы.

*N. tetragona* Georgi.<sup>1</sup> Приводится для водоемов, расположенных на юго-востоке района (Невский, 1952; Лисицына, 1979). Редкий исчезающий вид с бореальным евразийским ареалом.

### Ceratophyllaceae S.F. Gray

*Ceratophyllum demersum* L. Обычный вид на озерах, обильно развивающийся в северо-западных участках, подверженных сплавинообразованию, где выступает субдоминантом, реже как доминант. Ареал голарктический.

### Ranunculaceae Juss.

*Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. Встречается на участках озер вблизи притоков рек и ручьев. Образует заросли. Компонент трех парциальных флор. Евразийский бореальный вид.

*B. divaricatum* (Schrank) Wimm. Довольно обычный, хотя и нечасто встречающийся вид. Характерен для заболачивающихся и обсыхающих прибрежий. Компонент трех парциальных флор. Ареал циркумбореальный.

*B. kaufmannii* (Clerc) Krecz. Редкий вид, приводимый в литературе для водоемов Валдая (Определитель ..., 1981). Характерен для текучих и подвижных вод. Ареал евразийский бореальный.

*B. trichophyllum* (Chaix) Bosch. Обычный вид на озерах территории. Компонент трех парциальных флор. Ареал голарктический.

*Caltha palustris* L. Характерный для заболоченных прибрежий и сырых лугов низкого уровня. Компонент трех парциальных флор. Циркумбореальный вид.

*Ranunculus flammula* L. Изредка встречается в полосе разлива вод, на сырых песчаных берегах. Компонент трех парциальных флор. Слабоактивный вид. Ареал циркумбореальный.

*R. lingua* L. Очень часто в полосе разлива озер, на приозерных евтрофных болотах и лугах низкого уровня. Компонент трех

<sup>1</sup> И.А. Паутова с соавт. (1987) приводят для оз. Селигер *N. X borealis* Camus. (*N. alba* X *N. candida* J. Presl).

<sup>1</sup> Ранее приводимая для Валдайского озера гибридогенная раса *N. alba* X *N. tetragona* (Определитель..., 1981) автору не встречалась.



парциальных флор. Ареал евразийский, но, по-видимому, расширенный.

*R. reptans* L. Нечасто встречающийся вид на сырых или слегка заливаемых песках. Компонент двух парциальных флор. Ареал циркумбореальный.

*R. sceleratus* L. Изредка встречается на приозерных лугах и болотах, сырых и влажных песках. Входит в состав трех парциальных флор. Ареал голарктический.

#### **Caryophyllaceae Vent.**

*Sagina nodosa* Fenzl. Встречается на сырых и влажных песчаных берегах озер. Компонент трех парциальных флор. Обычный в исследованном районе вид с голарктическим распространением.

*S. procumbens* L. Растет в тех же условиях, что и предыдущий вид. Компонент парциальной флоры сырых и влажных песков. Ареал голарктический.

#### **Polygonaceae Juss.**

*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray. Обычен на всех озерах. Массовое развитие в северо-западных заболачивающихся участках. Доминант и субдоминант. Компонент пяти парциальных флор. Ареал циркумполярный бореальный.

*P. hydropiper* (L.) Spach. На заболоченных побережьях, отмелях, иногда сырых приозерных лесах. Компонент трех парциальных флор. Вид с голарктическим ареалом.

*P. minor* (Huds.) Opiz. Чаше на песчаных отмелях озер. Малоактивный вид. Ареал евразийский.

*P. maculata* (Raf.) S.F. Gray. На влажных и сырых песках вдоль береговой зоны озер. Слабоактивный вид с голарктическим ареалом.

*Rumex aquaticus* L. Нечасто в береговой зоне озер. Компонент трех парциальных флор. Ареал евразийский бореальный.

*R. hydrolapathum* Huds. Редкий вид, отмеченный для оз. Селигер (Паутова и др., 1987). Ареал европейский.

*R. maritimus* L. Нечасто по берегам озер, сырым и влажным пескам. Компонент двух парциальных флор. Евразийский вид.

*R. obtusifolius* L. Несколько чаще предыдущего у урезов и на рано вышедших из-под воды песчаных берегах в полосе бичевника, приозерных черноольшаниках. Компонент двух парциаль-

ных флор. Европейский (паневропейский) вид, по-видимому, с атлантическими связями.

*R. pseudonatronatus* Borb. На песчаных отмелях озер, иногда на урезях. Нечасто. Малоактивный вид. Ареал евразийский бореальный.

#### **Elatinaceae Dumort.**

*Elatine hydropiper* L. Нечасто в неглубоких прогреваемых водах с илистыми и илисто-песчаными грунтами на пионерных экотопах, иногда в мочажинах и приозерных черноольшаниках. Компонент трех парциальных флор. Ареал в основе европейский, впоследствии расширенный.

#### **Brassicaceae Burnett**

*Cardamine amara* L. Довольно обычный вид на заболачивающихся побережьях, по окраинам сплавин, в приозерных черноольшаниках. Входит в состав четырех парциальных флор. Ареал евразийский бореальный.

*C. dentata* Schult. Встречается в тех же условиях, что и предыдущий вид. Компонент трех парциальных флор. Ареал евразийский бореальный.

*Rorippa amphibia* (L.) Bess. Изредка на заболачивающихся побережьях. Компонент двух парциальных флор. Ареал евразийский бореальный.

*R. palustris* (Oeder) Borb. Чаше предыдущего на заболоченных берегах и отмелях. Компонент трех парциальных флор. Вид с почти космополитным ареалом.

*R. sylvestris* (L.) Bess. Нечасто вместе с предыдущим видом. Компонент четырех парциальных флор. Ареал в основе средневропейский, расширенный.

*Subularia aquatica* L. Указывается для озер Селигер, Белое, Ящино (Лисицына, 1979; Паутова и др., 1987). Компонент двух парциальных флор. Ареал условно циркуматлантический.

#### **Hippuridaceae Link**

*Hippuris vulgaris* L. Встречается в побережьях озер, преимущественно заболачивающихся участках с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами на глубинах до 30–40 см. Активный вид, иногда дающий вспышки численности. Ареал в основе циркумбореальный, позднее расширенный.



### **Primulaceae Vent.**

*Hottonia palustris* L. Вид, редкий на озерах, где встречается в мелководьях с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. Ареал европейский расширенный.

*Lysimachia nummularia* L. Сырые преимущественно песчаные и илисто-песчаные берега озер. В общем, активный вид. Компонент двух парциальных флор. Ареал довольно примечательный, европейско-североамериканский. Неясное происхождение имеет анклав на Японских островах.

*L. vulgaris* L. Обычный компонент приозерного высокотравья на заболоченных участках. Активный вид. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал евразийский.

*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. Обычный вид в неглубоких заболачивающихся водах с торфянистыми грунтами, по-видимому, чувствительный к антропогенным нагрузкам. Компонент трех парциальных флор. Ареал голарктический.

### **Rosaceae Juss.**

*Comarum palustre* L. Активный сплавинообразователь. Встречается также на обводненных окраинах приозерных болот, мочажинах. На озерах находится в ценотическом и экологическом оптимумах. Компонент нескольких парциальных флор. Циркумбореальный вид.

### **Fabaceae Lindl.**

*Lathyrus palustris* L. Непременный компонент приозерных заболачивающихся лугов. Голарктический вид.

### **Lythraceae Jaume**

*Lythrum salicaria* L. Самый обычный вид в полосе разлива озер и на прилегающих торфянистых и заболоченных лугах, черноольшаниках, на урезах. Ареал голарктический.

*Peplis portula* L. Редкий вид, отмеченный на Селигере (Паутова и др., 1987). Вполне возможны находки и на других водоемах. Растет на сырых песках, неглубокой воде, пересыхающих лужах. По-видимому, в основе древнесредиземноморский, позднее занесенный в Северную Америку.

### **Onagraceae Juss.**

*Epilobium hirsutum* L. Встречается на заболоченных берегах, урезах, приозерных черноольшаниках. Евразийский вид, по-видимому, на древнесредиземноморской основе.

*E. palustre* L. Часто встречается на сырых и заболоченных приозерных лугах, у уреза, в прибрежных сырых лесах. Вид с голарктическим ареалом.

*E. parviflorum* Schreb. Редкий вид для озер Валдая, встречается по берегам. Европейский неморальный вид.

### **Haloragaceae R. Br.**

*Myriophyllum sibiricum* Kom. Встречается на озерах Коломенском, Нерцком, Брезгово, Ситно преимущественно в северо-западных заболачивающихся участках акватории. Чаше субдоминант. По А.Р. Гринваль (1993) евразийский бореальный вид. *M. spicatum* L. Встречается несколько чаще предыдущего в заболачивающихся заливах с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. Доминант. Вид с голарктическим ареалом.

*M. verticillatum* L. Редкий для озер Валдайской возвышенности вид. Доминант. Ареал голарктический.

### **Apiaceae Lindl.**

*Cicuta virosa* L. Обычный компонент заболачивающихся прибрежий с глубокими заиленными грунтами. Иногда на сплавилах. Компонент трех парциальных флор. Евразийский вид на голарктической основе.

*Oenanthe aquatica* (L.) Poir. На заболоченных участках озер с глубинами до 0.5–1 м с глубокими илами. Иногда на трясине и сырых илах после спада воды. Компонент трех парциальных флор. Евразийский вид с отдаленными субдревнесредиземноморскими связями.

*Thyselinum palustre* (L.) Rafin. Часто на приозерных болотах, сплавилах. На озерах находится в экологическом и ценотическом оптимуме. Компонент трех парциальных флор. Евразийский бореальный вид с последующей экспансией в Западную Сибирь.

*Sium latifolium* L. Самый распространенный вид. Встречается по заболачивающимся прибрежьям, неглубокой воде, реже – сырым пескам, лужам и мочажинам. Бореальный европейско-сибирский вид.



### **Menyanthaceae Dum.**

*Menyanthes trifoliata* L. На озерах Валдая активный сплавиннообразователь. Часто также на болотах. На водоемах находится в экологическом и ценоотическом оптимумах. Ареал циркумбореальный.

### **Rubiaceae Juss.**

*Galium palustre* L. Самый обычный вид на приозерных болотах и заболоченных экотопах во всех типах растительности. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал циркумбореальный с экспансией в более южные области.

*G. uliginosum* L. На сильно обводненных участках приозерных болот. На Валдае находится в ценоотическом и экологическом оптимумах. Бореальный евразийский вид.

### **Boraginaceae Juss.**

*Myosotis caespitosa* K.F. Schultz. Часто встречается на заболоченных берегах и сырых песках. Европейский бореальный вид. *M. scorpioides* L. Встречается вместе с предыдущим видом, несколько чаще. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал евразийский бореальный.

### **Scrophulariaceae Juss.**

*Veronica anagallis-aquatica* L. Встречается на сырых отмелях озер на песчаных и илисто-песчаных грунтах, мелких лужах. Ареал евразийский.

*V. beccabunga* L. Нечасто встречающийся вид на отмелях озер, иногда среди кустарничков. Ареал голарктический.

*V. scutellata* L. Нечасто встречающийся вид. Растет на заболоченных берегах озер, иногда в приозерных черноольшаниках. Евразийский вид.

### **Lentibulariaceae Rich.**

*Utricularia intermedia* Hayne. Приводится для оз. Селигер (Паутова и др., 1987). Редкое растение, приуроченное к заболоченным участкам водоемов. Ареал циркумбореальный.

*U. minor* L. Приводится для оз. Селигер (Паутова и др., 1987). Редкое растение. Ареал циркумбореальный.

*U. vulgaris* L. Обычный вид в мочажинах на приозерных торфяниках, заболоченных участках озер со стоячими водами и

глубокими илистыми и илисто-торфянистыми грунтами, где иногда обильно разрастается. Ареал голарктический.

### **Lamiaceae Lindl.**

*Lycopus europaeus* L. Обычный вид сырых приозерных лесов и кустарничков, урезом, верхней границы разливов. Компонент четырех парциальных флор. Ареал евразийский бореальный.

*Scutellaria galericulata* L. Часто в сырых приозерных лесах и кустарничках, на лугах, урезах, сырых и влажных приозерных песках и илах, особенно по верхней границе разливов. Ареал евразийский.

*Stachys palustris* L. На торфянистых и заболоченных кромках берегов озер, сырых и влажных приозерных песках и илах. Евразийский бореальный вид.

### **Callitrichaceae Link**

*Callitriche cophocarpa* Sendtner. Характерен для прибрежных участков, подпитываемых грунтовыми выклинивающимися водами. На неглубоких местах с песчаными и илисто-песчаными грунтами. Ареал европейский.

*C. hamulata* Kutz. ex Koch. Указывается для оз. Селигер (Паутова и др., 1987). Возможны находки и на других водоемах. Ареал голарктический.

*C. hermaphroditica* L. В неглубоких хорошо прогреваемых водах с илистыми и илисто-песчаными грунтами. Озера Селигер, Велье. Редкий вид. Ареал голарктический.

*C. palustris* L. Встречается в аналогичных условиях, что и два предыдущих вида, реже – на обнаженных сырых лугах. Ареал голарктический.

### **Lobeliaceae Juss.**

*Lobelia dortmanna* L. Отмечался прежними исследователями на озерах Белое и Черное (северо-западный район Валдайской возвышенности) и оз. Селигер, а также на оз. Бельское, Сабро, Сиг и Трояхское Тверской области (по сборам А.С. Сорокина, О.А. Проховой, 1985 – ГБС). Вполне возможны находки популяций и на других озерах. По габитусу валдайские образцы значительно уступают карельским. Редкий исчезающий вид. Через Валдай проходит граница распространения. Ареал циркуматлантический.



### **Asteraceae Dum.**

*Bidens cernua* L. На сырых и влажных песках и илах, неглубоких пересыхающих лужах. Циркумбореальный вид.

*B. radiata* Thuill. Растет на сырых и влажных приозерных илах и песках, остаточных лужах и разных понижениях, впадающих ручьях. Встречается нечасто. Евразийский вид.

*B. tripartita* L. Встречается чаще предыдущих, иногда образуя заросли на обсохших грунтах, в неглубоких пересыхающих лужах. Компонент трех парциальных флор. Плюрирегиональный вид.

### **LILIOPSIDA**

#### **Butomaceae L.C. Rich.**

*Butomus umbellatus* L. Нечасто встречающийся ценотически малоактивный на озерах Валдайской возвышенности вид. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал евразийский, по-видимому, на древнесредиземноморской основе.

#### **Alismataceae Vent.**

*Alisma plantago-aquatica* L.<sup>1</sup> Часто на сырых и влажных местах в полосе разлива, неглубоких остаточных водоемах. На Валдае находится в ценотическом и экологическом оптимумах. Ареал голарктический.

*Sagittaria sagittifolia* L. Обычный вид на озерах. Часто растет в неглубокой воде (до 50–60 см) преимущественно на илистых грунтах. Разрастается на нарушенных экотопах. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал евразийский, очевидно, на древнесредиземноморской основе.

<sup>1</sup> Вполне возможны находки близкого вида *Alisma gramineum* Lej., который интенсивно расселяется по водохранилищам р. Волги. М.Л. Невский (1952) для оз. Селигер, по сборам Н.Л. Соколовой, указывает *A. wahlenbergii* (Holmb.) Juz., часто объединяемый с *A. gramineum*.

### **Hydrocharitaceae Juss.**

*Elodea canadensis* Michx. Часто в заболачивающихся северо-западных нарушенных участках озер, где иногда обильно разрастается. Компонент нескольких парциальных флор. Адвентивное включение. Ареал североамериканский.

*Hydrocharis morsus-ranae* L. Преимущественно в северо-западных заболачивающихся участках озер с неглубокими илистыми и илисто-торфянистыми грунтами, где образует небольшие плавающие пятна или куртинки. На других экотопах иногда встречается под защитой тростника, камыша озерного. Компонент трех парциальных флор. Ареал евразийский.

*Stratiotes aloides* L. Часто вместе с предыдущим видом, формируя почти монодоминантные ценозы, иногда с примесью других видов («нимфеидов»). Предпочитает прозрачные богатые воды с илистыми и торфянистыми грунтами. На озерах Валдая находится в экологическом и ценотическом оптимумах. Ареал евразийский на древнесредиземноморской основе.

#### **Scheuchzeriaceae Rudolphi**

*Scheuchzeria palustris* L. Иногда по кромке сплавин лесных олиготрофных остаточных заболачивающихся озер. Ареал циркумбореальный.

#### **Juncaginaceae L.C. Rich.**

*Triglochin palustre* L. На урезях, полосе разливов, сырых приозерных лугах. Обычный, но не обильно встречающийся вид. Ареал евразийский бореальный.

#### **Potamogetonaceae Dum.**

Род *Potamogeton* L.

Подрод *Potamogeton*

Секция *Potamogeton*

*Potamogeton alpinus* Balb. Встречается на немногих озерах, преимущественно на участках с заметным движением вод с песчаными и илисто-песчаными грунтами на глубинах до 0.8–1.0 м. Экогенетически, очевидно, реофильный вид, больше связанный с потоками. Экологически и морфологически пластичный вид, выдерживающий кратковременное пересыхание. Ареал циркумбореальный с последующими расселениями.



*P. gramineus* L. Встречается на немногих озерах. Пожалуй, самый полиморфный из рдестов Европейской России, отличающийся значительным количеством форм и разновидностей. На Валдае приурочен к неглубоким (до 40–60 см) участкам водоемов, преимущественно с заиленными грунтами. Ареал голарктический.

*P. lucens* L. Довольно обычный, часто встречающийся вид. Доминант и субдоминант. Встречается на разных глубинах и разных грунтах, чаще песчаных и илисто-песчаных. Переносит временное понижение уровня. Ареал евразийский.

*P. natans* L. Очень распространенный вид на валдайских озерах, особенно на участках с малоподвижными водами и илистыми и торфянистыми грунтами. В районе исследований находится в экологическом и ценотическом оптимумах. Ареал плурирегиональный.

*P. nodosus* Poir. Редкий вид, отмеченный на проточных участках озер. Типичный реофит. Приурочен к глубинам до 100–150 см с илистыми и илисто-песчаными грунтами. Ареал голарктический.

*P. perfoliatus* L. Самый распространенный рдест на валдайских озерах, чаще приуроченный к застойным заболачивающимся водам с глубинами до 80–90 см, преимущественно с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. Активный вид. На исследованной территории находится в экологическом и ценотическом оптимумах. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал плурирегиональный.

*P. praelongus* Wulf.<sup>1</sup> Вид, отмеченный на озерах Селигер, Валдайском, Велье и других на глубинах 1.5–1.8 м. С разными грунтами, чаще илистыми. Реофит. Ареал голарктический.

#### Секция Graminifolii Fries

*Potamogeton berchtoldii* Fieb. Не часто встречающийся на валдайских озерах вид. Растет в заболачивающихся заливах на

глубинах до 1.5–1.8 м с мощными илистыми грунтами. Ареал плурирегиональный.

*P. compressus* L. Обычный вид, приуроченный к заболачивающимся водам. Отдельные популяции связаны с подвижными водами вблизи открытых берегов. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал евразийский.

*P. friesii* Rupr. Нечасто, в заболачивающихся заливах, иногда под защитой высокотравья на глубинах 0.6–0.9 м на экотопах с илистыми грунтами. На Валдае находится в ценотическом и экологическом оптимумах. Ареал голарктический.

*P. obtusifolius* Mert. et Koch. Нечасто в больших озерах — Селигер, Валдайском, Велье, Шлино на глубинах 0.4–1.0 м на участках преимущественно с подвижными водами и пионерными экотопами. По-видимому, через Валдай проходит граница экологического оптимума. Очевидно, ледниковый реликт (Sculthorpe, 1967). Ареал голарктический на бореальной основе.

*P. pusillus* L. Редкий рдест, больше приуроченный к заболачивающимся участкам водоемов с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. Отдельные популяции отмечены на открытых волнобойных местах. Изменчивый вид с неясной таксономией. Ареал голарктический.

*P. rutilus* Wulfg. Редкий рдест на валдайских озерах (Селигер, Валдайское, Велье, Коломенское и др.). В тихих, защищенных от ветра и волнения участках с глубинами до 1 м и преимущественно песчаными грунтами. По-видимому, находится на пределе ценотического оптимума. Ареал европейский, сдвинутый в океанические районы.

*P. trichoides* Schl. et Cham. Редкий на озерах вид, отмеченный в экотопах с песчаными грунтами. Ареал евразийский, исходно, по-видимому, европейский.

#### Секция Batrachoseris Irmisch

*Potamogeton crispus* L. Нечасто встречающийся рдест, больше характерный для водоемов, подверженных антропогенному воздействию, в частности, используемых для рыборазведения (оз. Пестово). На Валдае индицирует евтрофирование, особенно кальцием и органическими веществами. Ареал голарктический.

<sup>1</sup> В литературе (Паутова и др., 1987) для оз. Селигер отмечены внутрисекционные гибриды *P. X sparganiifolius* Laest. ex Fries (*P. gramineus* X *P. natans*), *P. X zizii* Mert. et Koch (*P. gramineus* X *P. natans*), *P. X nitens* Web. (*P. gramineus* X *P. perfoliatus*). Их также приводит А.А. Мязметс (1979) для европейской части СССР.



Подрод *Coleogeton* Reichenb.

*P. filiformis* Pers. Отмечен в озерах Бельское и Островно (Лисицына, 1977), Коломенском (Петровы, 1926). Для исследованной территории гляциальный реликт. Голарктический вид.

*P. pectinatus* L. Удивительно редкий вид, часто отсутствующий в прибойной литорали. Ареал почти плюризональный.

#### **Zannichelliaceae Dumort.**

*Zannichellia palustris* L. Приводится Л.А. Ивановым (1901) для близлежащего к району исследований Бологовскому озеру. Вид активно расселяется в водоемах Европейской России (Лисицына, 1977). Вполне возможно произрастание на валдайских озерах. Ареал голарктический.

#### **Najadaceae Juss.**

*Caulinia flexilis* Willd. Приводится для Валдая по литературным данным (Определитель..., 1981), ранее Л.А. Ивановым (1901) для Бологовского озера и Е.Е. Успенским (1912) для оз. Селигер. Редкий исчезающий реликтовый вид. Ареал голарктический.

*C. tenuissima* A. Br. Приводится для остаточных (ледниковых) озер Валдайской возвышенности (Определитель ..., 1981). Редчайший вид. Ареал европейский бореальный. Четвертичный реликт (Горлова, 1960).

#### **Iridaceae Juss.**

*Iris pseudacorus* L. Часто в приозерных черноольшаниках, евтрофных сплавинах, заболачивающихся берегах, преимущественно на торфянистых грунтах. На Валдае находится в цено-тическом и экологическом оптимумах. Евразийский неморальный вид.

