

КРАСНОВА Алла Николаевна

+

58696

**СТРУКТУРА ГИДРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ  
ТЕХНОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ  
ВОДОЕМОВ  
СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ**

КРАСНОВА Алла Николаевна

**СТРУКТУРА ГИДРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ  
ТЕХНОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ  
ВОДОЕМОВ  
СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ**

Рыбинск

1999

Научный редактор А. И. Кузьмичев

**Краснова А. Н.**

Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. — Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 1999. — 200 с. — табл. 12 Библиогр.: 376.

В работе водные и прибрежно-водные растения рассматриваются как специфический компонент флоры и растительности. В развитии теоретических представлений о разнокачественности гидрофильной флоры выделены следующие типологические комплексы: гидрофитон, гигрофитон, палюдофитон, псаммомезогигрофитон, пратомезогигрофитон, дремофитон. Рассматривается структура парциальных флор. Приводится схема районирования растительного покрова вод и прибрежий Восточноевропейской равнины. Флора изученных озер рассматривается в контексте истории гидрофильного компонента флоры Европейской России. В работе рассматриваются флористические комплексы, составляющие основу гидрофильной флоры изученной территории и характерные для других. Род *Typha* L. - Рогоз - представляет интерес с точки зрения эволюции таксономического разнообразия. Рассматриваются видообразовательные процессы и роль антропогенного фактора в формообразовательных процессах.

Предлагаемая монография не имеет аналогов в отечественной гидроботанике. В ней впервые в понятиях и терминах традиционной и современной сравнительной флористики подробно анализируется структура гидрофильного компонента растительного покрова. Впервые предлагается решение ряда запутанных вопросов, связанных с изучением гидрофильных растений.

Для ботаников, географов, краеведов, преподавателей и студентов вузов.

58696

## **Structure of hydrophilous flora in waterbodies of the North Dvina water system transformed under technogenic activity**

The present paper considers aquatic and riverside vegetation as a specific constituent part of the flora and vegetation. The development of theoretical ideas concerning variety of hydrophilous flora allows to distinguish the following typological complexes: hydrophyton, hygrophyton, paludophyton, psammomesohygrophyton, pratomesohygrophyton, drymophyton. The structure of partial flora is considered. The map is designed of distribution of vegetation cover of water surface and littoral zones in the East-European plain. The flora in the studied lakes is considered along with history of hydrophilous component of the flora in European Russia. The complexes making a basis for hydrophilous flora in the investigated area and typical for other regions are studied in paper. Genus *Typha* L.-mace reed is of interest from the point of view of evolution of taxonomical diversity. Species formation and the role of anthropogenic factors in the process of formation are considered.

The presented work is unique for hydrobotany of our country. For the first time the structure of hydrophilous component of vegetative cover is analyzed in details using terms and concepts of traditional and modern comparative floristics. For the first time the solution of intricate questions related to the study of hydrophilous plants is presented.



## Предисловие научного редактора

Предлагаемая читателю книга тематически относится к четко не оформленному направлению, занимающемуся изучением сосудистых водных и прибрежноводных, или гидрофильных растений. В работе, кроме анализа флоры исследованных озер, обсуждается широкий круг вопросов, имеющих отношение к теории и методологии исследований этой экологической группы. В рамках "Предисловия" хотелось бы обратить внимание на следующие моменты.

Прежде всего, работа представляет монографическое описание флоры и растительности озер Северо-Двинской водной системы, эксплуатируемой с 1828 г. Посушеству, это первая в отечественной литературе региональная ботаникогеографическая сводка по гидрофильным растениям, которая могла бы послужить эталоном для работ подобного плана.