#### **Juncaceae Juss.**

Род *Juncus* L.

Подрод *Poiophylli* Buchenau

Секция *Racophylli* Rouy

*Juncus bufonius* L. Часто на обсыхающих грунтах после спада вод. Образует временные группировки. Ареал голарктический.

*J. ranarius* Song. ex Billot. Обычно в полосе разливов озер после спада вод. Ареал евразийский.

Секция *Compressi* (Boiss.) Rouy

*J. compressus* Jacq. На отмелях озер после спада вод. Обычный ситник. Ареал евразийский бореальный.

Подрод *Septati* Buchenau

Секция *Articulati* Fries ex Rouy

*J. articulatus* L. Часто встречается на отмелях и сырых берегах озер, обсохших после спада вод, грунтах. Современный ареал голарктический очевидно на циркуматлантической основе.

Подрод *Juncus*

Секция *Juncus*

*J. effusus* L. Часто на берегах озер, приозерных заболоченных лугах и кустарничках. Ареал евразийский.

#### **Cyperaceae Juss.**

Род *Rhynchospora* Vahl.

*R. alba* (L.) Vahl. Иногда на приозерных болотах, сплави-нах. Редкий вид. Ареал циркумбореальный.

Род *Scirpus* L.

Подрод *Scirpus*

*S. radicans* Schkuhr. Встречается на песчаных и супесчаных отмелях. Ареал евразийский.

Подрод *Isolepis* (R. Br.) Peterm.

*S. lacustris* L. Самый распространенный камыш на валдайских озерах. Активный вид, часто формирующий мощные высокие заросли. На озерах территории находится в экологическом и цено-тическом оптимумах. Ареал евразийский.

*S. tabernaemontani* C.C. Gmel. Отмечен в нарушенном экотопе побережья оз. Бологое. Малоактивный вид. Ареал голарктический.

Род *Eleocharis* R. Br.

Подрод *Eleocharis*

Секция *Aciculares* Clarke

*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. Обычно на песчаных отмелях, в неглубокой воде, преимущественно на песчаных и илисто-песчаных грунтах. На Валдайской возвышенности находится в экологическом и цено-тическом оптимумах. Ареал голарктический.



Секция *Annuae* Beauverd

*E. ovata* (Roth) Roem. et Shult. Для исследованной территории указывается Н.А. Миняевым с соавт. (Определитель..., 1981). Растет на илистых и илисто-песчаных отмелях. Редкий вид. Ареал голарктический с отдаленными субтропическими связями.

Секция *Eleocharis*

*E. mamillata* Lindb. f. Встречается на отмелях и неглубокой воде преимущественно больших озер — Селигер, Валдайское, Шлино, Велье. Ареал евразийский бореальный.

*E. palustris* (L.) Roem. et Schult. Часто встречается на мелководьях большинства озер. На Валдайской возвышенности находится в экологическом и ценогическом оптимумах. Ареал голарктический.

*E. uniglumis* (Link) Schult. На песчаных и болотистых берегах. Евразийский вид.

Род *Carex* L.

Подрод *Carex*

Секция *Paludosae* Fries ex Kuk. in Engl.

*C. acutiformis* Ehrh. В прибрежьях некоторых озер на торфянистых и илисто-торфянистых грунтах. Ареал евразийский бореальный.

*C. lasiocarpa* Ehrh.<sup>1</sup> На приозерных, преимущественно верховых и переходных болотах, иногда в воде. Ареал голарктический.

Секция *Pseudocypereae* Tuckerm. ex Kuk.

*C. pseudocyperus* L. Очень распространенная осока в полосе разливов на заболачивающихся грунтах. Почти непременный компонент сплавин. На Валдайской возвышенности находится в экологическом и ценогическом оптимумах. Ареал голарктический с субтропическими связями.

Секция *Vesicariae* Fries ex Rouy

*C. rhynchophysa* C.A. Mey. Иногда на заболоченных прибрежьях и приозерных лугах и евтрофных болотах. Ареал голарктический.

*C. rostrata* Stok. Часто по заболоченным и заболачивающимся прибрежьям, у воды. На возвышенности находится в экологическом и ценогическом оптимумах. Ареал голарктический.

*C. vesicaria* L. Растет на обводненных прибрежных лугах и евтрофных болотах, у воды. Обычный вид, находящийся на исследованной территории в экологическом и ценогическом оптимумах. Ареал евразийский.

Секция *Acutae* (Carey) Christ.

*C. acuta* L. Широко распространен на заболоченных прибрежьях, сырых приозерных лугах, в верхней полосе разливов. Активный вид, ценообразователь. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал евразийский.

*C. aquatilis* Wahl. Экологически и географически замещающий предыдущий вид на несколько более глубоких местах. В прибрежьях озер. Нечасто. Ареал циркумбореальный.

*C. nigra* (L.) Reichard.<sup>1</sup> Часто встречается вместе с предыдущим видом. Иногда в верхней полосе разливов. Ареал условно циркуматлантический (псевдоатлантический).

Подрод *Vignea* (Beauv.) Peterm.

Секция *Paniculatae* (Carey) Christ.

*C. appropinquata* Schum. Обычно по топким заболоченным берегам. Находится в экологическом и ценогическом оптимумах. Ареал евразийский бореальный.

*C. paniculata* L. Редкий вид. Растет по заливаемым прибрежьям. Ареал европейский.

Секция *Vulpinae* (Carey) Christ.

*C. vulpina* L. Довольно обычно в полосе разливов озер, особенно в верхней зоне. Предпочитает песчаные и илисто-песчаные грунты. Находится в экологическом и ценогическом оптимумах. Ареал евразийский.

<sup>1</sup> Автором не отмечена гипергигрофильная осока *C. omskiana* Meinsh., находки которой вполне возможны. Также вероятно нахождение сходной по экологии *C. elata* All.

<sup>1</sup> Вполне возможно нахождение *C. riparia* Curt. в прибрежной зоне озер, полосе разливов.



## **Poaceae Barnh.**

*Agrostis gigantea* Roth. Довольно обычно в верхней полосе разливов преимущественно на песчаных грунтах. Иногда у воды. Ареал голарктический.

*A. stolonifera* L. Часто на сырых приозерных лугах, урезах, полосе разливов, иногда в неглубокой воде. Активный вид. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал евразийский, расширенный миграциями и культивированием.

*Alopecurus aequalis* Sobol. Обычно в неглубокой воде, остаточных лужах, сырых песках после спада вод. На исследованной территории находится в экологическом и ценоотическом оптимумах. Ареал голарктический.

*A. geniculatus* L. Экологически замещающий предыдущий вид на менее обводненных экотопах. Ареал условно циркуматлантический, сильно расширенный миграциями.

*Beckmannia eruciformis* (L.) Host. Редкий на озерах вид, отмеченный на сырых грунтах около воды с поверхностным или грунтовым подтоплением. Ареал евразийский, расширенный миграциями и интродукцией.

*Glyceria fluitans* (L.) R.Br. Заболачивающиеся обводненные прибрежья, лужи. Довольно обычно. Ареал европейский.

*G. maxima* (C. Hartm.) Holmb. Довольно обычно в обводненных прибрежьях на глубине до 0.5–0.6 м. Растет куртинами или единично в сообществах высокотравья. Компонент нескольких парциальных флор. Ареал в основе европейский, впоследствии расширенный.

*G. notata* Chevall. Обводненные прибрежья, заливы. В неглубокой воде. Ареал в основе европейский, затем расширенный.

*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert. Часто встречается по урезам и на болотистых и торфянистых приозерных лугах. Доминант. Ареал голарктический.

*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Очень активный вид на территории озер. Ценообразователь. Формирует мощные монодоминантные сообщества. Компонент нескольких парциальных флор. Находит экологический и ценоотический оптимумы. Доходит до глубины 1.5–1.7 м. Растет на разных грунтах. Ареал почти плурирегиональный.

*Poa palustris* L. Обычный вид на заболоченных периодически заливаемых прибрежьях, приозерных лугах, иногда непосредственно у воды. Ареал циркумбореальный.

*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. Широко распространенный на валдайских озерах вид. Растет в прибрежьях, преимущественно на илистых и илисто-песчаных грунтах на глубине до 0.8–0.9 м. Ценообразователь. Чаще формирует куртины. Ареал голарктический.

*Zizania aquatica* L. Культивируется на некоторых озерах, где чаще занимает прибрежья. Адвентивное включение. Естественный ареал – североамериканский (юго-восток Канады и восток США).

*Z. latifolia* (Griseb.) Stapf.<sup>1</sup> Иногда культивируется охотхозяйствами на отдельных водоемах. Растет в прибрежной полосе. Адвентивное включение. Естественный ареал – Дальний Восток России и Японо-Китайская флористическая область.

## **Araceae Juss.**

*Calla palustris* L. Часто по окраинам заболачивающихся озер, на сплавинах. Находится в экологическом и ценоотическом оптимумах. Субдоминант. Ареал голарктический.

## **Lemnaceae S.F. Gray**

*Lemna minor* L. Часто в заболачивающихся участках озер, преимущественно со стоячими или слабо подвижными водами. Ареал плурирегиональный.

*L. trisulca* L. В заболачивающихся прогреваемых водах с мощными илами или переотложенными торфами. Участвует в формировании «подводных лугов». Плурирегиональный вид.

*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. Обыкновенно вместе с двумя предыдущими видами чаще в виде небольшой примеси. Ареал плурирегиональный.

## **Sparganiaceae Rudolphi**

*Sparganium emersum* Rehm. Довольно обычно небольшими куртинами в неглубокой воде, преимущественно на илисто-

<sup>1</sup> Вполне возможно наличие в составе гидрофильной флоры Валдайской возвышенности *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Leersia oryzoides* (L.) Sw.



песчаных грунтах и поверхностным подтоплением. Ценозообразователь. Ареал голарктический.

*S. erectum* L. Отличается внутривидовой изменчивостью. Встречается вместе с предыдущим видом. Ценозообразователь. Ареал евразийский.

*S. gramineum* Georgi. Редкий на озерах вид. В. и В. Петровыми (1926) указывается для Коломенского озера, где образовывал заросли на глубинах до 1.5–1.9 м на песчаных или слегка заиленных грунтах. Ареал евразийский бореальный.

*S. minimum* Wallr. Редкий вид на заболачивающихся участках с поверхностным или грунтовым подтоплением. Ареал голарктический.

#### **Typhaceae Juss.**

*Typha angustifolia* L. Редкий для изученных озер вид. Отмечен на оз. Ситно Валдайского района Новгородской области. Растет на глубинах до 1.0–1.2 м на илистых грунтах. Ареал европейский.

*T. latifolia* L. В заболачивающихся прибрежьях и на нарушенных экотопах. Встречается чаще предыдущего. Ареал, при широком понимании вида, евразийско-североамериканский.

## **ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА**

### **Общие положения**

Водные и прибрежно-водные растения – обязательный компонент растительного покрова любой ботанико-географической области. Однако, несмотря на длительную историю исследования и значительный массив литературных источников – > 1.5 тыс. (Кузьмичев и др., 1992), эта экологическая группа остается еще слабоизученной. Дискуссионен вопрос об объеме водной флоры, с чем автор столкнулся уже на первых этапах изучения флоры и растительности озер Валдайской возвышенности, так как объем гидрофильной флоры разные исследователи понимают по-разному.

Известная «Флора гидрофитов» Ю.В. Рычина (1948) включает не только водные и прибрежно-водные растения, но и виды влажных местообитаний, за исключением древесных и кустарниковых форм. Каспер и Крауш (Casper, Krausch, 1980–1981) примерно также принимают объем водной флоры Средней Европы. В широком объеме водная флора принимается А.П. Белавской (1994), которая для России и сопредельных государств, прежде входивших в СССР, насчитывает 362 вида. Ранее Т.Н. Кутова (1977) для этой же территории приводила 244 вида. Очень узко объем водной флоры принимает Б.Ф. Свириденко (1987). Для водоемов Северного Казахстана он указывает всего 89 видов. Подобные примеры можно продолжить.

Разное понимание объема водной флоры можно объяснить исходными установками ученых, особенностями самих водоемов, прежде всего гидрологическим режимом, геоморфологией прибрежий, характером окружающей растительности и другими факторами. Все это чрезвычайно затрудняет, а порой исключает (при отсутствии списков видов) использование публикаций для сравнительной оценки региональных флор. Выдвигаемые предложения о каких-то придержках в отношении объема водной флоры, вполне разумные с точки зрения здравого смысла, не всегда достаточно логически обоснованы. Дискуссионный вопрос об объеме гидрофильной флоры, имеющий сам по себе длительную историю, це-



лесообразно рассматривать в понятиях и терминах современной сравнительной флористики (Юрцев, 1968, 1982, 1987; Юрцев, Камелин, 1991; Дидух, 1987, 1992). Они дают возможность, не заостряя внимания на количественной стороне, подойти дифференцированно к гидрофильному компоненту флоры любого региона. Однако этой операции должен предшествовать общий список видов, который называется генеральной выборкой видов растений, экологически связанных с водными, прибрежно-водными, сырыми и заболоченными экотопами. Термин «генеральная выборка» автор употребляет провизорно, как рабочий, осознавая, что он требует специального рассмотрения и обоснования.

### Таксономическая структура

В прибрежьях и мелководьях, приозерных болотах, находящихся в полосе разлива вод, учтено 158 видов сосудистых растений, относящихся к 43 семействам и 72 родам (табл. 1).

Цветковых насчитывается 153 вида, однодольных и двудольных соответственно 74 и 79, споровых сосудистых 5.

В количественном отношении флора озер Валдайской возвышенности превышает таковую водоемов Северо-Двинской водной системы, изученную А.Н. Красновой (1996). Однако это связано не столько с богатством гидрофильного компонента озер, сколько с разными оценками объема водной флоры (табл. 2).

Данные автора близки аналогичным данным А.И. Кузьмичева (1992) и А.Н. Красновой (1996). Но если рассматривать очень большие территории, как, например, бывший СССР, участие однодольных сильно возрастает по сравнению с двудольными (Белавская, 1994). Похожее соотношение у Б.Ф. Свириденко (1987), что объясняется узким пониманием флоры (плавающие и погруженные формы, воздушно-водные, почти полностью исключены виды сырых и влажных местообитаний), в составе которой неизменно преобладают однодольные.

Следующие семейства составляют гидрофильную флору в узком понимании: Nymphaeaceae – 5 видов, Ceratophyllaceae – 1, Hydrocharitaceae – 3, Potamogetonaceae – 17, Haloragaceae – 3,

**Таблица 1.** Таксономическая структура гидрофильной флоры

Семейство	Количество	
	родов	видов
Equisetaceae L. C. Rich. ex DC.	1	2
Isoëtaceae Dum.	1	2
Polypodiaceae Bercht. et J.Presl	1	1
Nymphaeaceae Salisb.	2	5
Ceratophyllaceae S.F.Gray	1	1
Ranunculaceae Juss.	3	9
Caryophyllaceae Vent.	1	2
Polygonaceae Juss.	2	9
Elatinaceae Dus.	1	1
Brassicaceae Burnett	3	6
Hippuridaceae Link	1	1
Primulaceae Vent.	3	4
Rosaceae Juss.	1	1
Fabaceae Lindl.	1	1
Lythraceae Jaume	2	2
Onagraceae Juss.	1	3
Haloragaceae R. Br.	1	3
Apiaceae Lindl.	4	4
Menyanthaceae Dum.	1	1
Rubiaceae Juss.	1	2
Boraginaceae Juss.	1	2
Scrophulariaceae Juss.	1	3
Lentibulariaceae Rich.	1	3
Lamiaceae Lindl.	3	3
Callitrichaceae Link	1	4
Lobeliaceae Juss.	1	1
Asteraceae Dum.	1	3
Butomaceae L. C. Rich.	1	1



Alismataceae Vent.	2	2
Hydrocharitaceae Juss.	3	3
Scheuchzeriaceae Rudolphi	1	1
Juncaginaceae L. C. Rich.	1	1
Potamogetonaceae Dum.	1	17
Zannichelliaceae Dum.	1	1
Najadaceae Juss.	1	2
Iridaceae Juss.	1	1
Juncaceae Juss.	1	5
Cyperaceae Juss.	4	21
Poaceae Barnhart	9	14
Araceae Juss.	1	1
Lemnaceae S.F. Gray	2	3
Sparganiaceae Rudolphi	1	4
Typhaceae Juss.	1	2

**Таблица 2.** Соотношение однодольных и двудольных видов гидрофильной флоры, %

Однодольные	Двудольные	Литературный источник
63	37	Свириденко, 1987
45	55	Кузьмичев, 1992
58	42	Белавская, 1994
39	61	Краснова, 1996
48	52	Данные автора

Elatinaceae – 1, Lentibulariaceae – 3, Callitrichaceae – 4, Lobeliaceae – 1, Butomaceae – 1, Alismataceae – 2, Zannichelliaceae – 1, Najadaceae – 2, Lemnaceae – 3, Sparganiaceae – 4, Typhaceae – 2 вида.

Гидрофильных представителей Poaceae – 5 видов, Cyperaceae – 5, Ranunculaceae – 4 (род *Batrachium*), Polygonaceae – 1, Primulaceae – 1, Rosaceae – 1, Apiaceae – 3, Menyanthaceae – 1 вид.

#### Структура экотипов (экологических групп) гидрофильных растений

Термин «экобиоморфа» и сходные с ним «биоморфа» (жизненная форма), «архитектурная модель» критически были рассмотрены И.В. Борисовой (1991). Б.А. Быков описывал жизненные формы как неразрывное единство биоморф и экоморф: «Экобиоморфа является совокупностью видов (а иногда внутри-видовых форм), имеющих сходные формы роста и биологические ритмы, а также сходные приспособительные средообразовательные особенности. Возникновение любой экобиоморфы происходило на основе общего закона эволюции: изменчивости организмов, естественного отбора тех популяций, свойства которых наиболее соответствуют условиям существования в сообществах, находящихся в определенных условиях внешней среды» (Быков, 1970, стр. 23–24).

Экологическая классификация сосудистых водных и прибрежно-водных растений – предмет острых дискуссий. В отношении данной экологической группы это самый сложный и запутанный вопрос. А.Н. Краснова (1996) отмечает, что он зашел в логический тупик и не находит удовлетворительного решения. Об этом свидетельствует громоздкая терминология, на что неоднократно обращалось внимание (Барсегян, 1982, 1990; Доброхотова и др., 1982; Свириденко, 1991).

Варминг (1902) в общей классификации жизненных форм растений выделяет группировки не прикрепленных к грунту (гидрохариты) и настоящих водных растений, прикрепленных к грунту. Последние он дифференцирует на нереиды (растительность



каменистых грунтов – бурые водоросли) и энолиды (растительность пресных водоемов). Группировки, образованные *Phragmites australis*, *Butomus umbellatus* и другими воздушно-водными растениями, он относит к водно-болотным.

Гамс (Gams, 1918) разделяет водные растения на плавающие, прикрепленные и укорененные. Последние он дифференцирует на классы гидрокриптофитов с вегетирующими органами в воде и амфикриптофитов с вегетирующими земноводными органами.

Наиболее известна классификация Б.А. Федченко (1949). Он выделил следующие группы: земноводные растения (*Typha*, *Phragmites* и другие воздушно-водные); укореняющиеся на дне водоемов, но с плавающими на поверхности листьями (*Nuphar*, *Potamogeton natans*); полностью погруженные укореняющиеся (большинство видов *Potamogeton*, *Najas*, *Myriophyllum*); свободно плавающие на поверхности воды, не связанные с грунтом (*Lemna*, *Hydrocharis morsus-ranae*); не укорененные и полностью погруженные в воду (*Utricularia*, *Ceratophyllum*).

В.М. Катанская (1981) выделила группы гидрофитов погруженных и плавающих. Воздушно-водные формы она относит к отдельной группе гелофитов. Кроме того, она отмечает группу приземистых растений (*Eleocharis acicularis*, *Ranunculus reptans*, *Callitriche palustris*), характеризуя их отдельно.

Б.Ф. Свириденко (1991) подходит к экобиоморфам водных растений как к адаптационным системам, содержащим структурные и физиономические особенности. Данный автор предлагает неоправданно усложненную и трудно воспринимаемую многоступенчатую иерархическую классификацию (тип, подтип, класс, группа, секция), в которой экобиоморфа это элементарная единица. На основании изучения флоры водоемов Северного Казахстана им выделено 55 экобиоморф. Последние представлены нередко всего одним видом. Существуют и другие классификации, предложенные Г.И. Поплавской (1948), А.П. Шенниковым (1950), И.Л. Кореляковой (1963), А.П. Белавской, Т.Н. Кутовой (1966). При всех достоинствах рассмотренных классификаций жизненных форм водных растений их объединяет общий недостаток – излиш-

няя статичность, недооценка фактора лабильности водной среды, что особенно проявляется в новейших классификациях.

В данной работе автор придерживается классификации, предложенной С. Гейны (Heiny, 1960). Ее достоинство заключается в том, что она основывается на таком фундаментальном признаке как динамичность водной среды в развитии водных растений. В этой и последующей работах (Макрофиты – индикаторы..., 1993) С. Гейны дифференцировал ряд экологических типов водных растений. Критерием их выделения послужили адаптации водных растений к смене экофаз в водоемах. Гидрологический режим большинства водоемов различается не только на протяжении года, но и по годам. В соответствии с этим С. Гейны выделил следующие экофазы: глубоководную, мелководную, болотную и наземную. Им соответствуют названия – гидрофаза, лимнофаза, лимозная и терастральная фазы. Кроме того, существуют еще экопериоды и экоциклы в развитии водных, прибрежно-водных и болотных растений, связанные чаще с цикличностью климата, а для прудов – с особенностями регулирования гидрологического режима. Экотипы автором выделяются в соответствии с установками С. Гейны и ниже рассматриваются подробнее.

Эугидатофиты (Eugidatophyta). Приспособлены к жизни в гидрофазе и литоральной экофазе. В лимозной экофазе отмирают. Их корневая система находится в воде или неглубоко в грунте. К ним относятся *Utricularia vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, большинство видов рода *Potamogeton*.

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

Плейстофиты (Pleustophyta). Способны произрастать в трех фазах: водной, прибрежной и болотной. В наземной экофазе особи отмирают. Обитают обычно в поверхностном слое воды. Корневая



система развита слабо или отсутствует. При помощи ветра свободно перемещаются по водоему. Представители – *Lemna minor*, *Spirodela polirhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*.