Основная группа вопросов связана со спецификой гидрофильного компонента флоры. Они обсуждаются с точки зрения структурно-исторических связей. Это интересно написанный раздел о геологической истории гидрофильной флоры с акцентом на новейший этап, связанный с появлением и расселением покрытосемянных. Стало хрестоматийным, повторяющимся во многих руководствах, утверждение о консервативности водной флоры. Автор по-новому подошел к этой проблеме, показав, что собственная история гидрофильной флоры представляет пример её угасания в общей эволюции растительного покрова в смысле уменьшения систематического и ценотического разнообразия в сравнении с другими эколого-ценотическими типами растительного покрова, нечеткости и размытости биоморфологической организации, затухания видообразовательных процессов. Гидрофилия, по автору, это боковая и во многом слепая ветвь. Эволюция гидрофитов (в широком смысле) происходила под знаком бесконечных однообразных адаптаций к водной и околотоводной среде, основные экологические показатели которой мало изменялись на протяжении многих геологических эпох. По этой причине гидрофильные растения в общебиологическом плане представляют регрессивную линию развития, сопровождаемую упрощением их организации на фоне однообразных условий среды. Этим достигается биологическое процветание данной группы. Особенно ярко это проявилось у покрытосемянных. Может быть кто-нибудь (и когда-нибудь !) использует высказанные автором соображения в качестве рабочей гипотезы в последующих исследованиях по филогении и биоморфологии гидрофильных растений. Под этим углом зрения с ними недостаточно и глубоко еще не работали.

Хорологическая дифференциация реализована в ботанико-географическом районировании гидрофильного компонента растительного покрова Восточно-Европейской равнины, что никогда не предпринималось. В дальнейшем, по мере накопления и углубления материала предложенная схема будет уточняться и детализировать-

ся. В данном случае важен задел, представляющий также интерес и с точки зрения изученности географии гидрофильных растений.

Следующая группа вопросов касается методологии изучения гидрофитов. К настоящему времени она является устаревшей и во многом исчерпавшей себя. Прежде всего - это объем гидрофильной флоры, то-есть та выборка видов, с которой работает исследователь и где в полной мере проявляются субъективизм и произвол. Что стоит, например, отнесение к гидрофильным растениям деревьев и кустарников. Некорректность подобного подхода со всей наглядностью проявляется при таксономическом анализе, когда у отдельных авторов на первое место выходят семейства *Salicaceae*, *Roaceae*, *Cyperaceae*, оттесняя на задний план истинно водные. Последние именно и определяют состав и структуру гидрофильной флоры. Другой ахиллесовой пятой является система жизненных форм, прообраз которой легко просматривается в сочинениях отца ботаники Теофраста. Впоследствии представления античного автора были модернизированы в 1828 году ботаником Сноу, предложившим схему жизненных форм гидрофильных растений. В настоящее время она повторяется в модификациях ряда авторов, нередко претендующих на последнее слово в этом вопросе. Схема Сноу сыграла несомненно положительную роль. В настоящее время она вошла в противоречие с объемом накопленных знаний и информации по экологии и биологии водных растений. Попытки её улучшения, сопровождаемые массой ненужных терминов и понятий, лишь заводят в тупик саму проблему жизненных форм. Автор эти и другие вопросы рассматривает с точки зрения традиционной и современной сравнительной флористики, биоморфологии. Работу пронизывает идея дифференцированного подхода к тому, что разными авторами понимается под гидрофильной флорой. Это касается не только крупных флороценотических категорий, но и более дробных единиц - парциальных флор, коадаптированных в пространстве и во времени групп видов растений и других понятий.

Эволюция гидрофильной флоры Северо-Двинской системы рассматривается на фоне общего развития растительного покрова Евразии. Вообще эволюция растительного мира - классическая тема в ботанике, решенная с разной степенью детализации на региональном и типологическом уровнях, изобилующая однако лакунами в отношении гидрофильного компонента. Автор, проработавший по этому вопросу обширную литературу и интерпретировавший собственный материал, предложил свое видение её становления и развития, в основу которого положена идея флористических комплексов.