Тенагофиты (Tenagophyta). Проходят прибрежную и болотную экофазы. Непродолжительное время находятся в гидрофазе и наземной экофазе. При повышении уровня воды отрываются и становятся временно плавающими. Примеры – *Eleocharis acicularis*, *Limosella aquatica*, *Ranunculus reptans*.

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

Гидроохтофиты (Hydroochtophyta). Жизненный цикл проходят в лимозной, терастральной и литоральной экофазах. Первый год – в болотной или наземной, второй – в литоральной, третий – в литоральной и болотной экофазах. Корневая система развита слабо, достигает глубины 25–30 см. Большинство видов двух-трехлетние. Представители – *Alisma*, *Glyceria fluitans*, *Bolboschoenus maritimus*.

Охтогидрофиты (Ochtophyta). Адаптированы к жизни в прибрежной, болотной, наземной экофазах. Некоторое время способны вегетировать в гидрофазе. Представители этой группы имеют мощные надземные органы и развитую корневую систему, достигающую большой глубины – *Phragmites*, *Typha*, *Scirpus lacustris*.

Эвохтофиты (Euochtophyta). Приспособлены к жизни в литоральной и лимозной экофазах. Переносят кратковременные периоды гидрофазы и наземной экофазы. К этой группе относятся крупные осоки с развитой корневой системой – *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. riparia*, *C. aquatilis*.

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

Трихогигрофиты (Trichogygrophyta). Приспособлены к жизни в условиях кратковременного затопления и полного осушения экотопов. Многолетние виды со столоновидными побегами и разветвленной корневой системой. Примеры – *Ranunculus repens*, *Agrostis gigantea*, *Potentilla anserina*.

Пелохтофиты (Pelochtophyta). Весь жизненный цикл проходят в болотной экофазе. Однолетние растения с развитой поверхностной мочковатой корневой системой – *Carex bohemica*, *Poa annua*, *Eleocharis ovata*.

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

Экологически гидрофильная, в широком понимании, флора дифференцирована на собственно водный (гидроморфный) и болотный (геломорфный) варианты (табл. 3).

Даже на региональном материале они отражают основные пути экологической эволюции. Их два и они дифференцированы. На это указывает малочисленная промежуточная группа гидрогеломорфных экотипов, включающая 11 видов. Она погранична. Гидроморфных видов 47. Это ядро гидрофильной флоры, в узком понимании. В аспекте экологической эволюции группа гидроморфных экотипов для сосудистых цветковых растений представляет тупиковую линию развития, чуждую для этой систематической группы (Краснова, 1992). Гелогигроморфных видов 27. Их можно рассматривать как факультативное включение гидрофильного компонента флоры, у большинства авторов неизменно превышающее по численности.

Представители группы гидроморфных экотипов на озерах Валдайской возвышенности часто выступают доминантами, формируя наводные и находящиеся в толще воды фитоценозы. Участие гидрогеломорфных эковиоморфов в структуре растительного покрова не очень велико. Доминантов среди них немного, хотя отдельные виды могут давать всплески численности, связанные с



Таблица 3. Экобиоморфологическая структура флоры озер Валдайской возвышенности

Группа экотипов	Количество видов	Экотипы	Количество видов
Гидроморфные	47	Эугидатофиты	25
		Аэрогидатофиты	18
		Плейстофиты	4
Гидрогеломорфные	11	Тенагофиты	8
	1	Плейстогелофиты	3
Геломорфные	48	Гидроохтофиты	21
		Охтогидрофиты	16
		Эвохтофиты	11
Гелогигроморфные	27	Улигинозофиты	27
Гигроморфные	6	Трихогигрофиты	6
Гигромезоморфные	19	Пелохтофиты	6
		Пелохтотерофиты	13

сукцессионными рядами. Это больше относится к плейстогелофитам – *Cicuta virosa*, *Calla palustris*, *Menyanthes trifoliata* – типичным сплавинообразователям.

На озерах велика роль геломорфных экотипов, особенно охтогидрофитов и эвохтофитов, приводящих к прогрессирующему заболачиванию и заторфовыванию водоемов. Ценоотически активны *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Scolochloa festucacea*. Напротив, роль гидроохтофитов незначительна, что является особенностью естественных водоемов. Как известно, представители этой группы в обилии развиваются на вновь созданных искусственных или техногенных водоемах – особенно виды родов *Alisma* и *Bidens*.

Гелогигроморфные экотипы включают улигинозофиты – самые многочисленные (27 видов). Доминантов среди них немного, что, по-видимому, связано с частой сменой экофаз.

Гигроморфные и гигромезоморфные экотипы, вместе насчитывающие 25 видов, в структуре растительного покрова заливаемых побережий, не играют существенной роли.

В целом, рассмотренный спектр жизненных форм отражает основные черты экологического состава изученной флоры региона.

#### Ареалогический анализ

По А.И. Толмачеву (1974, стр. 15), «Ареал – это часть земной поверхности (или акватории), в пределах которой встречается данный вид или группа растений». Ареалы растений в большинстве неповторимы. В природе найдется очень мало видов, границы распространения которых совпадают. Это объясняется экологическими и ценоотическими особенностями видов, их возрастом, историей развития природного процесса страны и другими причинами, чрезвычайно затрудняющими типологию ареалов. Создание их единой классификации вряд ли возможно. Каждый исследователь строит свою систему ареалов, исходя из региональных особенностей изучаемой флоры, т.е. положения изучаемого района в системе ботанико-географического районирования, целей и задач исследования.



В основу разработанной классификации ареалов гидрофильной флоры Валдайской возвышенности положен зонально-региональный принцип, часто используемый ботанико-географами. Этот подход дает возможность анализировать виды и с точки зрения их ареагенетических связей. В последнем случае гидрофильная флора может быть относительно легко дифференцирована на бореальную и более теплоумеренную (неморальную) фракции. Бореальные виды показывают наибольшую активность и распространение в соответствующих областях, неморальные – отличаются более широким распространением, проявляя однако наибольшую активность в теплоумеренных областях. Первоначальный состав в последствии был усложнен многочисленными миграциями в широтном и меридиональном направлениях, но исходные ареагенетические связи все же поддаются интерпретации.

Ареалогическая структура гидрофильной флоры Валдайской возвышенности приведена ниже:

Тип ареала	Число видов	%
Плюрирегиональный	10	6
Голарктический	49	31
Евразийский	33	22
Европейский	14	9
Циркумбореальный	18	11
Евразийский бореальный	22	14
Европейский бореальный	1	1
Циркуматлантический	7	4
Адвентивный	3	2
Всего	158	100

Видов с плюрирегиональным (мультизональным) распространением, т.е. встречающихся в большинстве ботанико-географических областей, 10. К ним относятся преимущественно погруженные и плавающие формы – все рясковые, некоторые рдесты, тростник и другие. Почти космополитному распространению

способствовали, несомненно, водный образ жизни, а в последние столетия, может быть и деятельность человека. Считается (Гроссгейм, 1936), что виды с плюрирегиональным распространением в основе представляют производное голарктической флоры, что согласуется с мнением автора.

Гораздо больше голарктических видов – 49. Это самая многочисленная ареальная группа, в составе которой также преобладают погруженные и плавающие формы – *Potamogeton nodosus*, *P. obtusifolius*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *P. crispus*, *P. praelongus*, *P. filiformis*, *P. pusillus*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Batrachium trichophyllum*, *Caulinia flexilis*, *Zannichellia palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Utricularia vulgaris*, *Callitriche hamulata*, *C. hermaphrodita*, *C. palustris*, *Sparganium emersum*, *S. minimum*. В интерпретации А.А. Гроссгейма (1936), виды исследованной территории ареагенетически в большинстве связаны с лесными областями.

Значительную фракцию представляют воздушно-водные формы – *Carex pseudocyperus*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustris*, *Alisma plantago-aquatica*, *Scolochloa festucacea*, *Scirpus tabernaemontani*, *Alopecurus aequalis*.

На втором месте по численности находится евразийская (или палеарктическая) группа видов – 33. В ней преобладают болотные (гелофильные) виды – *Eleocharis uniglumis*, *Thyselinum palustre*.

Небольшую фракцию составляют погруженные и плавающие виды – *Stratiotes aloides*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton compressus*, *P. lucens*, *P. trichoides*, *Batrachium circinatum*, *Hydrocharis morsus-ranae*. Ареагенетически они связаны с лесными областями Евразии. Следует отметить условно, с долей допущений, наличие в этой группе палеарктико-древнесредиземноморских видов. К ним относится *Butomus umbellatus*. Во всяком случае, этот вид и не всегда признаваемый *B. junceus* Turcz., встречающийся на юге Восточной Сибири в неглубоких водоемах, часто временных, имеют общего, более теплофильного, предка, ближе к которому стоит последний. *B. umbellatus* производит впечатление более «неморального» растения. К палеарктико-древнесредиземноморским (также условно)



могут быть отнесены *Carex acuta*, *Sagittaria sagittifolia*, *Oenanthe aquatica*, *Scirpus lacustris*, *S. radicans*, *Sparganium erectum*, *Typha latifolia*, *Cicuta virosa*, *Bidens radiata*, *Veronica scutellata*, *V. anagallis-aquatica*, *Ranunculus lingua*, *Sium latifolium*, *Iris pseudacorus*, *Juncus effusus*, *Persicaria minor*, *Rumex maritimus*.

Европейских видов 14. Ареалогенетически они также связаны с лесными областями, в основном, как и для Голарктики и Палеарктики, полосой распространения широколиственных лесов, доходящей на востоке, примерно, до Урала. Однако их граница не Уральский хребет. Она должна проводиться по восточным форпостам широколиственных лесов европейского облика (Гроссгейм, 1936; Клеопов, 1941). Экологически в группе европейских видов преобладают в основном формы прибрежно-водных и сырых местообитаний. Истинно водных несколько.

По региональному признаку европейские виды могут дифференцироваться на паневропейские и средне-западноевропейские. Ниже дается их характеристика.

*Nymphaea alba* – вид, редкий на озерах, с распространением в неморальных областях Европы. На озерах Валдайской возвышенности находится гораздо севернее границы экологического и ценотического оптимумов. По-видимому, в пределах Северо-Запада России представляет реликт атлантического происхождения. На это, в частности, указывают гибридогенные формы *N. alba* L. X *N. candida* J. Presl.

*Rumex hydrolapathum* – типичный европейский вид, обычный для прибрежий озер.

*R. obtusifolius* – вид, с субатлантическими связями, по-видимому, находящийся на пределе экологического и ценотического оптимумов.

*Rorippa sylvestris* – европейский вид, иррадиировавший в лесостепные и степные области.

*Hottonia palustris* – паневропейский, в общем, неморальный вид. Редкий на озерах, что объясняется нахождением далеко за северной границей экологического и ценотического оптимумов.

*Epilobium parviflorum* – вид, с широкими иррадиациями в бореальные и неморальные области.

*Callitriche cophocarpa* – паневропейский неморально-бореальный вид.

*Potamogeton rutilus* – западноевропейский, по распространению, вид. Вероятно, через Валдайскую возвышенность проходит восточная граница ареала. Отмечен для озер Селигер, Велье, Коломенское.

*Carex paniculata* – преимущественно европейский вид с иррадиацией в Западное Средиземноморье.

*Beckmannia eruciformis* – преимущественно неморальный вид, находящийся за северной границей экологического и ценотического оптимумов.

*Glyceria fluitans* – в основном неморальный вид. Заносный в Северной Америке.

*G. maxima* – паневропейский вид с распространением на юг Западной Сибири. Североамериканские популяции, возможно, имеют заносный характер.

*G. notata* – паневропейский вид с островными местонахождениями в Западной Сибири, в частности, в Кузнецком Алатау. Сахалинские популяции имеют заносное распространение. Не ясно довольно широкое распространение в Средней Азии. Находится в экологическом и ценотическом оптимумах.

*Typha angustifolia* – удивительно редкий на озерах возвышенности вид. При узком понимании, это европейский, иррадиировавший в Восточную Сибирь и Среднюю Азию вид. В Северной Америке замещается близкородственной расой.

Бореальные виды связаны со становлением и развитием бореальной флоры, возникшей благодаря процессу изоляции Полярного бассейна от Мирового океана и охлаждению, начавшимся, по-видимому, в конце миоцена. Ее формирование протекало в высоких широтах на некогда единой территории Евразийско-американского континента. Последующее разъединение евразийского и американского континентов обусловило соответствующую дифференциацию бореальной флоры на региональные варианты.

Бореальная группа гидрофильного компонента флоры Валдайской возвышенности насчитывает 41 вид.

Циркумбореальных видов 18. Водные и прибрежно-водные – *Persicaria amphibia*, *Potamogeton alpinus*, *Batrachium divaricatum*,



*Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Carex aquatilis*, *C. rostrata*, *Bidens cernua*, *Caltha palustris*, *Menyanthes trifoliata*.

Евразийских бореальных видов 21. Из водных и прибрежно-водных входят *Batrachium kaufmannii*, *Nymphaea tetragona*, *N. candida*, *Nuphar pumila*, *Myriophyllum sibiricum*, *Sparganium gramineum*, *Rorippa amphibia*, *Rumex aquaticus*, *Elatine hydropiper*. Гораздо больше в этой группе болотных и лугово-болотных видов – *Triglochin palustre*, *Carex appropinquata*, *C. acutiformis*, *Myosotis caespitosa*, *M. scorpioides*, *Cardamine dentata*, *Galium uliginosum*, *Stachys palustris*, *Lycopus europaeus*, *Epilobium hirsutum*.

Единственный европейский бореальным вид – примечательный *Caulinia tenuissima*, редкий исчезающий вид, реликт ледниковой эпохи.

Следует отметить, что европейская бореальная флора формировалась в тесных контактах с евразийской. Она всегда четко просматривается и ареагенетически больше связана с северными районами Европейской России и Скандинавии.

Видов с циркуматлантическим ареалом 7. Ареагенетически они связаны с атлантическими и прилегающими к ним районами и островами Европы и Северной Америки. Этот элемент флоры понимается в широком смысле, как это было предложено Хультемом (Hulten, 1958). Ядро этой группы составляют евратлантические виды – *Isoetes setacea*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Alopecurus geniculatus*, *Carex nigra*, *Subularia aquatica*, *Juncus articulatus*.

Адвентивный элемент флоры играет незначительную роль. На изученных озерах к нему относятся североамериканские *Elodea canadensis*, *Zizania aquatica*, дальневосточный *Z. latifolia*.

О распространении в Европе *Elodea canadensis* существует большой объем литературы, частично сведенный в библиографическом указателе А.И. Кузьмичева с соавт. (1992), а также в сводке Süßwasserflora von Mitteleuropa (Casper, Krausch, 1980, 1981). Поскольку некоторые озера Валдайской возвышенности использовались в прошлом в качестве водных путей и соединялись посредством рек и каналов с другими водными транспортными системами центральных областей Европейской России, можно предположить, что элодея появилась не позднее середины прошлого века (Петун-

ников, 1886; Мейер, 1901; Шестериков, 1902; Гриневецкий, 1910; Скалозубов, 1910; Стемпинский, 1910).

*Zizania aquatica* в России впервые был посеян в 1912 г. на оз. Велье в Ленинградской обл. (Генерозов, 1934; 1956).

Естественный ареал *Z. latifolia* охватывает Японо-Китайскую флористическую область.

Наиболее активна из перечисленных видов элодея. Но даже и этот вид на изученных озерах тяготеет к нарушенным экотопам. Оба других вида малоактивны и занимают значительные площади только на тех водоемах, где разводились в промыслово-охотничьих целях. Во всяком случае, их дальнейшее распространение не отмечено.

### Типологические комплексы

О разном понимании объема водной флоры уже упоминалось выше. Этот дискуссионный и запутанный вопрос необходимо ввести в русло установок и теоретических представлений современной сравнительной флористики. Одно из положений последнего – типологическая дифференциация полной территориальной совокупности видов растений (ПТСВР) на типологические комплексы. Исходя из этого, водная флора озер Валдайской возвышенности представляет сочетание нескольких структурных типологических комплексов или единиц:

Типологический комплекс	Количество	видов
		%
Гидрофитон	56	36
Гигрофитон	39	24
Псаммомезогигрофитон	23	15
Пратомезогигрофитон	16	10
Палюдофитон	24	15
Всего	158	100

Центральное место в ней занимает собственно водная флора – гидрофитон. Остальные виды относятся к другим типологиче-



ским комплексам. Очень большую группу видов, нередко называемых полупогруженными (тростник, камыш озерный, рогозы и др.), без особых натяжек можно выделить в комплекс гигрофитона и характеризовать отдельно. В составе многих локальных гидрофильных флор значительный удельный вес составляют виды эвтрофных болот, нередко называемых гелофитами. Они относятся к комплексу палюдофитона. Для пойм рек на сыром аллювии и прибрежий водохранилищ с переменным уровнем отмечена группа видов, экогенетически связанных с сырыми песками – псаммомезогигрофитон. В состав водной флоры входят также гигрофильные варианты других типологических комплексов, включающие небольшое число видов.

Таким образом, представление о типологической разнокачественности того, что подразумевается под водной флорой, должно быть определяющим, а соответствующие термины – гидрофитон, гигрофитон и другие – базовыми понятиями. Что касается самого термина «водная флора», широко бытующего в литературе, то упразднить его нет никакого смысла. Исследователи могут вводить в состав водной флоры любое число видов, сообразуясь со своими взглядами и спецификой водоемов, но с обязательной дифференциацией на типологические разности. Только при таком условии возможны сопоставление и анализ региональных работ, подготовка обобщающих сводок по флоре и растительности водоемов России.

В комплекс гидрофитона включены 56 видов, относящиеся к 18 семействам. В него входят все представители Potamogetonaceae – 17 видов, Nymphaeaceae – 5, Sparganiaceae – 4, Hydrocharitaceae – 3, Lentibulariaceae – 3, Haloragaceae – 3. Двудольных – 24, однодольных – 30, сосудистых споровых – 2 вида. Соотношение однодольных и двудольных 1:1. Необходимо обратить внимание на относительное видовое разнообразие исследованной флоры по сравнению с аналогичными комплексами других районов. Например, на озерах Северо-Двинской водной системы комплекс гидрофитона насчитывает 32 вида (Краснова, 1996). Структура экотипов гидрофитона Валдайских озер следующая: эугидатофитов – 22, аэрогидатофитов – 17, плейстофитов – 7, гид-

роохтофитов – 6 и тенагофитов – 4 вида. Преобладают виды с голарктическим ареалом – 19.

Гидрофитон (Hd): *Isoetes setacea*, *I. lacustris*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *N. tetragona*, *Ceratophyllum demersum*, *Batrachium circinatum*, *B. divaricatum*, *B. kaufmannii*, *B. trichophyllum*, *Persicaria amphibia*, *Elatine hydropiper*, *Hippuris vulgaris*, *Hottonia palustris*, *Myriophyllum sibiricum*, *M. spicatum*, *M. verticillatum*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *U. vulgaris*, *Callitriche cophocarpa*, *C. hamulata*, *C. hermaphrodita*, *C. palustris*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. compressus*, *P. crispus*, *P. filiformis*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. nodosus*, *P. obtusifolius*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *P. pusillus*, *P. rutilus*, *P. trichoides*, *Zannichellia palustris*, *Caulinia flexilis*, *C. tenuissima*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *S. gramineum*, *S. minimum*.

В комплексе гигрофитона насчитывается 39 видов, относящихся к 14 семействам. Однодольных – 22 вида, двудольных – 17, споровых – 1 вид. Структура экотипов следующая: гидроохтофитов – 10, охтогидрофитов – 12, улигинозофитов – 6, пелохтотерофитов – 5, эвохтофитов – 3 вида, по одному тенагофитов, плейстогелофитов, трихогигрофитов. Преобладают виды с евразийским ареалом – 13, несколько меньше голарктических видов – 7, европейских – 6, циркумбореальных – 5, с плюрирегиональным ареалом – 3 вида, 2 – с евразийско-бореальным распространением. Один атлантический вид и 2 адвентивных включения.

Гигрофитон (Hg): *Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris*, *Ranunculus lingua*, *Rumex aquaticus*, *R. hydrolapathum*, *Rorippa amphibia*, *R. palustris*, *R. sylvestris*, *Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Veronica scutellata*, *Lobelia dortmanna*, *Bidens cernua*, *B. radiata*, *B. tripartita*, *Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Iris pseudacorus*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. pseudocyperus*, *C. rostrata*, *Eleocharis palustris*, *Scirpus lacustris*, *S. radicans*, *S. tabernaemontani*, *Alopecurus aequalis*, *Glyceria fluitans*, *G. maxima*, *G. notata*, *Phragmites australis*, *Scolochloa festuacea*, *Zizania aquatica*, *Z. latifolia*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*.



Псаммомезогигрофитон насчитывает 23 вида, относящихся к 8 семействам, 15 родам. Однодольных 8, двудольных 15 видов. Структура экотипов: пелохтотерофитов 7 видов, трихогигрофитов – 3, улигинозофитов – 6, пелохтофитов – 3, тенагофитов – 3 и 1 гидроохтофит. Преобладают виды с голарктическим ареалом – 10.

Псаммомезогигрофитон (Ps): *Ranunculus flammula*, *R. reptans*, *R. sceleratus*, *Sagina nodosa*, *S. procumbens*, *Persicaria hydropiper*, *P. minor*, *P. maculata*, *Rumex maritimus*, *R. obtusifolius*, *R. pseudonatronatus*, *Subularia aquatica*, *Peplis portula*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*, *Juncus alpino-articulatus*, *J. articulatus*, *J. bufonius*, *J. compressus*, *J. effusus*, *Eleocharis acicularis*, *E. mamillata*, *E. ovata*.

В комплекс пратомезогигрофитона входит 16 видов, относящихся к 9 семействам, 12 родам. Однодольных и двудольных по 8 видов. Экобиоморфы: улигинозофитов 6 видов, трихогигрофитов – 2, гидроохтофитов – 2, охтогидрофитов – 3, по одному виду эвохтофитов, пелохтофитов и плейстотерофитов. Пратомезогигрофитон (Pr): *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Lathyrus palustris*, *Lythrum salicaria*, *Epilobium hirsutum*, *E. parviflorum*, *Lycopus europaeus*, *Scutellaria galericulata*, *C. nigra*, *C. vulpina*, *Agrostis gigantea*, *Agrostis stolonifera*, *Alopecurus arundinaceus*, *A. geniculatus*, *Beckmannia eruciformis*, *Phalaroides arundinaceae*, *Poa palustris*.

Палюдофитон включает 23 вида, 14 семейств, 16 родов. Однодольных – 11, двудольных – 10, сосудистых споровых – 2 вида. Структура экотипов: улигинозофитов 10 видов, эвохтофитов 7, пелохтофитов 2 вида, по одному виду из групп тенагофитов, гидроохтофитов, плейстогелофитов и охтогидрофитов. Больше всего видов с евразийско-бореальным распространением – 8, с циркумбореальным ареалом – 5 видов. Отсутствуют мультирегиональные, циркуматлантические и адвентивные виды. Палюдофитон (Pl): *Thelypteris palustris*, *Equisetum palustre*, *Cardamine dentata*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Comarum palustre*, *Epilobium palustre*, *Thyselinum palustre*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Myosotis caespitosa*, *M. scorpioides*, *Stachys palustris*, *Scheuchzeria palustris*, *Triglochin palustre*, *Carex acutiformis*, *C. appropinquata*, *C. lasio-*

*carpa*, *C. paniculata*, *C. rhynchophysa*, *C. vesicaria*, *Eleocharis uniglumis*, *Rhynchospora alba*, *Calla palustris*.

### Парциальные флоры

Парциальная флора (ПФ) – это инициальная флористическая система топологического уровня, флора экотопов. В этом разделе гидрофильная флора изученных озер анализируется как система ПФ. Метод ПФ в научный обиход вошел недавно в связи с развитием идей и представлений современной сравнительной флористики, основы которой были заложены А.И. Толмачевым (1931, 1986) и в последние годы активно разрабатываются Б.А. Юрцевым и Р.В. Камелиным (1991) и кругом их последователей.

Метод ПФ широко применяется в современной сравнительной флористике. Под ПФ подразумеваются флоры однородных экотопов. Сравнение ПФ разных регионов дает возможность оценить полноту флоры в целом, ее насыщенность, степень естественности, выявить активность видов. Сама экологическая разнокачественность территории, выражаемая через набор экотопов, зависит от степени гетерогенности ландшафта. Б.А. Юрцев и Б.И. Семкин (1980), приводя соответствующие примеры, предлагают различать экотопы трех уровней: микроэкотопы, мезоэкотопы, макроэкотопы. Первым соответствуют группы формаций отечественной классификации растительности, основывающейся на критериях доминантности, или ассоциации школы Браун-Бланке. В ландшафтоведении микроэкотопы соответствуют фациям, мезоэкотопы, в общем, классу формаций и урочищу. Макроэкотопы представляют более крупную единицу. Б.А. Юрцев (1997) в качестве примера рассматривает две морские косы протяженностью от 3 до 8 км с пляжами, молодыми песчано-галечниковыми валами, древними валами, илистыми берегами лагун, заливаемыми при нагонных ветрах, озерами, протоками и т. д. Однако анализ опубликованных работ показывает, что принцип однотипности ранга экотопов не всегда выдержан. Отдельные экотопы, особенно так называемые «азональные», у некоторых авторов представляют сборные образования. Например, в работе Л.Л. Занохи (1987) ПФ



долины небольшой речки и заливаемой поймы (подзона южных тундр Таймыра) перекрываются, ибо приуроченные к ним экотопы геоморфологически представляют близкие образования.

Для озер Валдайской возвышенности выделено 11 ПФ: 1 – прибрежий водоемов со стабильным или незначительно меняющимся уровнем, с глубиной 90–250 см; 2 – прибрежий водоемов со стабильным или незначительно меняющимся уровнем, с глубиной 0–90 см; 3 – урезом; 4 – прибойной литорали; 5 – заболоченных вод; 6 – заболоченных побережий; 7 – старых сплавин; 8 – молодых сплавин; 9 – заболачивающихся побережий; 10 – влажных заливных песков; 11 – микропонижений.

Выделенные типы экотопов отражают экологическую разнокачественность водной и прибрежно-водной среды. Несмотря на то, что любой водоем представляет интегрированную в пространстве и во времени систему экотопов, степень дифференциации последних достаточно четко выражена и они сравнительно легко поддаются флористической типизации.

Приуроченность видов изученных водоемов к парциальным флорам приведена в табл. 4.

Структура парциальных флор следующая: ПФ-1 включает 51 вид, ПФ-2 – 66, ПФ-3 – 38, ПФ-4 – 11, ПФ-5 – 49, ПФ-6 – 73, ПФ-7 – 28, ПФ-8 – 33, ПФ-9 – 87, ПФ-10 – 54, ПФ-11 – 87 видов растений.

Для определения сходства ПФ был применен коэффициент флористического сходства Жаккара ( $K_j$ ), который вычисляется по формуле:

$$K_j = c: (a + b - c),$$

где  $a$  – число видов в одной флоре,  $b$  – число видов в другой флоре,  $c$  – число общих для двух флор видов.

По мнению В.М. Шмидта (1980), он наиболее понятен с биологической точки зрения и подходит для сравнительного анализа флор. Этот коэффициент для аналогичных целей применялся другими исследователями (Юрцев, Семкин, 1980; Заноха, 1987; Краснова, 1996). Он особенно удобен для выборок флоры с ограниченным числом видов. Для многовидовых совокупностей (региональных флор) употребляется более сложная математическая обработка (Гусарова, Семкин, 1986; Дидух, 1992; Новосад, 1992 и

др.). Числа общих видов парциальных флор озер Валдайской возвышенности и результаты вычислений коэффициента флористического сходства (%) приведены в табл. 5.

К первому классу относятся ПФ 6, 9, 1, 5, 2, 11, 3 и 10. При этом внутри этого класса просматриваются еще три подкласса. К первому из них относятся ПФ 6 и 9 – заболоченных и заболачивающихся прибрежий. Ко второму – 1, 5, 2 и 11 – прибрежий водоемов со стабильным уровнем и глубинами 90–250 см, прибрежий водоемов со стабильным уровнем и глубинами 0–90 см, заболоченных вод, микропонижений в полосе литорали. Третий подкласс образуют ПФ 3 и 10 – урезом и влажных заливных песков, что довольно неожиданно и, по-видимому, представляет региональную особенность.

Менее дифференцированным оказывается второй класс, состоящий из ПФ 7 и 8 – старых сплавин и молодых сплавин, сходство которых очевидно и в дополнительных комментариях не нуждается.

Третий класс образован ПФ 4 – прибойной литорали. Это автономная группа, имеющая незначительную степень сходства с остальными ПФ.



**Таблица 4.** Видовой состав парциальных флор озер Валдайской возвышенности

[illegible]

<i>Ceratophyllum demersum</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+
<i>Batrachium circinatum</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. divaricatum</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>B. kaufmannii</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>B. trichophyllum</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Callia palustris</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>Ranunculus flammula</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>R. lingua</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>R. reptans</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>R. sceleratus</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Sagina nodosa</i>	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. procumbens</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Persicaria amphibia</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. hydropiper</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. minor</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-







<i>Thyselinum palustre</i>	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Sium latifolium</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Menyanthes trifoliata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+
<i>Galium palustre</i>	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>G. uliginosum</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+
<i>Myosotis caespitosa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+
<i>M. scorpioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>V. beccabunga</i>	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>V. scutellata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Utricularia intermedia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>U. minor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>U. vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lycopus europaeus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scutellaria galericulata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Stachys palustris</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>Callitriche cophocarpa</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. hamulata</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>C. hermaphrodita</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. palustris</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Lobelia dortmanna</i>	+	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Bidens cernua</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. radiata</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. tripartita</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Butomus umbellatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elodea canadensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stratiotes aloides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-







[illegible]

*Rhynchospora alba*  
*Scirpus lacustris*  
*S. radicans*  
*S. tabernaemontani*  
*Agrostis gigantea*  
*A. stolonifera*  
*Alopecurus aequalis*  
*A. geniculatus*  
*Beckmannia eruciformis*  
*Glyceria fluitans*  
*G. maxima*  
*G. notata*  
*Phalaroides arundinacea*  
*Phragmites australis*  
*Poa palustris*







## ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

### Общие положения

Ценотическая дифференциация растительного покрова любой территории или ее отдельного экологического типа выражается через систему синтаксонов разного ранга, наименьшая элементарная единица которой – ассоциация. Ассоциация представляет обобщенный образ конкретных растительных сообществ или фитоценозов, однородных по ряду критериев. На международном ботаническом конгрессе в Брюсселе в 1910 г. (Flahault, Schröter, 1910, стр. 24) было принято ее определение: «Ассоциация – фундаментальная единица в растительной социологии, есть растительное сообщество определенного флористического состава, с однородными условиями местообитания и однородной физиономией». Приведем другое определение: «Ассоциация – ранг синтаксономической иерархии при флористическом подходе к классификации растительности» (Миркин и др., 1989, стр. 25). В трактовке Баркмана (Barkman, 1990), ассоциация представляет наименьшую абстрактную единицу растительности, которая имеет, по крайней мере, один константный таксон и один абсолютный или локальный характерный таксон, или же это эквивалентная единица, отличающаяся от всех других единиц растительности дифференцирующими таксонами.

Содержание фитоценоза представляет сложное многогранное образование. Разные авторы вкладывают в него разный смысл. Отечественный теоретик в области геоботаники А.А. Ниценко (1971), проанализировав смысл понятия фитоценоз, предложил следующие критерии его выявления: 1) ярусное положение, 2) мозаичное сложение (признак, включающий и закономерности распределения видов в широком смысле), 3) состав доминантов, 4) состав видов разной экологической принадлежности (индикаторов условий), 5) ритмику сезонного развития (смена аспектов), 6) многогодовые изменения, 7) реакции на воздействия, 8) жизнеспособность, 9) характер местообитания.

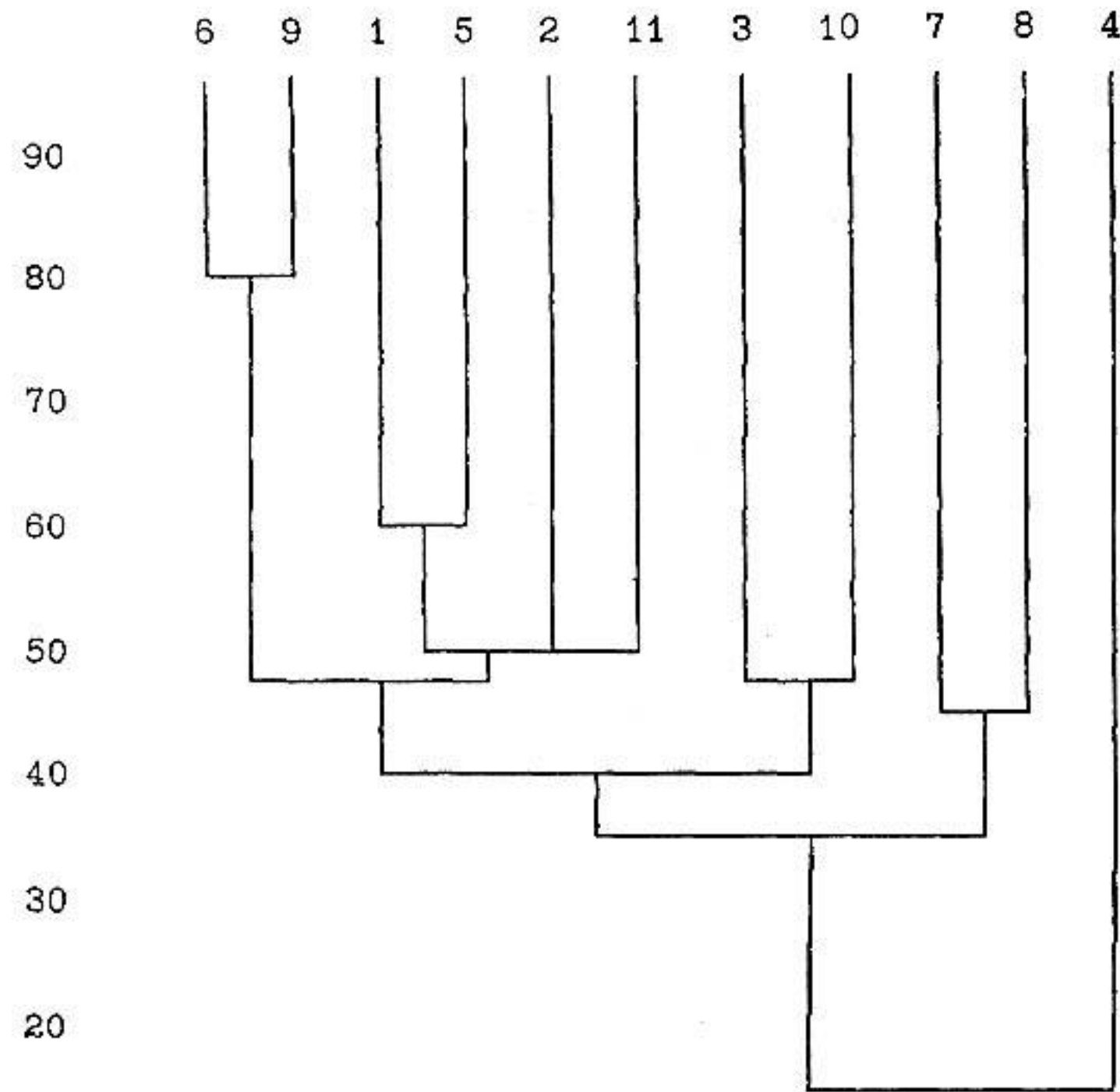


Рис. 2. Дендрограмма сходства парциальных флор озер Валдайской возвышенности: 1 – прибрежий водоемов со стабильным или незначительно меняющимся уровнем, с глубиной 90–250 см; 2 – прибрежий водоемов со стабильным или незначительно меняющимся уровнем, с глубиной 0–90 см; 3 – урезом; 4 – прибойной литорали; 5 – заболоченных вод; 6 – заболоченных побережий; 7 – старых сплавин; 8 – молодых сплавин; 9 – заболачивающихся побережий; 10 – влажных заливных песков; 11 – микропонижений.



Фитоценоз в трактовке школы современной сравнительной флористики представляет непрерывный участок растительного покрова, достаточно однородный по составу и соотношению, а также взаимодействию как видов, так и типов особей (Юрцев, Камелин, 1991). Несколько иначе понимает фитоценоз один из последователей применения флористических критериев в отечественной геоботанике Б.М. Миркин с соавт. (1989, стр. 199): «Фитоценоз – условно ограниченный участок фитоценотического континуума, совокупность популяций растений, связанных условиями местообитания и взаимоотношениями в фитоценозе в пределах более или менее однородного комплекса среды (экотопа)».

Различия в содержании понятий «ассоциация» и «фитоценоз», прежде всего касающиеся методов их описания, выделения и последующей процедуры классификации, объясняются разными подходами исследователей, придерживающихся теоретических установок определенных геоботанических школ.

Отечественные фитоценологи выделяют ассоциации на доминантно-эдификаторной основе, в зарубежной Европе – на флористических критериях. Наибольшим авторитетом и влиянием там пользуется франко-швейцарская школа Браун-Бланке («бланкисты»). В последние два десятилетия идеи и подходы этой школы применяют и отечественные фитоценологи. Отметим, что доминантный и флористический подходы, приложенные к анализу водной растительности, приводят к сходным результатам. Объем выделенных основных единиц – ассоциаций часто совпадает. Это объясняется малой видовой насыщенностью ценозов и тем, что доминантные виды одновременно и диагностические.

Автор придерживается принципов и подходов классификации растительности, основанных на флористических критериях, наиболее полно отвечающих поставленным целям и задачам исследования. Они дают возможность объективной оценки и сравнения синтаксономического разнообразия озер изученной территории и дифференциации гидрофильной растительности других районов.

Основные синтаксономические единицы школы Браун-Бланке и близких к ней течений – ассоциация, союз, порядок, класс. Ассоциация выделяется по комбинации диагностических

видов. Союз представляет объединение ассоциаций по характерным видам, относящимся к одной или очень близким биоморфам. В порядок входят союзы по сходству жизненных форм, но с учетом произрастания в подобных экотопах. Наконец, класс включает порядки по наличию общих диагностических видов и приуроченности к сходным экотопам.

### Продромус растительности озер Валдайской возвышенности

- К. Lemnetea R.Tx. 1955
- П. Lemnetalia R.Tx. 1955
- С. Lemnion R.Tx. 1955
- Acc. Lemnetum trisulcae Soò 1927
- Acc. Lemno-Spirodeletum Koch 1954
- П. Hydrocharitetalia Rübel 1933
- С. Hydrocharition Rübel 1933
- Acc. Hydrocharitetum morsus-ranae Van Langend. 1935
- Acc. Stratiotetum aloides Pass. 1964
- Acc. Ceratophylletum demersi (Soò 1928) Eggler 1933
- П. Lemno-Utricularitalia Pass. 1978
- С. Utricularion vulgaris Pass. 1964
- Acc. Lemno-Utricularietum vulgaris Soò 1928
- К. Potametea Klika in Klika et Novak 1941
- П. Potametalia W.Koch 1926
- С. Potamion lucentis (W.Koch 1926) Pass. 1965
- Acc. Potametum perfoliati Koch 1926 em. Pass. 1964
- Acc. Elodeetum canadensis Eggler 1933
- Acc. Potametum alpini Br.-Bl. 1949
- Acc. Myriophylletum spicati Soò 1927
- Acc. Potametum crispum Soò 1927
- Acc. Potametum lucentis Hueck 1931
- Acc. Potametum praelongis nom. nudum
- Acc. Potametum nodosi Dijachenko 1995
- С. Nymphaeion Oberd. 1957
- Acc. Nymphaeetum candidae Miljan 1958
- Acc. Nupharetum luteae Beljavetchene 1990
- Acc. Potametum natantis Soò 1927



Acc. Persicarietum amphibii Soò 1927  
 Acc. Nupharetum pumili Oberdorfer 1957  
 K. Phragmitetea R. Tx. et Preising 1942  
 П. Phragmitetalia Koch 1926  
 C. Phragmition Koch 1926  
 Acc. Phragmitetum communis Koch 1926  
 Acc. Scirpetum lacustris Schmale 1939  
 Acc. Typhetum latipholiae Soò 1927 G. Lang. 1973  
 Acc. Glycerietum maximae Hueck 1931  
 Acc. Scolochloetum festucaceae Mirkin et al. 1985  
 Acc. Sparganietum erecti Roll 1938  
 Acc. Butometum umbellati (Konczak 1968) Philippi 1973  
 Acc. Zizanietum aquaticae Aehtyanov 1987  
 П. Oenanthetalia aquaticae Hejny in Kopecky et Hejny 1965  
 C. Oenanthion aquatica Hejny 1948 ex Neuhausl. 1959  
 Acc. Oenantho-Rorippetum Lohmeyer 1950  
 C. Eleocharido-Sagittarion Pass. 1964  
 Acc. Eleocharitetum palustris Ubriszy 1948  
 Acc. Sagittario-Sparganietum emersi Tx. 1953  
 П. Magnocaricetalia Pign. 1953  
 C. Magnocaricion Koch 1926  
 Acc. Equisetum fluviatilis Steffen 1931  
 Acc. Caricetum acutae Tx. 1937  
 Acc. Calamagrostidetum neglectae Tolpa 1956  
 C. Cicution virosa Hejny ex Segal in Westhoff et Den Held 1969  
 Acc. Cicuto-caricetum pseudocyperi Boer et Siss. in Boer 1942  
 Acc. Comaretum palustris Grigorjev et Solm. 1987  
 K. Littorelletea uniflora Br.- Bl. et Tx. 1943  
 П. Littorelletalia uniflora Koch 1926  
 C. Lobelion dortmannae Tx. et Dierss. ap Dierss. 1972  
 Acc. Isoëto-Lobelietum (Koch 1926) Tx. 1937 em Dierss. 1975  
 C. Eleocharition acicularis Pietch 1966 em. Dierss. 1975  
 Acc. Eleocharitetum acicularis Koch 1926  
 K. Charetea Fukarek 1961  
 П. Charetalia Sauer 1937  
 C. Charion fragilis Krausch 1964

Acc. Charetum fragilis Krausch 1964

Соответствующий камеральный материал обработан с использованием подходов и методов школы Браун-Бланке. Гидрофильная растительность водоемов Валдайской возвышенности представлена 5 классами, 9 порядками, 13 союзами, 38 ассоциациями:

Класс	Количество		
	порядков	союзов	ассоциаций
Lemnetea	3	3	6
Potametea	1	2	13
Phragmitetea	3	5	16
Littorelletea	1	2	2
Charitetea	1	1	1

### Характеристика синтаксонов

В этом разделе дана краткая ценотическая характеристика выявленных синтаксонов и более подробная – на уровне ассоциаций. Особенности хорологии из-за недостатка публикаций ограничиваются Европой или Евразией. Динамика фитоценозов приводится на основе собственных наблюдений и с учетом опубликованных сведений.

Класс Lemnetea R. Tx. 1955.

Объединяет сообщества плавающих растений с почти космополитным ареалом. На Валдайской возвышенности представлен тремя порядками.

Порядок Lemnetalia R. Tx. 1955 включает сообщества мелких плейстофитов, жизненный цикл которых связан в основном с лимнофазой, прибрежной и болотной экофазами. На изученной территории сообщества порядка приурочены к мезотрофным и евтрофным заболачиваемым участкам озер с высокой концентрацией органических веществ в донных грунтах, преимущественно илистых и илисто-торфянистых.



Союз Lemnion R.Tx. 1955

Объединяет плейстоновые сообщества неглубоких пресных водоемов.

Ассоциация Lemnetum trisulcae Soð 1927

Характерный вид: *Lemna trisulca*.

Морфология, распространение. Сообщества приурочены к придонным слоям, формируя подобие подводных «лугов». Имеют вид пятен или нешироких полос. Больших площадей не занимают. Приурочены к небольшим заливам, защищенным от ветра и волнения с глубинами до 1.5 м. Грунты чаще торфянистые с крупными растительными остатками. Общее проективное покрытие (ОПП) колеблется в пределах 60–100%, участие характерного вида достигает 60–90%. Кроме него встречались *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum* с проективным покрытием 20–30%.

Ассоциация отмечена на озерах Коломенском, Ситно, М. Вискодно, Велье, Валдайском, Селигере и некоторых других.

Хорология. Данная ассоциация широко распространена в умеренных областях Евразии.

Динамика. Ассоциация на естественных водоемах существует длительно, обусловлена евтрофированием, и этот процесс в природных условиях оказывается сильно растянутым во времени. В искусственных водоемах сообщества обильно развиваются в первые годы после их создания. Пик сезонного развития приходится на периоды, когда происходит снижение уровня вод и устанавливаются высокие летние температуры. На озерах Валдайской возвышенности отмечается расширение площадей ценозов на участках, подверженных антропогенному евтрофированию – вблизи населенных пунктов, животноводческих комплексов, зон рекреации.

Ассоциация Lemno-Spirodeletum Koch 1954

Характерные виды: *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*.