Завершает работу раздел, в котором разбирается система и филогения рода *Typha* L. - Рогоз - одного из "проявляющих" в структуре гидрофильной флоры почти любой ботанико-географической области. Эта часть работы основывается на обширном материале гербариев бывшего СССР и личных сборов.

Гидрофильные растения безусловно представляют специфический компонент в общей структуре флоры, хотя с ним в силу объек-

тивных и субъективных обстоятельств мало занимались. Все же интерес научного сообщества к гидрофитам был непрекращающимся. От их изучения многого ожидали, что дало бы возможность поставить гидроботанику в один ряд с такими развитыми дисциплинами, как лесоведение, луговедение, болотоведение. Однако подобного не произошло. Количественный рост публикаций не вылился в крупные обобщения. Вывод редактора основывается на анализе публикаций и может быть кому-то покажется пессимальным. Поэтому так важны методические и методологические подвижки в изучении гидрофитов.

Продолжим мысль. Движение научного знания не всегда идет по восходящей. Наука развивается по своим внутренним законам. Прогресс, регресс, стагнация - для нее нормальное состояние, не всегда прямым образом зависящие от запросов практики и возможностей государства поддерживать школы, направления, течения, формальные и неформальные коллективы.

Площади, занятые гидрофильной растительностью - это не болота на обширных пространствах евразийских неудобий России, леса или луга. Особого практического интереса в сравнении с перечисленными эколого-ценотическими типами она никогда не представляли. С точки зрения разнообразия - это Ойкумена покрытосемянных, экологический архетип которых мезоксерофильной или даже ксерофильной природы. Оперативный простор для исследований, исключая пожалуй систематику, ограниченный. По-видимому по указанным соображениям интеллектуальная ботаническая элита здесь всегда была тонкой и не имела мощного слоя, как например, в болотоведении. Гидроботаника как бы оказалась на периферии. Потеряли смысл и актуальность искать внутри нее, опираясь только на собственные факты, развивать понятийно-терминологический аппарат, пытаться находить новые подходы и методы. Оптимальным вариантом может быть интеграция ее с близкими по предмету исследований направлениями, ассимиляция наработанных ими подходов и методов, обращение к идеям общей ботаники.

Решиться на подобное нелегко. Речь идет не о простой замене одних подходов и методов на другие, а о ценностях масштабного плана - смене парадигмальных установок. Что-то отдаленно напоминающее наметилось в предвоенные годы. Тогда в направление, назовём его гидроботаническим, стали приходить молодые незашоренные люди. Характерен отзыв профессора А. П. Шенникова на дипломную работу В. М. Катанской, отметивший следующее: "... то, что сделано - так ново, такие открывают перспективы, так вооружает методикой, что нельзя не поздравить фитоценологию с интересной и важной работой". Действительно, работы того периода и некоторые послевоенные исследования отличает неувловимая свежесть и новизна, отсутствие рутины, монотонности удручающего однообразия. Но это были ростки. Что-то потом произошло, не поддающееся объяснению. Наука, особенно высокая - тонка и ранима...

Мы далеки от исчерпывающей оценки книги. Она слишком неординарна и может быть даже в чем-то опережает время. Не все, что в ней написано, можно усвоить с первого прочтения и тем более использовать в конкретной повседневной работе. Для этого необходимо время. Все же у редактора нет сомнений, что книга окажется востребованной и дойдет до пытливого читателя. "В сегодняшнем дне слышатся шаги завтрашнего..." (Сэмюэль Тейлор Колридж).