Морфология, распространение. ОПП составляет 45–100%, участие характерного вида может достигать 45%. Из других видов отмечены *Sagittaria sagittifolia*, *Stratiotes aloides*.

Динамика. Сообщества пионерные на новообразованных водоемах со слабым течением и при умеренном антропогенном евтрофировании. При интенсивном развитии могут задерживать рост погруженных гидрофитов. При понижении уровня до 10–15 см достигают максимального развития.

Порядок Hydrocharitetalia Rübel 1933.

Объединяет сообщества свободно плавающих растений.

Союз Hydrocharition Rübel 1933.

Сообщества союза не имеют широкого распространения и больших площадей не занимают. На изученных озерах представлен тремя ассоциациями.

Ассоциация Hydrocharitetum morsus-ranae Van Langed. 1935. Характерный вид: *Hydrocharis morsus-ranae*.

Морфология, распространение. Сообщества имеют вид полос, окаймляющих заросли прибрежно-водных растений со стороны открытой акватории. Они встречаются в озерах Коломенском, Селигер, Валдайском, где приурочены к защищенным от ветра и волнения мелководьям. Более широкое распространение имеют фрагменты ассоциации.

Динамика. Оптимальное развитие характерно для евтрофирующихся вод с постоянным уровнем и едва заметным течением. Прогрессирующее евтрофирование приводит к некоторому расширению площадей сообществ, однако их развитие часто подавляется ценотически более активными видами, например, кувшинковыми.

Ассоциация Stratiotetum aloides Pass. 1964

Характерный вид: *Stratiotes aloides*.

Морфология, распространение. ОПП до 100%, при участии телореза до 95%. Сообщества занимают площади от 10 м<sup>2</sup> до 4000 м<sup>2</sup>, образуя иногда сплошной плавающий ковер.

Сообщества чаще приурочены к заливам с илистыми грунтами и глубинами 0.5–1.5 м, иногда до 1.8 м. Сопутствующие виды *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton natans*, *P. compressus*, *Lemna minor*, *L. trisulca*. В составе ассоциации отмечено 14 видов растений.



**Динамика.** Сообщества представляют одну из длительно существующих сукцессионных стадий при зарастании и последующем заболачивании водоемов. Характерны для искусственных водоемов с постоянным уровнем, где нередко достигают массового развития, пойменных водоемов, находящихся в зоне инженерной защиты водохранилищ. В Украине типичны для крупных болотных систем долинного типа, где часто приурочены к зарастающему руслу и протокам.

**Ассоциация** *Ceratophylletum demersi* (Soò 1928) Egger 1933

Характерный вид: *Ceratophyllum demersum*.

**Морфология, распространение.** ОПП достигает 100%. Ценозы описаны в нескольких мезотрофных озерах, испытывающих антропогенное евтрофирование (Петрово, Ситно, Прохово). В сообществах единично отмечены *Potamogeton natans*, *P. compressus*.

**Динамика.** Сообщества характерны для класса экотопов заболоченных и заболачивающихся вод, длительно существующие. На вновь образованных водоемах представляют кратковременную сукцессию, впоследствии выпадая из состава растительности.

**Порядок** *Lemno-Utricularietalia* Pass. 1978

**Союз** *Utricularion vulgaris* Pass. 1964

**Ассоциация** *Lemno-Utricularietum vulgaris* Soò 1927

Характерный вид: *Utricularia vulgaris*.

**Морфология, распространение.** ОПП часто достигает 100%. Сообщества предпочитают замкнутые, слабопроточные водоемы, не подверженные волнению. Приурочены к глубинам 25–100 см на илисто-торфянистых и торфянистых донных отложениях. Отмечены на озерах Любинец, Жерновка, Велье и др. Сообщества маловидовые, единично встречаются *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna minor*.

**Динамика.** Сообщества, сравнительно длительно существующие, хотя и не занимающие больших площадей. Характерны для класса экотопов мезотрофных заболоченных вод.

**Класс** *Potametea* Klika in Klika et Novak 1941

Класс объединяет пресноводные фитоценозы, распространенные в мезотрофных водоемах Евразии и Северной Америки.

**Порядок** *Potametalia* Koch 1926.

Включает сообщества аэрогидатофитов и эугидатофитов.

**Союз** *Potamion lucentis* (W. Koch 1926) Pass. 1965

Сообщества союза приурочены преимущественно к участкам водоемов с песчаными и илисто-песчаными грунтами и слабо заметным течением.

**Ассоциация** *Potametum perfoliati* Koch 1926 em. Pass. 1964.

Характерный вид: *Potamogeton perfoliatus*.

**Морфология, распространение.** Сообщества имеют вид пятен или полос. ОПП составляет от 20 до 60%. Участие характерного вида достигает 50%. Ценозы предпочитают экотопы с глубинами от 0.5 до 2 м. Сопутствующие виды: *Potamogeton praelongus*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*. Сообщества широко распространены в озерах тростникового типа – Боровое, Пестово, Петрово, Середейское.

**Динамика.** Сообщества пионерные на аллювиальных участках мелководий, в проточных озерах, сменяемые другими по мере накопления илистых отложений и дальнейшего евтрофирования вод. Вытесняются сообществами *Nupharetum luteae*, *Nymphaeetum candidae*, *Stratiotetum aloides*.

**Ассоциация** *Elodeetum canadensis* Egger 1933

Характерный вид: *Elodea canadensis*.

**Морфология, распространение.** Сообщества образуют пятна с ОПП от 80 до 100% с участием характерного вида от 60 до 100%. Ценозы приурочены к глубинам 1.5–1.8 м. Сопутствующие виды: *Myriophyllum spicatum*, *M. sibiricum*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. crispus*, *Stratiotes aloides*. Фитоценозы отмечены в озерах Брезгово, Долгое, Любинец, Пестово и др.

**Динамика.** В структуре растительного покрова сообщества представляют адвентивное включение. Наблюдения автора и анализ публикаций приводят к выводу о сужении ареала ценотической активности вида, что объясняется, по-видимому, это переходом водоемов на более высокие трофические уровни и измене-



нием гидрохимических показателей, не оптимальных для роста и развития элодеи канадской.

Ассоциация *Potametum alpini* Br.-Bl. 1949

Характерный вид: *Potamogeton alpinus*.

Морфология, распространение. Сообщества имеют вид пятен, вытянутых вдоль береговой линии, на глубинах до 70 см. ОПП достигает 100%, участие *Potamogeton alpinus* 90%. Сопутствующие виды: *Equisetum fluviatile*, *Lemna minor*. Ценозы отмечены в оз. Жерновка.

Динамика. Сообщества фиксируют раннюю стадию послеледниковой истории заселения озер. Незначительное участие этого вида связано с переходом водоемов на более высокие трофические уровни.

Ассоциация *Myriophylletum spicati* Soò 1927

Характерный вид: *Myriophyllum spicatum*.

Морфология, распространение. Сообщества образуют пятна, занимающие большие площади (до 600 м<sup>2</sup>) с ОПП 70–100%. Участие характерного вида 20–60%. Сопутствующие виды: *Elodea canadensis*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*. Представлена в озерах Коломенское, Брезгово, Нерецкое, Петрово.

Динамика. Развитие сообществ индицирует перевод водоемов на более высокие трофические уровни, особенно на участках с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами, слабым замедленным течением. На изученных озерах сообщества почти не встречаются.

Ассоциация *Potametum crispum* Soò 1927

Характерный вид: *Potamogeton crispus*.

Морфология, распространение. Ассоциация представлена сообществами с ОПП от 70 до 100%, участие характерного вида не более 15%. Сопутствующий вид *Elodea canadensis*.

Ассоциация редкая, отмечена в оз. Пестово. Подлежит охране.

Динамика. Сообщества развиваются при высокой концентрации соединений кальция. Выдерживают усиленное антропогенное евтрофирование.

Ассоциация *Potametum lucentis* Hueck 1931 (рис. 3).



Рис. 3. Сообщество *Potametum lucentis* на оз. Брезгово (фото А.И. Кузьмичева).

Характерный вид: *Potamogeton lucens*.

Морфология, распространение. Сообщества имеют вид полос. ОПП колеблется от 20 до 95%, участие характерного вида составляет от 20 до 80%. Отмечена на участках с глубинами от 0.4 до 3.5 м с илисто-песчаными и песчаными грун-



тами. Сопутствующие виды: *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton perfoliatus*, *Nuphar lutea*. Встречается в озерах Брезгово, Короцкое, Неречское, Ситно.

**Динамика.** Ценозы вытесняются сообществами ассоциации *Elodeetum canadensis* и выпадают при повышении трофности.

**Ассоциация** *Potametum praelongis* nom. nudum

Характерный вид: *Potamogeton praelongus*.

**Морфология, распространение.** Монодоминантные сообщества с ОПП, достигающим 30%, иногда с незначительной примесью *Phragmites australis*.

Ценозы отмечены в озерах Брезгово и Селигер. Приурочены к глубинам 1–1.5 м и заиленным песчаным грунтам. Редкая ассоциация на изученных озерах.

**Динамика.** Не переносят усиления евтрофирования и резкого изменения уровня воды.

**Ассоциация** *Potametum nodosi* Dijachenko 1995

Характерный вид: *Potamogeton nodosus*.

**Морфология, распространение.** Сообщества с ОПП достигающим 90%. Участие характерного вида 70–80%.

Ценозы отмечены в оз. Озёр. Они располагаются на глубине 1–1.5 м и заиленном песчаном грунте в месте впадения небольшой речки с быстрым течением.

**Динамика.** Реофильная ассоциация (Дьяченко, 1991). В озерах развивается в проточных условиях в местах с быстрым течением. Выпадает при нарушениях гидрологического режима.

**Союз** *Nymphaenion Oberd.* 1957.

Сообщества сложены азрогидатофитами и распространены преимущественно в водоемах нимфейного типа, где занимают большие площади (озера Прохово, Еглино, Озер, Прусо и др.).

**Ассоциация** *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958

Характерный вид: *Nymphaea candida*.

**Морфология, распространение.** Ассоциация представлена сообществами с ОПП от 20 до 80%, имеющими вид небольших пятен или прерывистых полос, располагающихся вдоль береговой линии. Участие характерного вида от 20 до 60%. Сопутствующие виды: *Nuphar lutea*, *Elodea canadensis*, *Myriophyl-*

*lum spicatum*, *Sagittaria sagittifolia*. Реже отмечены *Lemna trisulca*, *Potamogeton natans*, *P. perfoliatus*.

Ценозы приурочены к глубинам от 1.5 до 3 м и грунтам, богатым органикой.

**Динамика.** Сообщества представляют длительно существующую стадию вследствие высоких конкурентных особенностей и ценотической активности доминанта, нередко переживающие при прогрессирующем заболачивании и олиготрофикации водоемов.

**Ассоциация** *Nupharetum luteae* Beljavetchene 1990

Характерный вид: *Nuphar lutea*.

**Морфология, распространение.** ОПП составляет от 20 до 95%, участие характерного вида 15–90%. Ценозы приурочены к глубинам до 2.5 м и илисто-песчаным и илисто-торфянистым грунтам. Отмечены в озерах Ельчинское, Малое Долосье, Коргово, Еглино и др. Сопутствующие виды: *Nymphaea candida*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *M. sibiricum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Equisetum fluviatile*.

**Динамика.** Как и предыдущая ассоциация, фиксирует конечную стадию заболачивания водоемов. Сообщества обильно развиваются во вновь образованных водоемах с постоянным уровнем. Длительно существующие ценозы.

**Ассоциация** *Potametum natantis* Soò 1927

Характерный вид: *Potamogeton natans*

**Морфология, распространение.** Ассоциация представлена сообществами, имеющими вид пятен с ОПП до 95%, участие характерного вида достигает 90%. Сопутствующие виды: *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Stratiotes aloides*. Ценозы приурочены к участкам акватории со слабым волнобоем и глубинами, достигающими 0.5–2 м, с илистыми грунтами.

**Динамика.** Длительно существующие сообщества в естественных водоемах. На вновь образованных искусственных водоемах сменяют сообщества рясковых, роголистника, однако впоследствии вытесняются другими видами. Ассоциация фиксирует заключительную стадию прогрессирующего зарастания и заболачивания водоемов.

**Ассоциация** *Persicarietum amphibii* Soò 1927 (рис. 4)





Рис. 4. Сообщество *Persicarietum amphibii* оз. Петрово (фото А.И. Кузьмичева).

Характерный вид: *Persicaria amphibia*.

**Морфология, распространение.** Ассоциация представлена сообществами с ОПП от 20 до 100%. Участие характерного вида составляет от 20 до 70%. Предпочитают экотопы с высокой степенью турбулентности воды, глубинами до 2 м, илистыми и илисто-песчаными грунтами. Сопутствующие виды: *Nuphar lutea*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*. Ценозы отмечены в озерах Валдайском, Селигер, Шлино, Лучки, Песно и др.

**Динамика.** На естественных водоемах – довольно неустойчивые сообщества, вытесняемые ценозами кувшинковых, телореза. На искусственных водоемах иногда формируются монодоминантные ценозы, занимающие значительные площади, впо-

следствии сокращающиеся. Сообщества производят впечатление постоянно пионерных, неустойчивых. Характеризуют начальную фазу развития экотона вода-суша. Выпадают при интенсивной пастбищной нагрузке и мелиорации.

**Ассоциация** *Nupharetum pumili* Oberdorfer 1957

Характерный вид: *Nuphar pumila*.

**Морфология, распространение.** Сообщества с ОПП от 20 до 35%. Участие характерного вида составляет 20%. Приурочены к экотопам с глубинами 1–2 м, илистыми и торфянистыми грунтами. Сопутствующие виды: *Nuphar lutea*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Sagittaria sagittifolia*.

**Динамика.** На Валдайской возвышенности сообщества фиксируют начальные этапы послеледниковой истории растительного покрова озер, связанные с олиготрофной стадией их существования. С развитием процессов евтрофирования сообщества стали вытесняться более конкурентными *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*. *Nuphar pumila* – вид довольно широкой экологии, но слабо конкурентный, и этим объясняется его приуроченность к мезо-олиготрофным водоемам и расширение ценотической активности при умеренном евтрофировании водоемов.

**Класс** *Phragmitetea* R. Tx. et Preising 1942

Класс включает тростниковые, камышовые, крупноосоковые и другие сообщества низинных болот.

**Порядок** *Phragmitetalia* Koch 1926.

Объединяет сообщества охтогидрофитов и эвохтофитов, формирующие обширные заросли на побережьях и мелководьях водоемов разной трофности. Характерные виды порядка: *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *Scirpus lacustris*, *Scolochloa festuacea*, *Eleocharis palustris*, *Alisma plantago-aquatica*.

**Союз** *Phragmition* Koch 1926

Сообщества союза широко распространены в побережьях и мелководьях Евразии.

**Ассоциация** *Phragmitetum australis* Koch 1926 (рис.5)





Рис. 5. Сообщество *Phragmitetum australis* на оз. Селигер (фото А.И. Кузьмичева).

Характерный вид: *Phragmites australis*.

**Морфология, распространение.** Сообщества образуют полосы, реже куртины с ОПП от 20 до 90%. Травостой достигает 3-метровой высоты. Основу первого подъяруса составляет характерный вид с примесью *Glyceria maxima*, *Scolochloa festucacea*, *Scirpus lacustris*. Второй подъярус образован *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*. Ярус плавающих растений состоит из *Persicaria amphibia*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Sagittaria sagittifolia*, *Nuphar lutea*. В ярусе подводных растений чаще встречается *Potamogeton perfoliatus*. В составе ассоциации отмечено 30 видов. Сопутствующие виды: *Glyceria maxima*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris* и др.

Ассоциация распространена на водоемах Валдайской возвышенности и отмечена на озерах Коломенском, Валдайское, Малое Вискодно, Брезгово, Среднее, Велье, Селигер, Островно, Пес-

тово, Борое, Ситно, Середейское и др. Сообщества часто начинаются от уреза и достигают глубины 2.5 м. Грунты различные по механическому составу и трофности – от бедных песчаных и песчано-щебнистых до илисто-песчаных и заиленных глинистых, торфянистых.

**Динамика.** Сообщества устойчивы во времени, но при уменьшении волнобоя и заилении грунтов вытесняются ценозами *Scirpetum lacustris*.

**Ассоциация** *Scirpetum lacustris* Schmale 1939

Характерный вид: *Scirpus lacustris*.

**Морфология, распространение.** ОПП колеблется в пределах 20–70%, участие характерного вида достигает 50%. Камыш озерный образует куртинный, куртинно-поясовый и массивный типы зарастания. Ценозы приурочены к экотопам со слабым волнобоем и глубинам от 10 до 150 см. Грунты чаще представлены заиленными песками. Сопутствующие виды: *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Phragmites australis*. Всего в сообществах отмечено 11 видов. Сообщества этой ассоциации столь же распространены, как и предыдущей, однако занимают меньшие площади. Отмечены в озерах Коломенское, Валдайское, Селигер, Ситно и др.

**Динамика.** Ценозы представляют последнюю стадию в сукцессионном ряду и вытесняются только при значительных изменениях условий местообитания.

**Ассоциация** *Typhetum latifoliae* Soò 1927

Характерный вид: *Typha latifolia*.

**Морфология, распространение.** Сообщества имеют один сомкнутый ярус высотой до 1.4–1.7 м. Располагаются пятнами, полосами в экотопах с глубинами от 5 до 20 см, на илистых грунтах. ОПП достигает 100%. Ценозы отмечены в озерах Белое, Песно, Прусо, Ергородское, Моисеевское.

**Динамика.** Сообщества представляют длительную стадию в сукцессионном ряду заболачивания водоемов.

**Ассоциация** *Glycerietum maximae* Huek 1931

Характерный вид: *Glyceria maxima*.

**Морфология, распространение.** Ассоциация представлена сообществами с ОПП от 25 до 80% и участием ха-



рактального вида от 30 до 70%. Сопутствующий вид: *Sagittaria sagittifolia*.

**Динамика.** Сообщества долговременные. Угнетаются при значительном усилении антропогенного евтрофирования.

**Ассоциация** *Scolochloetum festucaceae* Mirkin et al. 1985

Характерный вид: *Scolochloa festucacea*.

**Морфология, распространение.** Травостой сложен характерным видом и, как правило, состоит из одного яруса, высота которого достигает 2.5 м и с ПП от 20 до 80%. В сообществах в небольшом количестве участвуют виды: *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Phragmites australis*.

Ассоциация выявлена на озерах Коломенское, Ситно, Бое и др. Следует отметить, что *Scolochloa festucacea* во многих региональных флорах европейской части отмечается как редкий вид. Однако это обычное растение на наших водоемах, а также и в других районах (Распопов, 1985; Кузьмичев, Краснова, 1989; Кузьмичев и др., 1990).

**Динамика.** Ценозы, как правило, занимают местообитания, подверженные волнобою. При некотором уменьшении турбулентности сменяются сообществами *Phragmitetum australis*.

**Ассоциация** *Sparganietum erecti* Roll 1938

Характерный вид: *Sparganium erectum*.

**Морфология, распространение.** Сообщества имеют вид небольших пятен с ОПП 30%. Участие характерного вида от 20 до 25%. Ценозы приурочены к экотопам с глубинами от 20 до 60 см, илисто-песчаными грунтами. Ассоциация отмечена на озерах Еглино, Ергородское, Шлино, Коргово, Петрово и др.

**Динамика.** Развиваются в умеренно евтрофирующихся водоемах с постоянным уровнем и слабым течением. Повышение трофности приводит к некоторому расширению площадей сообществ, однако их развитие затем подавляется ценотически более активными видами.

**Ассоциация** *Butometum umbellati* (Konczak 1968) Philippi 1973

Характерный вид: *Butomus umbellatus*.

**Морфология, распространение.** представлена сообществами с ОПП от 40% до 60%, участие характерного вида составляет от 20 до 60%. Сопутствующие виды: *Nuphar lutea*, *Elodea canadensis*, *Persicaria amphibia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton perfoliatus*.

**Динамика.** Пионерные сообщества новообразованных мелководий с грунтами, бедными органикой. Появление и развитие ценозов обуславливается сильным антропогенным евтрофированием.

**Ассоциация** *Zizanietum aquaticae* Aehtyanov 1987

Характерный вид: *Zizania aquatica*.

**Морфология, распространение.** Ассоциация представлена сообществами с ОПП от 85 до 90%. Участие характерного вида 85–90%. Отмечены на оз. Любинец.

**Динамика.** В структуре растительного покрова ценозы представляют адвентивное включение. Устойчивые многолетние сообщества. Угнетают и подавляют развитие природных сообществ.

**Порядок** *Oenanthetalia aquaticae* Hejny in Kopecky et Hejny 1965

Сообщества порядка занимают периодически затапливаемые побережья.

**Союз** *Oenanthion aquatica* Hejny 1948 ex Neuhausl. 1959

Сообщества союза сложены гидроохтофитами, т.е. видами, способными произрастать в болотной и наземно-прибрежной экофазах.

**Ассоциация** *Oenanthe-Rorippetum* Lohmeyer 1950

Характерные виды: *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia*.

**Морфология, распространение.** Сообщества имеют вид пятен с ОПП, достигающим 50–60%. Отмечены на оз. Шлино.

**Динамика.** Ценозы интенсивно развиваются на затопленных участках, с богатыми органикой донными отложениями. Угнетаются при сильном антропогенном евтрофировании.

**Союз** *Eleocharido-Sagittarion* Pass. 1964



Союз объединяет сообщества мелких гелиогидрофитов, приуроченных к стоячим водам. Занимают небольшие площади в прибрежьях.

Ассоциация *Eleocharitetum palustre* Ubriszy 1948

Характерный вид: *Eleocharis palustris*.

Морфология, распространение. Сообщества представлены пятнами и полосами, вытянутыми вдоль берега или заходящими в воду до глубины 40–50 см. Высота травостоя не превышает 50–60 см. ОПП составляет от 10 до 30%. Ценозы приурочены к песчаным и каменистым грунтам.

Динамика. Сообщества пионерные в сукцессионном ряду зарастания водоемов.

Ассоциация *Sagittario-Sparganietum emersi* Tx. 1953 (рис. 6)



Рис. 6. Фрагмент сообщества *Sagittario-Sparganietum emersi* на оз. Среднее (фото А.И. Кузьмичева).

Характерные виды: *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*.

Морфология, распространение. Сообщества образуют полосы и пятна с ОПП 20–95%. Участие характерного вида 40%. Сопутствующие виды: *Potamogeton perfoliatus*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Phragmites australis*, *Persicaria amphibia*. Встречается на озерах Большое Выскодно, Пестово, Коломенское, Среднее и др.

Динамика. Ценозы устойчивы. В условиях частого колебания уровня воды достигают максимального развития. Исчезают при сильном загрязнении.

Порядок *Magnocaricetalia* Pign. 1953

Объединяет сообщества, главные образователи которых крупные осоки и некоторые другие прибрежно-водные растения из группы высокотравья. Характерные виды порядка: *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Iris pseudoacorus*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex acuta*, *C. rostrata*.

Союз *Magnocaricion* Koch 1926

Ассоциация *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931 (рис. 7)

Характерный вид: *Equisetum fluviatile*.

Морфология, распространение. ОПП от 25 до 100%, участие характерного вида от 20 до 100%. Сопутствующие виды: *Nuphar lutea*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Sagittaria sagittifolia*.

Отмечена на озерах Брезгово, Короцкое, Уклейно и др. Ценозы приурочены к экотопам с глубинами от 0.1 до 1.5 м, богатым органикой.

Динамика. Сообщества служат индикаторами начальной стадии заболачивания водоемов.

Ассоциация *Caricetum acutae* Tx. 1937 (рис. 8).



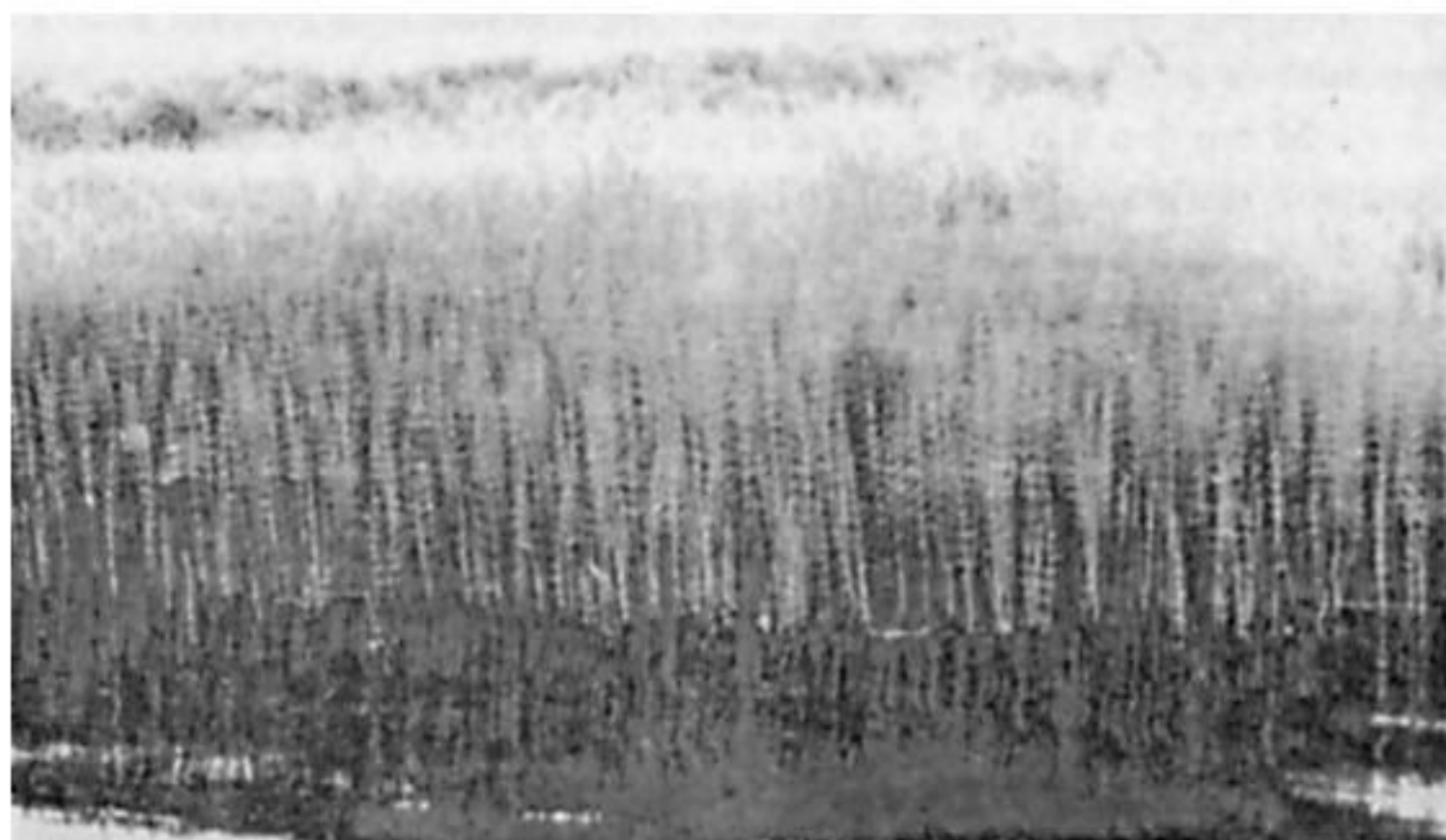


Рис. 7. Сообщество *Equisetum fluviatilis* на оз. Коломенское (фото А.И. Кузьмичева).



Рис. 8. Сообщество *Caricetum acutae* (фото А. И. Кузьмичева).

**Морфология, распространение.** Ассоциация представлена сообществами с одним ярусом высотой от 40 до 80 см. ОПП достигает 35%. Ценозы приурочены к мелководьям с песчаным дном.

**Динамика.** Сообщества достаточно устойчивы во времени. Они представляют первую стадию сукцессии, ведущей к заболачиванию водоемов.

**Ассоциация** *Calamagrostidetum neglectae* Tolpa 1956

Характерный вид: *Calamagrostis neglecta*.

**Морфология, распространение.** Сообщества отличаются одно-двухъярусным строением. Верхний ярус высотой 60–70 см сложен почти исключительно вейником, лишь в ряде сообществ с заметным участием осок (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*). Нижний ярус образован *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*. ОПП достигает 80%. Участие характерного вида от 20 до 50%. Ассоциация приурочена к экотопам с глубинами 5–15 см, торфянистыми грунтами. Отмечена на озерах Ситно, Светлое и др.

**Динамика.** Представляет собой короткую стадию в процессе заболачивания озер.

**Союз** *Cicution virosa* Hejny ex Segal in Westchoff et Den Held 1969

**Ассоциация** *Cicuto-caricetum pseudociperi* Boer et Siss. 1942

Характерные виды: *Cicuta virosa*, *Carex pseudociperus*.

**Морфология, распространение.** ОПП достигает 100%. В ценозах значительное участие (ПП – 60%) принимает *Dracocepalum thymiflorum*. Участие характерных видов составляет 30–35%. В отдельных сообществах отмечены *Carex acuta*, *Phragmites australis*, *Scolochloa festuacea*, *Lythrum salicaria*, *Solanum dulcamara*, *Ranunculus lingua*, *Scutellaria galericulata*, *Lemna trisulca*.

**Динамика.** Сообщества представляют старые сплавины, устойчивые во времени.



Ассоциация *Comaretum palustris* Grigorjev et Solm.  
1987

Характерные виды: *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*.

Морфология, распространение. Ценозы сложены ярусом болотного разнотравья. ОПП достигает 100%. Участие *Comarum palustre* составляет от 10 до 75%. ПП *Menyanthes trifoliata* в некоторых случаях достигает 90%. Приурочены к экотопам со слабым волнением, с илистым дном.

Динамика. Сообщества образуют молодые сплавины, что свидетельствует о начале последней стадии заболачивания озер.

Класс Littorelletea Br.-Bl. et Tx. 1943

Включает олиготрофные донные сообщества периодически высыхающих водоемов. На Валдайской возвышенности включает сообщества, произрастающие в олиготрофных озерах.

Порядок Littorelletalia Koch 1926

Союз Lobelion dortmannae Tx. et Dierss. ap Dierss. 1972

Ассоциация Isoëto-Lobelietum (Koch 1926) Tx. 1937 em. Dierss. 1975

Характерные виды: *Isoëtes lacustris*, *Lobelia dortmanna*.

Морфология, распространение. На валдайских озерах ассоциация представлена субассоциацией Lobelietosum dortmannae. Ценозы ассоциации создают полосы 2–4-метровой ширины. Встречаются *Phragmites australis*, *Eleocharis palustre*, *Persicaria amphibia*. Эдификатор сообщества редкий для Центра России вид *Lobelia dortmanna*.

Сообщества приурочены к песчаным грунтам и глубинам от 0.1 до 2 м.

Динамика. В ненарушенных экотопах существуют длительный период времени. Ценозы очень чувствительны к антропогенному загрязнению. Сменяются сообществами, менее требовательными к прозрачности воды.

Союз Eleocharition acicularis Pietch 1966 em. Dierss. 1975

Союз объединяет сообщества, произрастающие как в воде, так и на не всегда заливаемых прибрежьях озер.

Ассоциация *Eleocharitetum acicularis* Koch 1926

Характерный вид: *Eleocharis acicularis*.

Морфология, распространение. ОПП 30%, участие характерного вида до 25%. Редкая и занимает ничтожные площади. Сообщества ассоциации маловидовые (1–2 вида), часто создающие чистые заросли, образуют плотные дернины.

Отмечена на озерах Среднее и Велье. Связаны с песчаным грунтом литорали, доходят до глубины 40–50 см. Инвентаризованы виды *Agrostis stolonifera*, *Juncus articulatus*, *Sparganium emersum*, *Sagittaria sagittifolium*, *Potamogeton perfoliatus*.

Динамика. Пионерные ценозы новообразованных береговых полос.

Класс Charetea Fukarek 1961

Класс включает сообщества погруженных неукореняющихся растений, преимущественно харовых водорослей (Charophyta), приуроченных к олиготрофным и мезоолиготрофным водоемам с высоким содержанием кальция в воде и нормальной или слабощелочной реакцией среды.

Порядок Charetalia Sauer 1937

Союз Charion fragilis Kraush 1964

Ассоциация Charetum fragilis Kraush 1964

Характерный вид: *Chara fragilis* Desv.

Морфология, распространение. Сообщества выстилают дно озера. ПП достигает 90%. Сообщества располагаются на глубине 0.5–2.5 м и более. Предпочитают песчаные грунты. Виды: *Chara strigosa* A.Br. (озера Нерцкое, Ельчинское), *C. fragilis* Desv. (озера Жерновка, Среднее).

Динамика. Сообщества устойчивы во времени. Исчезают при снижении прозрачности воды.



## БОТАНИЧЕСКИЕ ТИПЫ ОЗЕР

Типология озер с учетом особенностей флоры и растительности давно используется в ботанической географии. Это направление особенно развито в странах Балтии, Скандинавии, Северной Америки, находившихся под влиянием последнего материкового оледенения (Бернатович, 1959; Vaarama, 1961; Jensen, 1979; Rintanen, 1982 и др.). Данный подход позволяет классифицировать существующее разнообразие растительного покрова озер и выяснить основные моменты истории его развития.

Для озер Северо-Запада Европейской России, включая Валдайскую возвышенность, предложена классификация озер по ботаническим признакам, включающая 16 типов и 26 вариантов (табл. 6).

Основная единица – тип выделяется по доминированию какого-либо вида в структуре растительности. Тип подразделяется на варианты, которые в схеме соответствуют экологическим разностям водоемов по степени трофии. Так, нимфейный тип дифференцирован на евтрофный вариант (*Nymphaetum eutrophicae*) и олиготрофный (*N. oligotrophicae*), характерный для остаточных заболачивающихся озер. Некоторые типы вариантов не имеют (*Equisetum* и др.). Наша схема несколько отличается от классификаций ряда других авторов, которые при выделении типов в качестве руководящего признака принимают во внимание трофическое состояние водоемов.

Большинство озер территории относится к тростниковому, камышовому, рдестовому и нимфейному типам. Региональные различия Карелии и прилегающих районов подчеркивают лобелиевый и полушниковый типы, сближающие их с водоемами озерной Финляндии. Разнотипность озер по особенностям растительного покрова объясняется очень короткой (в геологическом исчислении) послеледниковой историей их существования и фактором случайности заноса диаспор, определяющим структуру флоры и растительности аквальных экосистем. Антропогенный фактор (соединение озер каналами, ускоренный переход на более высокий трофический уровень) и эволюция самих водоемов при-

Таблица 6. Классификация озер Северо-Запада России по особенностям растительного покрова<sup>1</sup>

Тип	Вариант
<i>Carex</i>	<i>Caricetum aquatilis</i> <i>C. acutae</i>
<i>Phragmites</i>	<b>Phragmiteto-Scirpetum</b>
<i>Equisetum</i>	
<i>Typha</i>	<i>Typhetum angustifoliae</i>
<i>Scirpus</i>	<b>Scirpeto-Phragmitetum</b>
<i>Sparganium</i>	<i>Sparganietum erecti</i> <i>S. angustifoliae</i> <i>S. graminei</i> <i>S. glomerati</i>
<i>Lobelia</i>	<i>Lobeliето-Equisetetum</i> <i>L.-Isoetetum</i> <i>L.-Equiseteto-Isoetetum</i> <i>Isoeteto-Lobelietum</i>
<i>Isoetes</i>	
<i>Scolochloa</i>	
<i>Nymphaea</i>	<i>Nymphaetum eutrophicae</i> <i>N. oligotrophicae</i> <b>N.-Nupharetum</b>
<i>Stratiotes</i>	<b>Stratioteto-varia herbosum</b>
<i>Persicaria</i>	
<i>Potamogeton</i>	<i>Potametum lucenti</i> <i>P. perfoliati</i> <i>P. praelongi</i> <i>P. natanti</i> <i>P. mixtae</i>
<i>Elodea</i>	<i>Elodeeto-varia herbosum</i>
<i>Myriophyllum</i>	<i>Myriophylleto-Batrachietum</i> <i>M.-B.-Ceratophylletum</i>
<i>Chara</i>	<i>Charetum mixtae</i>

<sup>1</sup> Типы и варианты, характерные для Валдайской возвышенности, выделены жирным.



водит к размыванию их индивидуальных ботанико-географических особенностей и унификации флоры и растительности

По характеру водной растительности и преобладанию определенных синтаксонов изученные водоемы можно разделить на следующие типы.

Тростниковый – мезотрофные водоемы с песчаными и илисто-песчаными грунтами. Доминирующее положение занимает ассоциация *Phragmitetum australis*, относящаяся к союзу *Phragmition*. Отмечено небольшое участие ассоциаций *Scirpetum lacustris*, *Equisetetum fluviatilis*, *Scolochloetum festucaceae*. Из других союзов характерны ассоциации *Nupharetum luteae*, *Potametum perfoliati*. К данному, очень широко распространенному на Валдайской возвышенности типу, относятся озера Коломенское, Малое Вискодно, Пестово, Прохово, Островно, Ситно, Петрово, Бое, Белое, Середейское, Ужин, Бельское и другие.

Камышовый – водоемы с заиленными плотными грунтами. Преобладает ассоциация *Scirpetum lacustris*. Этот тип редкий, отмеченный для оз. Дорыще.

Хвощовый – евтрофирующиеся водоемы с сильно заиленными грунтами. Доминирует ассоциация *Equisetetum fluviatilis* союза *Phragmition*. Вкраплениями встречаются сообщества других союзов – *Sagittarium sagittifolii*, *Potametum perfoliati*, *Persicarietum amphibii*. Озера этого типа довольно обычны. К ним относятся водоемы Брезгово, Короцкое, Уклейно, Жерновка, Светлое, Долгое, Неречское и др.

Телорезовый – мезо-евтрофные водоемы с илистыми, илисто-торфяными отложениями. Растительность представлена ассоциациями *Stratiotetum aloides*, *Ceratophylletum demersi*, *Hydrocharitetum morsus-ranae*, относящимися к союзу *Hydrocharition*. Из других союзов отмечены ассоциации *Lemnetum trisulcae*, *Myriophylletum spicati*, *Potametum perfoliati*, *Sparganietum emersi*. Примером этого типа могут быть озера Любинец, Лепестово, Залужье.

Нимфейный – характерен для водоемов, расположенных большей частью среди торфяников, нередко верхового типа. Грунты преимущественно илисто-торфянистые и торфянистые. Доминируют ассоциации союза *Nymphaeion*, в основном *Nymphaetum candidae*, *Nupharetum luteae*, *Potametum natantis*, *Persicarietum amphibii*. К данному типу относятся дистрофирующиеся озера Белянок, Черное, Гусиное, Кренье, Озерцо.

По общему характеру растительности озера Валдайской возвышенности относятся к евтрофному, с чертами мезотрофии, типу. Их аналоги в зоне последнего оледенения – озера Северо-Запада России и озерной Финляндии (Vaaramo, 1961; Rintanen, 1982). Отличие гидрофильной растительности изученного региона состоит в незначительном участии в структуре сообществ атлантических элементов.

По общему характеру растительности озера Валдайской возвышенности относятся к евтрофному, с чертами мезотрофии, типу. Их аналоги в зоне последнего оледенения – озера Северо-Запада России и озерной Финляндии (Vaaramo, 1961; Rintanen, 1982). Отличие гидрофильной растительности изученного региона состоит в незначительном участии в структуре сообществ атлантических элементов.



## СОЗОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕР В АСПЕКТЕ ГЕНЕЗИСНЫХ СВЯЗЕЙ

### Постановка проблемы

Охрана и рациональное использование растительного мира представляет сложную и многогранную проблему. Длительное время она рассматривалась под углом зрения охраны редких и исчезающих видов растений и сообществ. С этой целью издавались «Красные книги», в которых приводилась разносторонняя информация о редких видах. Несколько позднее стали выходить «Зеленые книги» с детальным описанием редких и исчезающих фитоценозов. Удачна «Зеленая книга Украинской ССР» (1987), где наряду с конкретной информацией о редких сообществах приводятся теоретические разработки по их выделению и охране.

Наука об охране растительного мира как проблема оформилась в самостоятельную научную дисциплину, называемую фитосозологией. По мнению С.М. Стойко (1983), фитосозология представляет науку, призванную разрабатывать теоретические основы и практические способы охраны фитоценофонда (аутофитосозология) и фитоценофонда (синфитосозология). Фитосозология интенсивно развивается в связи с проблемой сохранения биологического разнообразия, вставшей перед человечеством.

Как отмечают многие биологи, в их числе ботаники (Юрцев, 1991), биологическое разнообразие (БР) ошеломляюще. Согласно О.А. Скарлато (1992), понятие БР включает в себя все виды растений, животных и микроорганизмов, а также экосистемы, составной частью которых они являются. Термин БР охватывает разную степень природного разнообразия, включая как число видов, так и частоту их встречаемости.

Опорной единицей учета БР по Б.А. Юрцеву (1992) может быть вид. В то же время он считает, что БР планеты и ее отдельных хорионов необходимо сохранять, руководствуясь его биохорологическими функционально-территориальными единицами, под которыми подразумеваются сообщества и другие экосистемы более высокого ранга.

Таким образом, фитосозологию и БР объединяет общность задач и целей. Различие состоит в том, что фитосозология больше акцентирует внимание на редких видах и сообществах, как наиболее уязвимых и поэтому требующих неотложных мер по их сохранению и поддержанию. БР отличается масштабностью и фундаментальностью теорий, методов и подходов.

Идеи БР интересны и привлекательны. Однако, как отмечается в Меморандуме и решении совместной конференции Ботанического и Зоологического институтов РАН (Санкт-Петербург, май 1990 г.), для их реализации необходимо резкое усиление исследований в области генетики природных популяций растений, расширение изучения репродукционных стратегий растений, включая эмбриологические процессы с привлечением данных систематики и биосистематики и их роли в фитоценозах, сукцессионного статуса.

### Роль и значение гидрофильного компонента в общей структуре растительного покрова

Гидрофильные растения в составе флоры почти любой территории занимают ограниченные позиции. Так, для бывшего СССР, по данным И.Л. Кореляковой и И.М. Распопова (1988), их насчитывается немногим более 400 видов. Иное число, 362 вида, приводит А.П. Белавская (1994), но это связано с иным пониманием объема водной флоры. Ограничена роль водных растений с точки зрения их участия в ценотической структуре, хотя многие из них доминанты. Только в районах с преобладанием аквальных ландшафтов (дельты и поймы рек, эстуарии, озерные области) их значение заметно возрастает. К озерным районам относится и Валдайская возвышенность. Ограниченность таксономического и ценотического разнообразия водных растений перекрывается их огромной экологической ролью в жизни водоемов. По данным Т.Н. Покровской с соавт. (1983), И.М. Распопова (1985), отдельные озера или участки их акватории, занятые растительностью, относятся к экосистемам, где основная роль в продуцировании органического вещества принадлежит не водорослям, а сосудистым растениям. Последние также служат естественным био-



фильтром, перехватывая биогенные вещества, поступающие в водоемы с водосборных бассейнов.

**Естественные изменения гидрофильной флоры.** Растительный покров, представляя природное образование, отличается динамичностью и развивается, эволюирует в пространстве и во времени. В плане поставленных целей и задач исследований следует дифференцировать региональные и локальные изменения гидрофильной флоры. Региональные изменения происходят под влиянием климатических факторов, а локальные – местных (чаще изменений гидрологического режима водоемов).

Региональные изменения выражаются обычно в смещении границ ареалов видов. Они расширяются или сокращаются. Примером сужения может быть *Caulinia flexilis*, ареал которого значительно уменьшился по сравнению с началом голоцена. *C. flexilis* имеет дизъюнктивный ареал, в некоторых районах вид исчез недавно (Сукачев, Поплавская, 1946).

На расширение ареала *Lemna gibba* указывает в своей работе Е.В. Печенюк (1984). Расширение ареала водных папоротников из семейства Azollaceae отмечают Д.В. Дубына и В.В. Протопопова (1980). Подобных примеров много. Локальные изменения могут переходить в региональные. Даже незначительное нарушение погодно-климатических условий может привести к исчезновению эндемичных и реликтовых растений на северной границе их распространения (Шилов, 1988).

**Масштабы антропогенных изменений гидрофильной флоры.** Современные изменения гидрофильной флоры напрямую зависят от разных видов хозяйственной деятельности человека. Они составляют часть общих антропогенных изменений флоры, охватывающих фактически все региональные флоры. Причины антропогенных изменений гидрофильной флоры обусловлены следующими факторами.

**Уничтожение естественных экотопов.** К катастрофическим последствиям приводит гидротехническое строительство, когда в результате образования водохранилищ выпадают очень большие популяции гидрофильных растений – нимфейных, рдестовых, водноореховых. Это характерно для пойменных водоемов рек Волги и Днепра, по-существу, представляющих каскады водохрани-

лищ. К негативным последствиям приводят осушительные мелиорации, особенно захватывающие поймы малых рек, в результате которых исчезают или деградируют экотопы заболоченных и заболачивающихся вод со специфическим составом гидрофлоры.