**А. И. Кузьмичев**

## Введение

Водная и прибрежно-водная, или гидрофильная флора и растительность - обязательный компонент почти любой ботанико-географической области. Однако из-за малочисленности видового состава, однообразия ареалов, упрощенности ценотических связей, незначительного участия в общей структуре растительного покрова этот экологический тип слабо вовлекается в научный оборот, а иногда и совсем не анализируется. Никогда он не был и предметом специального ботанико-географического исследования. Мы не умаляем значения прежних работ по гидрофильной флоре и растительности, авторы которых поднимали и ботанико-географические аспекты, однако последние рассматривались параллельно с другими вопросами. К настоящему времени накопился большой материал по систематике, хорологии, экологии водных и прибрежно-водных растений, требующих обобщения и осмысления с позиций ботанической географии и современного ее направления - сравнительной флористики.

Глубоких традиций в изучении гидрофильной флоры не сложилось. Эта, пестрая по систематическому и экологическому составу группа растений неизменно изучается с позиций и по аналогии с другими эколого-ценотическими типами, прежде всего близкими луговым и болотным. Расширения методического арсенала исследований гидрофильной флоры, позволяющего изучать ее разнообразие на разных уровнях организации и с учетом специфики, не произошло. Усиливающееся за последние десятилетия внимание к этой группе растений требует разработки методологии и понятийного аппарата. Решить эти и другие вопросы без предварительного рассмотрения концептуальных основ изучения водной флоры и растительности - невозможно. Недостаточным вниманием к этим вопросам, в частности, объясняется запутанная и, по-видимому, зашедшая в логический тупик терминология жизненных форм гидрофитов.

Ботанико-географический подход к гидрофильной флоре, "классический" по содержанию и получивший дальнейшее развитие при изучении других эколого-ценотических типов, значительно расширяет и углубляет представления как о самой гидрофильной флоре, так и растительного покрова в целом, делает картину его генезиса и современной структуры более развернутой и всесторонней. Это имеет и непосредственное отношение к разработке актуальных вопросов рационального использования и охраны водной и прибрежно-водной флоры и растительности. Массовое, нередко пышное развитие гидрофитов представляет - сравнительно недавнее образование в общей структуре растительного покрова, обусловленное ускоренным переходом водных экосистем под влиянием антропогенных факторов на более высокие трофические уровни.

В данной работе вопросы ботанической географии флоры водоемов мы рассматриваем на примере флоры техногенно трансформи-

рованных озер Северо-Двинской водной системы, представляющих также и собственный интерес. Аналогичные системы - Мариинская, Тихвинская, Вышневолоцкая, Северо-Екатерининская и другие в прошлом веке и начале нынешнего существовали в европейской России, из которых в мало измененном состоянии сохранилась Северо-Двинская. Для полноты решения вопросов поставленной темы и более широкого фона в работе привлекаются данные исследований, проводившиеся автором параллельно на водоемах Северо-Запада России, Поволжья, а ранее и Украины. Следует отметить, что биологи, работающие на водоемах, при всем их разнообразии, по существу имеют дело с тремя типами: естественными, индустриальными и техногенно трансформированными. Первые не затронуты или почти не затронуты хозяйственной деятельностью.

В европейской России первых осталось мало, в основном в слабо освоенных районах севера и северо-востока. К индустриальным относятся большие и малые водохранилища, прудовые системы. Наконец техногенно трансформированные водоемы, уровень которых частично поднят или опущен для разных целей - поддержания судоходства, водозабора, рыболовства и других. Чаще водоемы этого типа связаны с гидротехническим строительством, примером чему может служить Северо-Двинская, существующая с 1828 года.

Данная работа была задумана как теоретическое исследование. Техногенно трансформированные водоемы и водохранилища представляют мощный биогеографический фактор переселения популяций. Они имеют и огромное эволюционное последствие, арену, где происходят одновременно и ускоренно интродукционно-эволюционные и эколого-эволюционные преобразования. Под влиянием сильных и продолжительных антропогенных воздействий адаптивная эволюция здесь осуществляется быстро, хотя, казалось бы водная среда консервативна и отличается физическим постоянством. На примере флоры исследованных озер нами рассматриваются и более общие вопросы, в частности, генезиса и эволюции гидрофильных флор, районирования, видообразования, фитосозологии и другие. По всем им была проанализирована и обобщена обширная литература, на которую мы постоянно опираемся, так как новое знание неизбежно строится на фундаменте предшествующего. Тем самым исследователь, вовлекая в научный оборот старое знание, вписывает выдвигаемые идеи в информационное поле своей дисциплины. По ряду обсуждаемых в монографии вопросов исследования были начаты в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного Национальной Академии Наук Украины; полностью работа закончена в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук.