**Создание новых экотопов.** Мощный фактор антропогенных изменений гидрофильной флоры, сравнимый по масштабам с биогеографическим – водохранилища. После их заполнения гидрофильная флора, с точки зрения генезисных связей, приобретает аллохтонный характер и включает популяции разного происхождения. При этом на водохранилища проникают даже новые виды. Так, для Рыбинского примером могут быть *Carex bohemica* Schreb., *Eleocharis ovata*. Наиболее ощутимо влияние водохранилищ в дельтовых участках и эстуариях. В низовьях р. Днепра это стало причиной сокращения численности популяций *Trapa natans* L. Иногда при создании водохранилищ наиболее ценные земли дамбируются для защиты от затопления. Примером служит левобережная пойма р. Волги ниже г. Ярославля, находящаяся в зоне влияния Горьковского водохранилища (Крылова, Ершов, 2001). В этом случае пойменные водоемы, оказавшиеся вне влияния ежегодного аллювиального режима, активно заболачиваются (Кузьмичев и др., 1990; Крылова, 2001).

**Евтрофирование.** Представляет самый распространенный фактор, обуславливающий ускоренный переход водоемов на более высокие трофические уровни. Гипертрофирование ведет к прогрессирующему заболачиванию водоемов путем нарастания и разрастания сплавин (Смагин, 1984 а, б).

**Рекреации, заготовки.** Сокращается численность красиво цветущих, особенно кувшинковых. Подрываются и истощаются запасы гидрофитов, представляющих ресурсоведческий интерес.

**Непреднамеренный занос.** Хрестоматийным примером служат *Vallisneria spiralis* L., *Elodea canadensis*, *Acorus calamus* L. Для северной половины Европейской России адвентивный элемент гидрофильной флоры в структуре растительного покрова имеет ограниченное распространение. Однако его роль увеличивается в южных регионах.

**Интродукция.** С точки зрения сохранения генофонда флоры интродукция нежелательна, так как может иметь негативные



последствия. Очень часто в водоемах России в заповедно-охотничьих хозяйствах разводятся *Zizania latifolia*, *Z. aquatica*. Один из вариантов интродукции – реинтродукция растений в те водоемы, где они прежде обитали. Чаще всего объект подобных работ – водяной орех. Но и в этом случае водоемы заселяются не-свойственными им популяциями.

Таким образом, на водоемах России в результате антропогенных воздействий проявляется тенденция к унификации и однообразию гидрофильной флоры. Широкоареальные эвритопные виды активно расселяются в искусственных, или индустриальных водоемах. Узкоареальные стенотопные виды сокращают численность популяций, выпадают из состава локальных флор. Как отмечает А.Н. Краснова (1996), антропогенные изменения гидрофильной флоры оказались более значительными, чем можно было ожидать.

#### **Современная структура фитоценогенофонда озер Валдайской возвышенности и его формирование**

Состав и структура фитоценогенофонда определяются положением района исследований и самой историей развития природного процесса.

Согласно схеме ботанико-географического районирования «Флоры европейской части СССР» (1981), Валдайская возвышенность находится на стыке Верхневолжского и Ладожско-Ильменского флористических подрайонов, больше тяготея к последнему. Этим объясняется наличие в составе флоры атлантических элементов – *Lobelia dortmanna*, *Isoetes lacustris*, *I. setacea*. Валдайская возвышенность находится на пределе юго-восточной части их ареала. Географическое положение района исследований во многом обуславливает относительно высокое таксономическое разнообразие рассмотренной гидрофильной флоры. Другая причина заключается в эволюции природной среды. Валдайская возвышенность расположена в краевой зоне последнего (Валдайского) оледенения. Следовательно, флора озер, как вся флора возвышенности, имеет аллохтонный характер. Она представляет резвакуа-

ционно-миграционное гетерогенно-гетерохронное по происхождению естественно-историческое образование.

Безусловно, основа гидрофильной флоры территории, как всей Восточной Европы – третичная флора, которая в конце плиоцена, перед началом событий плейстоцена, имела уже современный модернизированный состав (Дорофеев, 1964, 1986; Кузьмичев, 1992). В течение плейстоцена выпали только наиболее теплолюбивые формы, как например, *Brasenia*, *Euryale*, *Salvinia*, *Azolla*, *Marsilea*, *Aldrovanda*, *Trapa*, *Trapella*. Валдайское оледенение уничтожило всю флору исследованной территории.

Как же происходило ее последующее формирование? Валдайская возвышенность в голоценовой истории флоры и растительности севера Восточной Европы сыграла выдающуюся роль. Этот и прилегающие к нему районы зоны краевых оледенений послужили «коридором» (Симпсон, 1948, 1983), через который осуществлялся миграционный поток диаспор.

По истории флоры и растительности Восточно-Европейской, или Русской, равнины имеется обширная литература (Лавренко, 1938, 1950, 1961; Клеопов, 1941; Клоков, 1960, 1968; Вынаев, 1984). Эти вопросы разрабатывались Н.А. Миняевым (1960, 1965а-в) непосредственно для Северо-Запада Европейской России. Указывается несколько центров, или областей, откуда направлялись миграционные потоки: Восточно-Европейская область, Северо-Европейская, Сибирская и Атлантическая. Роль последней оказалась невысокой, но атлантические виды внесли оригинальность и своеобразие в состав флоры озер. Неясной остается роль Среднерусской возвышенности в исторической географии растений, неизменно рассматриваемой как рефугиум неморальной флоры. Все же вполне можно допустить существование на этой возвышенности гидрографической сети, где сохранялась водно-болотная флора. Остаются еще степные области юго-запада Русской равнины. Это Украина, южная Белоруссия (в пределах Полесья), Молдавия и самые крайние прилегающие районы Ростовской области.

Имеется ряд соображений, пока в форме гипотетических допущений, что именно степная провинция сыграла выдающуюся роль в послеледниковой истории гидрофильной флоры. Прежде



всего, это непрерывное автохтонное развитие флоры Украины, начиная с миоцена, когда установился континентальный климат. Подобную точку зрения развивал М.В. Клоков (1968, 1973, 1974) и круг его последователей и учеников. Вероятно, этим обстоятельством объясняется до известной степени однообразный состав гидрофильной флоры всей Русской равнины. Особенно это заметно на многочисленном семействе Potamogetonaceae. Безусловно, региональные отличия имеют место, но в основной массе преобладают широкоареальные эвритопные виды, сохранявшиеся в период ледниковый в низких широтах. Распространение видов на водоемах изученной территории спорадично. Даже обычные виды, которые должны были бы встречаться чаще, отсутствуют на водоемах, где есть все условия для их произрастания. Впрочем, это характерно для водоемов внепойменного залегания. И.М. Распопов (1985) указывает на отсутствие тростника и, вообще, злаков в оз. Ильмень. Единственным объяснением может быть фактор скачкообразного первоначального заселения экотопов случайным набором диаспор, которые затем стойко их удерживают. Еще раз отметим, что это возможно только для водоемов водораздельного залегания.

Существует обширная литература о дизъюнкциях в распространении растений, т. е. о гиатусах. Однако она почти вся посвящена разрывам масштабного характера, когда тот или иной вид оказывается разделенным материками или обширными территориями внутри их. Между тем интерес представляют и микродизъюнкции, измеряемые сотнями и десятками километров. Б.В. Заверуха (1985) отмечает, что с точки зрения генезиса следует различать настоящие дизъюнкции (*area disjunctic genuina*), когда гиатусы возникают в результате разрыва сплошного ареала и псевдодизъюнкции (*area pseudodisjunctic*), когда дробление ареала обусловлено политопным возникновением вида, заносом или скачкообразным распространением. Согласно Б.В. Заверухе (1985), следует различать мегадизъюнктивные (*area megadisjuncta*), макродизъюнктивные (*area makrodisjuncta*) и микродизъюнктивные ареалы (*area mikrodisjuncta*). Разрывы в последних не превышают 50–100 км. Распространение водных растений чаще идет по этому варианту дизъюнкций. Б.В. Заверуха (1985) придает существенное

значение не только критерию пространства, но и времени, хроноса. Под таким углом зрения гидрофиты, по крайней мере, в ледниковых и приледниковых районах имеют неодиизъюнктивный тип ареала (*area neodisjuncta*), датируемый концом плейстоцена – голоценом. Вне всякого сомнения, к ним относятся *Lobelia dortmanna*, виды полушника, *Myriophyllum alterniflorum*, находки которого вполне возможны на валдайских озерах. Особую категорию представляют рецентисимнодизъюнктивные ареалы (*area recentissimnodisjuncta*), сформировавшиеся на протяжении последних 4–5 тыс. лет. Провизорно к ним можно отнести *Scolochloa festuacea*, *Potamogeton filiformis*.

Послеледниковое формирование и развитие флоры озер Валдайской возвышенности происходило в условиях слабой трофии, что могло бы благоприятствовать расцвету полушниково-лобелиевого гидрофильного комплекса. Однако этого не произошло по ряду причин. Одна из них – естественный переход водоемов на более высокие трофические уровни. Нельзя не исключать последующего отбора популяций, например, *Equisetum fluviatile*, *Scolochloa festuacea*, *Phragmites australis*, адаптированных к условиям слабой трофии.

#### **Антропогенный фактор и его влияние на гидрофильную флору и растительность**

Валдайская возвышенность представляет одну из древнейших исторических областей Европейской России. Достоверно известно, что по ее рекам и озерам проходил путь из варяг в греки. «Волоки», по-видимому, из-за обилия малых рек и ручьев не могли быть серьезным препятствием. Конечно, сохранению водности района благоприятствовала высокая степень лесистости. В русских летописях Валдайская возвышенность именуется Оковским лесом (Цветков, 1957). Интенсивное сведение лесов для получения древесины и под пашни началось с 15–16 веков, но даже и к 1915 г. покрытые лесом площади составляли 77.4% от первоначальных. Достаточно высокой остается лесистость Валдайской возвышенности в начале третьего тысячелетия. Лесная растительность способствовала сохранению экосистем водоемов, включая и расти-



тельное население. Тем не менее, антропогенный пресс коснулся и озер возвышенности.

Изменения гидрологического режима. Через озера территории в прошлом веке проходила Вышневолоцкая система, используемая для местных нужд. В связи со строительством шлюзов для достижения водности уровень озер неоднократно изменялся. В полузаброшенном состоянии система находится и поныне. Разрабатываются планы ее реконструкции и модернизации. Ожидается, например, повышение уровня оз. Велье на 1 м, что приведет к затоплению приозерных лугов и болот. Озера района давно используются для рыбохозяйственных целей. В прошлом веке на оз. Пестово в имении В.П. Врасского был организован первый в России рыбозаводный завод, существующий и поныне. Указанные водоемы были соединены системой лотков, по которым проходила молодь рыб.

Евтрофирование. Евтрофирование рассмотрено в работе Т.Н. Покровской с соавт. (1983) на примере Валдайского озера. Сильно евтрофировано и упомянутое оз. Пестово. По данным Т.Н. Кутовой (1971), на этом водоеме проводились опыты по сокращению зарослей водных растений с помощью гербицидов. Наиболее мощные источники евтрофирования — бытовые воды и стоки животноводческих комплексов, обуславливающие интенсивное развитие погруженной и плавающей растительности. В связи с высокой рекреационной ценностью Валдая этот фактор будет возрастать. Кроме того, озера, особенно большие, загрязняются водным транспортом. Движение моторных лодок приводит к эрозии берегов.

Таким образом, озера Валдайской возвышенности вместе с их растительным и животным населением под влиянием нарастающих антропогенных нагрузок трансформируются во вторичные экосистемы. Свидетельством необратимых изменений следует считать выпадение атлантических *Lobelia dortmanna*, *Isoetes lacustris*, *I. setacea* из состава растительного покрова оз. Бельского. Вероятно, малочисленные популяции еще можно обнаружить на озерах, но сокращение их численности, в силу рассмотренных факторов, представляется неизбежным.

Охрана фитоценогенофонда озер рассматривается ниже на ценоотическом, видовом и ландшафтном уровнях.

### Редкие, исчезающие и типичные гидрофильные растительные сообщества

Наиболее глубокие знания о редких видах, прежде всего эндемиках и реликтах дают филогения и флорогенетика. Для этого необходимы тщательный анализ сравнительных морфологических данных, рассматриваемых на общем фоне развития физико-географической среды естественно-исторического района. Результат подобного исследования, как правило, — список эндемичных видов и их участие в составе флоры исследуемой территории. Синтез структурного и исторического методологических подходов представляет более высокий уровень созологических исследований.

Для объективной оценки раритетных сообществ авторы «Зеленой книги Украинской ССР» (1987) предлагают метод, основанный на расчете синфитосозологического индекса (СФИ). Он рассчитывается по формуле:  $СФИ = (C_n K + C_{n1} K_1 + C_{n2} K_2 \dots) : N$ , где  $C_n$  — сумма показателей созологической оценки,  $K$  — коэффициент созологической значимости,  $N$  — количество признаков, по которым оценивается фитоценоз. Значение СФИ варьирует от 3 до 10 единиц. Применение индекса позволило выявить им пять классов редких и уникальных фитоценозов. Указанная классификация дает возможность проводить сравнительные исследования и обосновывать дифференцированные методы охраны. Исходя из этого, автором выделены сообщества, нуждающиеся в охране: ценозы ассоциаций *Nymphaeetum candidae*, *Nupharetum luteae* и *Scolochloetum festucaceae* требуют охраны как типичные, эталонные; *Potametum alpini*, *P. crispum*, *P. praelongum*, *P. nodosum*, *Lemno-Utricularietum vulgaris* — как сообщества, сложенные редкими для Валдайской возвышенности видами; *Nupharetum pumili*, *Isoeto-Lobelietum* — сообщества, находящиеся на границе распространения, причем последнее находится под угрозой исчезновения (оз. Бельское). Характеристика ассоциаций приведена выше.



## Редкие, исчезающие и требующие внимания виды гидрофильных растений

Соответствующий список включает 40 видов. Автор их дифференцировал по степени встречаемости.

1. Исчезающие виды: *Lobelia dortmanna*, *Zannichellia palustris*, *Caulinia flexilis*, *C. tenuissima*, *Isoetes setaceae*, *I. lacustris*.

2. Очень редкие: *Potamogeton crispus*, *P. nodosus*, *Subularia aquatica*.

3. Редкие, требующие внимания: *Veronica beccabunga*, *V. scutellata* L., *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Nymphaea alba*, *N. tetragona*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. filiformis*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *P. obtusifolius*, *P. praelongus*, *P. pusillus*, *P. rutilus*, *P. trichoides*, *Blysmus compressus*, *Carex acutiformis*, *C. diandra*, *C. rhynchosphysa*, *Rhynchospora alba*, *Scirpus tabernaemontani*, *Beckmannia eruciformis*, *Ranunculus flammula*, *Sparganium minimum*, *Typha angustifolia*, *Rumex aquaticus*, *R. maritimus*, *Rorippa sylvestris*, *Epilobium parviflorum*, *Myriophyllum verticillatum*.

## Примечательные в ботанико-географическом отношении озера

Оз. Пестово. Находится в 30 км юго-западнее г. Валдай. Площадь ~1.6 км<sup>2</sup>. Берега пологие. Глубины не более 2–3 м. Водной растительностью занято ~40% акватории. Преобладают ценозы погруженной растительности со значительным участием редких сообществ *Potametum crispum*. Озеро представляет также историко-научный интерес. В середине прошлого века оно входило в систему водоемов первого в России Никольского рыбозавода.

Оз. Залужье. Находится на 1.5 км западнее предыдущего озера. Расположено в эрозионной ложбине и большей частью окружено крутыми берегами. Глубины до 2–4 м. Площадь ~2.5 км<sup>2</sup>. Заросло на 10–15%. Отмечена редкая ассоциация *Nupharetum rutilae*, чистая, или в отдельных местах, с небольшой примесью других видов.

Оз. Гусиное. Находится в 20 км западнее Валдайского озера. Расположено в окружении лесных болот верхового типа. Площадь озера ~0.5 км<sup>2</sup>. Дистрофирующийся водоем. По характеру растительности представляет довольно редкий нимфейный тип с преобладанием кубышки желтой и кувшинки чистобелой, располагающихся вдоль береговой линии.

Оз. Жерновка. Находится в 3 км западнее Валдайского озера и соединяется с последним небольшой речкой. Площадь ~0.25 км<sup>2</sup>. Восточный берег занят сплавидами, с остальных сторон к озеру подступают луга. Водоем глубокий, растительность развита слабо, занимая не более 5% площади, где преобладают довольно редкие ассоциации *Potametum alpini* и *Utricularietum vulgaris*. Последняя служит индикатором умеренно евтрофируемых водоемов.

Оз. Любинец. Расположено в нескольких километрах северо-восточнее г. Валдая. Площадь 0.3–0.4 км<sup>2</sup>. Со всех сторон окружено лесным сосновым болотом верхового типа. Берега торфянистые с покровом из сфагновых мхов, трясинные. Озеро активно заболачивается путем нарастания сплавины. Водной растительностью занято ~60% акватории, состоящей преимущественно из интродуцированного *Zizania latifolia*. Озеро представляет научный интерес для мониторинга сукцессий.

Все описанные озера находятся на территории Валдайского государственного национального парка. Состояние популяций отмеченных сообществ водных растений в большинстве случаев удовлетворительное. Однако при возрастании рекреационных нагрузок следует обратить особое внимание на охрану сообществ кувшинковых, включив соответствующие водоемы в зону абсолютно-заповедного режима.

Несмотря на неизбежные потери определенной части фитоценогенофонда, озера Валдайской возвышенности, в сравнении с другими водоемами Европейской России, прежде всего водораздельного залегания, сохраняют многие особенности естественной флоры и растительности. Они несут яркий отпечаток послеледниковой истории заселения озер растительными организмами. В этом состоит их уникальность. Поэтому вопросы охраны и рационального использования растительного покрова озер приобретают особую актуальность.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гидрофильный компонент флоры и растительности любого естественно-исторического района представляет систему таксономических, ценотических, хорологических, флоротопологических и других координат, объединенных генезисными и структурными связями. Кроме специфических свойств, он имеет признаки, характерные для ПТСВР, и может анализироваться и описываться в понятиях и терминах современной сравнительной флористики. Особенность аквальных фитоценозов — их высокая степень дифференциации по сравнению с другими эколого-ценотическими типами, маскируемая, однако, динамичностью водной и околоводной среды. Целостность и автономность аквальных фитоценозов выражается через ценотический строй гидрофильной растительности, прежде всего большого числа видов-доминантов.

В общей структуре растительного покрова гидрофильный компонент характеризуется ограниченным разнообразием. Малооригинальны и однообразны флоры водоемов пойменного залегания вследствие отсутствия барьеров для обмена популяционным материалом. Более выразительны флоры водоемов возвышенностей, расположенных в зоне краевых оледенений, нередко приближающиеся к флорам-изолятам. Они несут следы послеледниковой истории заселения и формирования гидрофильной растительности. К числу таких районов относится Валдайская возвышенность.

Современная структура гидрофильной флоры и растительности изученного района определяется его положением в системе общего и частного ботанико-географического районирования, геологической историей территории и особенностями хозяйственного освоения водных ресурсов. В сложении растительного покрова вод и прибрежий, в общем, преобладают широкоареальные эвритопные виды и сообщества. Своеобразие приносят немногие атлантические элементы, а также удивительная спорадичность в распространении по озерам некоторых обычных видов.

Таксономическая дифференциация растительного покрова озер, выраженная через семейственный и родовой спектры, доста-

точно богата и включает 158 видов сосудистых растений, относящихся к 43 семействам и 72 родам. Участие покрытосеменных составляет 153 вида, из них однодольных и двудольных соответственно 74 и 79, споровых сосудистых — 5 видов. Положение района, тяготеющего к стыку границ Восточно-Европейской и Центральной провинций, обусловило наличие в составе гидрофильной флоры семейств *Lobeliaceae*, *Isoëtaceae*.

Синтаксономическая дифференциация представлена 5 классами, 9 порядками, 13 союзами, 38 ассоциациями. Основная роль в структуре растительности принадлежит сообществам классов *Lemnetea* R. Tx. 1955, *Potametea* Klika in Klika et Novak 1941, составляющим гидрофильный тип растительности в узком понимании. Класс *Phragmitetea* R. Tx. et Preising 1942 больше соответствует типу болотной растительности (*Paludosae*).

Выявлена структура экотипов флоры озер, включающая 6 групп и 12 экотипов. Гидроморфных видов — 47, из них эугидатофитов — 22, аэрогидатофитов — 17, плейстофитов — 7. Гидрогеломорфных — 9, из них тенагофитов — 7, плейстогелофитов — 2. Геломорфных — 41, из них гидроохтофитов — 18, охтогидрофитов — 15, эвохтофитов — 8. Гелогигроморфных видов — 34. Гигроморфных видов — 14. Гигромезоморфных — 19, из них пелохтофитов — 6, пелохтотерофитов — 13 видов. Состав и распределение экотипов по группам в основных чертах отражают особенности структуры экотипов гидрофильного компонента флоры Северо-Запада России.

В структуре флоры озер выделено 11 групп ареагенетически связанных видов. Плюрирегиональный (или космополитный) тип ареала включает 10 видов, голарктический — 49, евразийский — 32, европейский — 14, циркумбореальный — 19, евразийский бореальный — 22, европейский бореальный — 1, циркуматлантический — 7, адвентивный — 3 вида. Выявленная хорологическая структура типична для северо-западных и центральных районов России и подчеркивает аллохтонно-миграционное и гетерохронно-гетерогенное происхождение изученной флоры.

Рассмотренная экологическая выборка флоры района исследований представляет дифференцированную систему нескольких типологических комплексов. Гидрофитон включает 56 видов,



гигрофитон – 39, псаммомезогигрофитон – 23, пратомезогигрофитон – 16, палюдофитон – 23 вида. Структура комплексов и их таксономический состав отражают эколого-ценотические особенности растительного покрова озер.

Анализ приуроченности видов к определенным типам местообитаний показал наличие 11 экологотопологических комплексов, или парциальных флор (ПФ), интегрированных по степени сходства на классы и подклассы. Водная флора, в узком понимании, объединяет ПФ зарастающих водоемов с глубинами 0–250 см, микропонижений в полосе литорали, заболоченных и заболачивающихся вод. Остальные ПФ связаны с прибойной литоралью, сплавинами, урезами и другими прибрежно-водными экотопами.