В работе в качестве основной таксономической единицы принята географическая раса, возникающая исторически в рамках зонально-региональной системы. Подобный подход дает возможность рассмотреть реальный ход эволюции таксономических категорий и флористических комплексов. Другим важным положением является

преимущество развития флоры и растительности, без преувеличения роли катастроф в истории Земли. Это отнюдь не означает, что нами не принимаются во внимание неоднократные смены природной обстановки прошлых эпох. Историческое развитие флоры и растительности всегда рассматривается в тесной связи с развитием самой природной среды, имеющей определенную направленность на протяжении миоцен-плиоцена в сторону континентализации и бореализации под влиянием прогрессирующего охлаждения Полярного бассейна и развития горных систем, обусловивших резкую дифференциацию климатов. По этой причине при объяснении происхождения современных ареалов растений мы не склонны придавать решающего значения миграциям, относя их к частным, но однако не частым случаям естественного расселения видов. Фактам ботанической географии, флористики, систематики необходимо давать собственную интерпретацию.

Работа представляет исследование, выполненное на стыке нескольких дисциплин - ботанической географии и сравнительной флористики, систематики, экологии и ценологии, хорологии, экоценогенетики видов. Соответственно нами были использованы разнообразные методики сбора и обработки материалов - как традиционные, так и новейшие современные. Автор, будучи однако флористом и систематиком, наибольшее внимание уделил именно этим вопросам. При систематической обработке рода *Rogoz* - Turha L. используя сравнительно-морфологический метод, мы по существу имели дело с популяционным материалом. Впервые для оценки активности видов водных растений использован метод парциальных флор. Для выяснения путей происхождения и последующего развития гидрофильной флоры изученной территории использованы подходы и методы флорогенетики.

Основная цель работы состояла в выяснении современной структуры флоры озер изученной территории, ее становления и последующей истории развития на фоне гидрофильной флоры европейской России и сопредельных регионов и сопряжено с другими эколого-ценотическими типами.

В заключение перечислим вопросы обсуждаемые в работе:

- рассмотреть содержание гидрофильной фракции как типологического компонента флоры в общей структуре растительного покрова
- проанализировать филогенетические, систематические, ареалогенетические, эколого-биоморфологические и другие особенности водных и прибрежно-водных растений как специфического компонента растительного покрова
- изучить систематическую и синтаксономическую дифференциацию флоры озер Северо-Двинской водной системы и дать их анализ
- выявить ботанико-географические и флороценогеографические закономерности гидрофильной флоры европейской части бывшего Союза и на этой основе разработать типологическое районирование

обосновать роль и значение флористических комплексов в эволюции флоры и растительности, выявить их состав и связи в структуре растительного покрова вод и побережий  
предложить модель генезиса и эволюции гидрофильной флоры бореальных областей Евразии и особенности проявления флорогенеза на водоемах Северо-Двинской водной системы  
разработать систему р. Турна Л. в качестве "проявляющего", и отражающую филогенетические связи между видовыми таксонами, их эволюцию и расселение в ходе развития природной среды  
оценить степень антропогенного воздействия в процессах интродуктивной гибридизации



## Глава 1. Природные условия

Северо-Двинская водная система начинается на р. Шексне (ныне Шекснинское водохранилище) у д. Топорня и заканчивается в истоках р. Сухоны у д. Шера. Общая протяженность системы, вытянутой с запада на восток, составляет 127 км. В административном отношении она расположена в пределах Кирилловского, Усть-Кубенского и Сокольского районов Вологодской области.