Озера Валдайской возвышенности по преобладанию в растительности определенных сообществ дифференцированы на пять типов: тростниковый, камышовый, хвощовый, телорезовый, нимфейный. Преобладают озера тростникового типа. По общему характеру растительности озера относятся к евтрофному, с чертами мезотрофии, типу. Их аналоги в зоне последнего оледенения – озера Северо-Запада России, озерной Финляндии (Vaarama, 1961), северной Швеции (Rintanen, 1982). Отличие гидрофильной растительности изученного региона состоит в незначительном участии в структуре сообществ атлантических элементов.

Гидрофильная флора района развивалась на общей для Восточной Европы генезисной миоцен-плиоценовой основе, имевшей вполне современный таксономический состав перед плейстоценом. Послеледниковое формирование гидрофильной флоры осуществлялось за счет разных центров, не исключая южного степного сектора, служившего рефугиумом для многих экологических типов растительности.

Современный период развития гидрофильной флоры района характеризуется нарастанием антропогенного пресса. Однако природные особенности Валдайской возвышенности, преобладание водоемов водораздельного залегания в значительной мере нивелируют этот фактор. Состав гидрофильной флоры, несмотря на известные потери, несет следы послеледникового расселения растений. Роль адвентивных включений в сложении растительного покрова незначительна.

В результате проведенных флористических и геоботанических исследований выявлены редкие, исчезающие и типичные эталонные сообщества в количестве 10 – *Nymphaeetum candidae*, *Nupharetum luteai*, *Scolochloetum festucaceae*, *Potametum alpini*, *P. crispum*, *P. praelongi*, *P. nodosum*, *Lemno-Utricularietum vulgaris*, *Nupharetum pumili*, *Isoëto-Lobelietum*. Список редких, исчезающих и требующих внимания растений включает 40 видов. На территории Валдайского национального парка выявлено пять примечательных в ботанико-географическом отношении озер.

Валдайская возвышенность – уникальная естественно-географическая и историческая область Европейской России, представляющая большой научный и культурно-познавательный интерес. Велик ее рекреационный и оздоровительный потенциал. Дальнейшее использование ресурсов озер Валдайской возвышенности необходимо соотносить с минимальным вмешательством в природную среду.



## CONCLUSION

The Valdai Hills occupies the north – western part of the Russian plain. They reach 200-300 m. above the sea level. The landscapes of the Valdai Hills are very peculiar, bearing imprints of recent glaciation. There are about 300 lakes filling the depressions between the ridges of the hills. The largest ones are Seliger, Velie, Valdaiskoye, Shlino. The main factors of the formation of hydrophilous flora in the region are: its botanical and geographical zonation, geological history and the use of water resources. In vegetative cover of water and littoral zones wide-range eurytopic species and communities are dominant. Rare Atlantic elements and very sporadic distribution of some common species introduce some distinct features to (the structure) of the vegetative cover. The vegetation in the lakes is diverse and includes 158 species of vascular plants of 43 families and 72 genera. The angiosperms are represented by 153 species among which 74 are monocotyledonous, 79 – dicotyledonous and five species of cryptogamous vascular plants. The presence of families Lobeliaceae, Isoëtaceae in the hydrophilous flora of the region is due to its location at the boundaries between Eastern – European and Central parts of Russia. The syntaxonomical structure is represented by 5 classes, 9 orders, 13 alliances, and 38 associations. The main role in the vegetation structure is played by communities of classes Lemnetae R. Tx. 1955, Potametea Klika in Klika et Novak 1941, referring to hydrophilous plants in the narrow sense. Class Pragmitetea R. Tx. et Pressing corresponds more to the type of paludal vegetation (Paludosae).

The structure of ecotypes of the lakes flora includes 6 groups and 12 types. The number of hydromorphic species is 47. The composition and distribution of ecotypes in groups reflect distinct features of ecotypical structure of the hydrophilous component of the flora in North-Western Russia. The lakes flora structure comprises 11 groups of areally and genetically associated species. The cosmopolite type of the range includes 11 species, holarctic – 49, euroasian – 32, european – 14, circumatlantic – 7, adventive 3 species. The revealed chorological structure is typical for north-western and central parts of Russia and

emphasizes the allochthono-migrational and heterochrono-heterogenous origin of the flora under investigation.

The analyzed samples of the flora from the studied region represent a differentiated system of several typological complexes. The Hydrophyton includes 56 species, Hygrophyton – 39, Psammomesohydrophyton – 23, Pratomesohydrophyton – 16, Paludophyton – 23 species. An analysis of species from certain habitats has shown the presence of 11 ecologo-topological complexes or partial flora (PF) combined into classes and subclasses by their similarity. Aquatic flora in the narrow sense combines PF of overgrowing waterbodies with depths of 0–250 cm, microdepressions in the littoral, boggy waters. The other PF are associated with breaker's zone, floating mats, water edges and other littoral ecotopes. Lakes of Valdai Hills are classified into 5 types according to dominant communities of their vegetation: reed, rush, horsetail, water-soldier, nymphaea. The reed type lakes prevail. By the general character of vegetation the lakes are eutrophic with elements of mesotrophy. Their analogues in the zone of the last glaciation are lakes of North-West Russia, Finland and North Sweden. Hydrophilous floras of the studied region differ by an insignificant portion of Atlantic elements in their communities structure.

Hydrophilous flora of the region has developed on the common for East Europe generative Miocene-pliocene basis which had quite modern taxonomic composition before Pleistocene. Different centers contributed in postglacial formation of hydrophilous flora including South steppe sector served as a refuge for many ecological types of plants.

Modern period of hydrophilous flora development in the region is characterized by increasing anthropogenic pressure. However, natural features of Valdai Hills, predominance of watershed divide bodies of water to a large extent reduces the effect of this factor. Despite some losses the hydrophilous flora composition reflects the postglacial history of plants dissemination. The role of adventive inclusions in vegetation cover is insignificant.

As a result of floristic and geobotanical studies 10 rare, endangered and typical standard communities have been revealed: Nymphaetum candidae, Nupharetum lutei, Scolochloetum festucae, Potametum alpini, P. crispum, P. praelongum, P. nodosum, Lemno-



Utricularietum vulgaris, Nupharetum pumili, Isoëto-Lobelietum. The lists of rare endangered and other important plants include 40 species. Five lakes noticeable in regard to their botanical features and geographic position have been found.

Valdai Hills – a unique natural-geographic and historic region of European Russia is of both scientific and cultural interest. It has also a high recreational value. Further use of resources of the Valdai Hills lakes requires wise management to minimize negative impacts of human activity on the environment.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 128 с.
- Барсегян А.М. Водно-болотная флора и растительность Армении: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ереван, 1982. 57 с.
- Барсегян А.М. Водно-болотная растительность Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1990. 353 с.
- Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств. СПб., 1994. 63 с.
- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 162–189.
- Бернатович С. О флористических типах озер // Тр. 5-ой конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Минск, 1959. С. 81–83.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа на примере Полистово-Ловатского массива. Л.: Наука, 1969. 187 с.
- Борисова И.В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1360–1367.
- Бородин И.П. Добавление к флоре Валдайского уезда Новгородской губернии // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. 1894. Т. 25. С. 37–39.
- Бородин И.П. Ботанические экскурсии в Валдайском и Вышневолоцком уездах [Новгородской губ.] // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. 1895. Т. 26. С. 2–9.
- Бородин И.П. По озерам Валдайского и Крестецкого уездов Новгородской губернии // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. 1896. Т. 27. С. 226–227.
- Быков Б.А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 234 с.
- Варминг Е. Ойкологическая география растений. М., 1902.
- Василевич В.И. Фитоценотические объекты как системы // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 5–14.



Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.

Василевич В.И., Ипатов В.С. Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры // Структурные уровни биосистем. М., 1967. С. 158–172.

Василевич В.И., Ипатов В.С. Некоторые черты надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30. № 6. С. 643–651.

Вынаев Г.В. Флорогенетическая структура и фитогенетические связи флоры Белоруссии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1984. 28 с.

Генерозов В.Я. Культура кормовых и защитных растений для водоплавающей птицы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 128 с.

Генерозов В.Я. Дикий рис // Охота и охотничье хозяйство. 1956. № 1. С. 33–36.

Гоби Х.Я. О влиянии Валдайской возвышенности на распространение растений в связи с очерками флоры западной части Новгородской губернии. СПб., 1876. 168 с.

Горлова Р.Н. О современном и прошлом распространении *Najas tenuissima* A.Br. // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1960. Т. 15. Вып. 6. С. 60–64.

Грезе Б.С. Лимнологический очерк озер и их предварительная рыбохозяйственная оценка // Изв. ВНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л.: Ленснбтехиздат, 1933. Т. 16. С. 64–119.

Гримм О.А. Флора окрестностей Никольского рыбноводного завода // Из Никольского рыбновод. завода. СПб., 1901. № 5. С. 1–40.

Гриневецкий Б.Б. К вопросу о распространении *Elodea canadensis* Michx. в России // Тр. Ботан. сада импер. Юрьев. ун-та. Юрьев, 1910. Т. 11. С. 225.

Гринталь А.Р. Заметка о видах *Myriophyllum spicatum* L. и *M. sibiricum* Kom. (Haloragaceae) Nota de speciebus *Myriophyllum spicatum* L. et *M. sibiricum* Kom. (Haloragaceae) // Новости систематики высших растений. СПб.: Наука, 1993. Т. 29. С. 107–109.

Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа // Тр. Ботан. ин-та Азерб. фил. АН СССР. Баку, 1936. Т. 1. 260 с.

Гусарова И.С., Семкин Б.И. Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с использованием теоретико-графовых методов // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 781–789.

Дидух Я.П. Дифференциация фитоценосистем горного Крыма и научные основы их охраны: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1987. 44 с.

Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма. Киев: Наук. думка, 1992. 256 с.

Доброхотова К.В., Ролдугин И.И., Доброхотова О.В. Водные растения. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 191 с.

Дорофеев П.И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1964. 43 с.

Дорофеев П.И. Ископаемые *Potamogeton*. Л.: Наука, 1986. 132 с.

Доценко О.Н., Распопов И.М., Усенко Н.В. Высшая водная растительность двух различных по степени антропогенного воздействия озер Валдая // Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб.: Ин-т озеровед. АН СССР, 1991. Кн. 2. С. 209.

Дубына Д.В. Плавнево-литоральные фитосистемы Северного Причерноморья: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1992. 47 с.

Дубына Д.В., Протопопова В.В. Новые для флоры СССР виды водных папоротников из семейства Azollaceae // Укр. ботан. журн. 1980. Т. 37. № 5. С. 20–26.

Дьяченко Т.Н. Новая ассоциация класса Potametea Klika in Klika et Novak 1941 // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 2. С. 109–111.

Заверуха Б.В. Флора Волыно-Подоллии и ее генезис. Киев: Наук. думка, 1985. 192 с.

Заноха Л.Л. Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Ботан. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 925–932.

Зеленая книга Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1987. 297 с.



Иванов Л.А. Наблюдения над водной растительностью озерной области // Тр. пресновод. биол. ст. импер. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. СПб., 1901. Т. 1. С. 1–146.

Исаченко Т.И. Провинциальное расчленение таежной области в пределах европейской части СССР // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 47–58.

Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.

Кац Н.Я. Типы болот СССР и западной Европы и их географическое распространение. М.: Географгиз, 1948. 32 с.

Кац Н.Я. Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 295 с.

Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1941. Вып. 1. С. 183–256.

Клоков М.В. Критичне вивчення вищих рослин флори Української РСР та його методологічні основи // Укр. ботан. журн. 1960. Т. 17. № 5. С. 103–112.

Клоков М.В. Основные этапы развития равнинной флоры Европейской части СССР // Матер. по истории флоры и растительности СССР. 1968. Вып. 4. С. 376–406.

Клоков М.В. Расообразование в роде тимьянов – *Thymus* L. на территории СССР. Киев: Наук. думка, 1973. 198 с.

Клоков М.В. Географическая раса как историческое явление // Природная обстановка и фауны прошлого. Киев, 1974. Вып. 8. С. 105–111.

Корелякова И.Л. Водная растительность русла и водоемов дополнительной системы верхнего течения Днепра // Укр. ботан. журн. 1963. Т. 20. № 2. С. 80–87.

Корелякова И.Л., Распопов И.М. Структурные особенности флоры водоемов СССР // Вторая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988. С. 18–21.

Коротков К.О., Морозова О.В., Морозов Н.С. Флористические находки в Валдайском районе Новгородской области // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 816–820.

Краснова А.Н. Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов Европейской России (на примере Северо-Двинской водной системы): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1996. 32 с.

Крылова Е.Г. Структура и сукцессии растительного покрова техногенно трансформированных пойменных водоемов Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2001. 21 с.

Крылова Е.Г., Ершов И.Ю. Земли, спасенные от затопления Горьковским водохранилищем // Верхневолжье: судьбы реки и судьбы людей: Тр. I Мышкинской региональной экологической конф. Мышкин, 2001. Вып. 1. С. 23–25.

Кузьмичев А.И. Гидрофильная флора Юго-Запада Русской равнины и ее генезис. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 215 с.

Кузьмичев А.И., Краснова А.Н. Флора и растительность озер Северо-Двинской водной системы // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 358–367.

Кузьмичев А.И., Краснова А.Н., Карасева В.М. Высшие водные и прибрежно-водные растения РСФСР. М.: Ин-т биол. внутр. вод РАН, 1992. 208 с.

Кузьмичев А.И., Экзерцев В.А., Лисицына Л.И. и др. Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги // Флора и растительность Ярославской области. Л.: Наука, 1990. С. 50–94.

Кутова Т.Н. Развитие высшей водной растительности в малых озерах Валдайской возвышенности // Природа и хозяйственное использование озер Псковской и прилегающих областей: Тез. докл. II Межвузов. конф. Псков, 1971. С. 116–118.

Кутова Т.Н. География водных растений в пределах СССР // Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 18–19.

Лавренко Е.М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 235–236.

Лавренко Е.М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 530–548.



Лавренко Е.М. О развитии некоторых ценотических типов флоры Древнего Средиземья в связи с альпийским орогенезом // Тр. Ташкент. ун-та. 1961. С. 17–27.

Лавренко Е.М. Бореальная растительность Лиманской группы болот и озер в долине Среднего Донца // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 125–156.

Лавренко Е.М., Свешникова В.М. Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1968. С. 10–15.

Лесненко В.К. Псковские озера. Л.: Лениздат, 1988. 112 с.

Липина Н.Н. Количественное исследование макрофлоры подопытных озер Сапропелевой станции в Залучье // Тр. Лаб. генезиса сапропеля. М.; Л., 1939. Вып. 1. С. 9–24.

Лисицына Л.И. О флоре озер Калининской области // Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 25–28.

Лисицына Л.И. Флора водоемов Верхнего Поволжья // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1979. С. 109–137.

Лисицына Л.И., Экзерцев В.А. К флоре озер Калининской области // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 76. С. 15–19.

Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. Киев: Наук. думка, 1993. 436 с.

Мейер Э.А. Водяное растение *Elodea* // Сад и огород. 1901. № 2. С. 71–73.

Миняев Н.А. Об арктических и альпийских связях во флоре северо-западной части СССР // Вопр. ботаники. Л., 1960. Вып. 3. С. 63–65.

Миняев Н.А. Арктические и аркто-альпийские элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1965а. С. 9–49.

Миняев Н.А. Сибирские таежные элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1965б. С. 50–92.

Миняев Н.А. Умеренные восточноевропейские (сарматские) элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР // Вестн. Ленингр. ун-та. 1965в. № 21. С. 44–56.

Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. ботан. 1989. Т. 9. 110 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Молчанов И.В. Озера и сапропелевые месторождения Валдайской возвышенности // Тр. геоморфологического ин-та. Л., 1933. Вып. 6. 254 с.

Мяэметс А.А. О нахождении сибирского арктического вида рдеста *Potamogeton subretusus* Hagstr. (Potamogetonaceae) в Большеземельской тундре // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 250–251.

Невский М.Л. Флора Калининской области. Калинин, 1952. Ч. 2. 725 с.

Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительные сообщества как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 183 с.

Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона. Киев: Наук. думка, 1992. 278 с.

Определитель высших растений Северо-Запада европейской части СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. 376 с.

Паутова И.А., Шмидт В.М., Паутов А.А., Постовалова Г.Г. Высшие водные растения озера Селигер // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1987. Вып. 2 (№ 10). С. 40–44.

Петровы В. и В. Распределение растительности на Коломенском озере // Изв. Сапропел. комитета. Л., 1926. Вып. 3. С. 145–171.

Петунников А.Н. Водяная зараза (*Elodea canadensis*) // Сад и огород. 1886. № 19. С. 163–165.

Печенюк Е.В. *Lemna gibba* (Lemnaceae) в Хоперском заповеднике // Ботан. журн. 1984. Т. 69. № 8. С. 1101–1102.

Покровская Т.Н., Миронова Н.Я., Шилькрот Г.С. Макрофитные озера и их евтрофирование. М.: Наука, 1983. 152 с.



Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1959. Т. 1. 444 с.  
 Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1960. Т. 2. 499 с.  
 Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. 530 с.  
 Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1972. Т. 4. 336 с.  
 Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1976. Т. 5. 319 с.  
 Поплавская Г.И. Экология растений. М.: Советская наука, 1948. 295 с.  
 Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.  
 Растительность европейской части СССР. Под ред. Грибовой С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Л.: Наука, 1980. 429 с.  
 Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с.  
 Реймерс Н.Ф., Штильмарк Ф.Р. Особо охраняемые природные территории. М.: Мысль, 1978. 295 с.  
 Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. М.: Советская наука, 1948. 448 с.  
 Свириденко Б.Ф. Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1987. 17 с.  
 Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 677–687.  
 Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948. 358 с.  
 Симпсон Дж. Г. Великолепная изоляция: история млекопитающих Южной Америки. М.: Мир, 1983. 256 с.  
 Скалозубов Н. К вопросу о распространении *Elodea canadensis* Michx. в России // Тр. Ботан. сада импер. Юрьев. ун-та. Юрьев, 1910. Т. 11. С. 42.  
 Скарлато О.А. Вступительное слово на открытии совещания // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН. СПб., 1992. С. 5–6.  
 Смагин В.А. Заболачивание озер под влиянием антропогенной эвтрофикации (на примере озера Корьярви, Южная Карелия) // Экология. 1984а. № 3. С. 70–72.

Смагин В.А. Смены растительности при зарастании мелких озер под влиянием антропогенных факторов // Ботан. журн. 1984б. Т. 69. № 6. С. 827–833.

Стемпинский Л. История распространения *Elodea canadensis* Michx. в России // Тр. Ботан. сада импер. Юрьев. ун-та. Юрьев, 1910. Т. 10. Вып. 4. С. 214–229.

Стойко С.М. Экологические основы охраны редких, уникальных и типичных фитоценозов // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1574–1583.

Сукачев В.Н., Поплавская Г.И. Очерк по истории озер и растительности Среднего Урала в течение голоцена по данным сапропелевых отложений // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. 1946. № 8. С. 5–37.

Толмачев А.И. К методике сравнительно-флористических исследований // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111–124.

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

Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 196 с.

Траншель В.А. О результатах флористических исследований близ ст. Березайки, Валдайского уезда, Новгородской губернии // Тр. С.-Петербург. о-ва испыт. природы. 1894. Т. 25. С. 39–40.

Траншель В.А. Флористические экскурсии в Новгородской и Тверской губерниях, произведенные летом 1897 года работавшими на Бологовской биологической станции // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. 1897. Т. 28. Вып. 1. С. 292–297.

Успенский Е.Е. Распределение водных растений в озере Селигер // Тр. Пресновод. биол. ст. Император. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. СПб., 1912. Т. 3. С. 39–53.

Федченко Б.А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. М., 1949. Т. 2. С. 311–338.

Федченко Б.А., Флеров А.Ф. Водяные растения Средней России. М., 1897. 63 с.

Федченко Б.А., Флеров А.Ф. Водная флора Европейской России. М., 1900. 48 с.



Финк Э. Список растениям дикорастущим и акклиматизированным на возвышенности между источниками рек Волги, Днепра, Западной Двины и Ладожских вод. СПб.: Изд. Император. вольно-эконом. о-ва, 1834.

Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья – 95, 1996. Т. 9. 456 с.

Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 404 с.

Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. 236 с.

Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 3. 259 с.

Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. 355 с.

Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. Т. 5. 380 с.

Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. 412 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 275 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. 316 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 3. 293 с.

Цветков М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца 17 столетия по 1914 год. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 204 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. Геоморфол. ин-та. Л., 1932. Вып. 4. 376 с.

Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дубына Д.В. Системный подход к изучению флоры // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 30–36.

Шенников А.П. Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с.

Шестериков П. Об *Elodea canadensis* на юге России // Тр. Ботан. сада импер. Юрьев. ун-та. Юрьев, 1902. Вып. 3. С. 184.

Шилов М.П. Причины исчезновения и пути охраны водных реликтовых видов растений // Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988. С. 33–35.

Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Наука, 1980. 176 с.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 236 с.

Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3–22.

Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 13–28.

Юрцев Б.А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 305–313.

Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН. СПб., 1992. С. 7–21.

Юрцев Б.А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Ботан. журн. 1997. Т. 6. С. 60–70.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1991. 80 с.

Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706–1718.

Barkman J.J. The association concept in the Braun-Blanquet School of phytocenology // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1209–1220.

Casper S.J., Krausch H.D. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1980. 403 S.

Casper S.J., Krausch H.D. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1981. 405 S.

Flahault Ch., Schröter C. Phytogeographische Nomenklatur. Berichte und Vorschläge // III Congr. Intern. Bot. Bruxelles, Zürich, 1910.

Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich, 1918. Bd 63. S. 293–493.

Hejny S. Ökologische Charakteristik der Wasser und Sumpflanzen in den slovakischen Tiefebene. Bratislava: Vyd-vo SAV, 1960. 492 S.

Hulten E. The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. Stockholm: Almqvist and Wiksell boktr, 1958. 340 p.



Jensen S. Classification of lakes in Southern on the basis of their macrophyte composition by means of multivariate methods // Vegetatio. 1979. V. 39. № 3. P. 129–146.

Korotkov K.O., Morosova O.V., Belonovskaya E.A. The USSR vegetation syntaxa prodromus. Moscow, 1991. 346 p.

Rintanen T. Botanical lake types in Finisch Lapland // Ann. bot. Fenn. 1982. V. 19. № 4. P. 247–274.

Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. L.: Arnold, 1967. 610 p.

Vaarama A. Lake Finland and its lake types // Arch. Soc. zool. bot. fennicae. 1961. V. 16. Suppl. P. 33–38.

И. Ю. Ершов

**Фитоценосистемы озёр  
Валдайской возвышенности**

Подписано в печать 14.10.02  
Формат 60×84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Гарнитура Тип Таймс.  
Усл. п. л. 7,90. Зак. № 3678. Тираж 125 экз.

Отпечатанно с оригинал-макета  
в ОАО «Рыбинский Дом печати»  
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8