*Геолого-геоморфологическое строение.* Геологически район исследований расположен в пределах Московской синеклизы северной части Русской платформы. Коренные отложения представлены татарским и казанским ярусами верхней перми. Петрографически они довольно пестры и состоят из песчано-алевролитовых образований, доломитов, мергелей, известняков. Последние в отдельных местах выходят на поверхность (Ципина гора у г. Кириллова, обнажения у оз. Вазеринского). Встречаются также пласты и линзы песков. Коренные породы перекрыты чехлом четвертичных отложений, главным образом глинисто-песчаными, а в отдельных районах органогенными торфяными. Широкое распространение имеют валуны разного петрографического состава и областей приноса (Садоков, 1957).

Геоморфологически территория представляет сложное сочетание местных возвышенностей и низменностей. Западная часть, приуроченная к шекснинскому водоразделу, занимает восточную окраину Белозерско-Кирилловских гряд. В районе исследований они имеют вид волнисто-холмистой равнины с абсолютными отметками высот 100-150 м над уровнем моря (Соколов, 1957). Другая возвышенность, иногда называемая Прикубенской, совпадает своей юго-западной окраиной с современной береговой линией Кубенского озера. Между этими возвышенностями находится система низменностей, занятых лугами и болотами. Наибольшие из них расположены юго-восточнее Кубенского озера и озер сухонского водораздела.

Озера системы приурочены к доледниковым впадинам. Однако некоторые водоемы, например, Кишемское озеро, образовалось позднее и представляет еще не заторфованную послеледниковую депрессию. Наибольшее по площади Кубенское озеро тектонического происхождения и связано с разломами кристаллического фундамента и опусканием отдельных его блоков (Ауслендер, Гей, 1967). Озеро Сиверское терморкарстового происхождения.

Континентальный режим на изученной территории установился в конце юрского периода. Предшествующая геологическая история изобиловала морскими трансгрессиями и регрессиями (Садоков, 1957). На протяжении миоцен-плиоцена развитие природного процесса имело направленный характер в сторону бореализации и континентализации. Эти изменения носили колебательный характер, достигнув апогея в плейстоцене, когда произошли наиболее сложные события по масштабу влияния на биоту северной половины Евразии. Согласно

широко распространенной в кругах географов, а также и биогеографов точки зрения, органическая жизнь в течение плейстоцена определялась чередованием ледниковых и межледниковых эпох. Заметим, что подобных взглядов придерживаются далеко не все исследователи. В гипотезе покровных оледенений имеется много натяжек и условностей, на которые неоднократно обращал внимание один из авторитетных её оппонентов И. Г. Пидопличко (1946). Согласно гипотезе четвертичных оледенений северная Европа пережила несколько таких эпох, точное количество которых до сих пор остается спорным и неясным.

В палеогеографической литературе (Марков и др., 1965; Марков, Величко, 1967) разработана следующая схема хронологии ледниковых и межледниковых: **Окское оледенение (эльстерское); Лихвинское межледниковье; Днепровское оледенение (рисское); Одиновское межледниковье; Валдайское оледенение.**

Наиболее древнее окское оледенение распространялось на всю северную половину европейской России, включая и район исследований. Следующее по времени днепровское охватило наибольшую территорию. Московский ледник покрывал большую часть севера Европейской России и крайний юго-запад, достигнув Средней Европы. Наконец, минимальное по площади валдайское оледенение захватило только северо-западные районы Европы. Южная граница его проходила по изученной территории.

К голоцену в работе мы еще будем возвращаться. Поэтому остановимся на важнейших событиях этого периода в истории флоры и растительности. Он характеризовался резким переходом от холодной фазы, связываемой с валдайским оледенением, к тёплой. В четвертичной истории это совпадает с завершением стадии сальпауселькя, что произошло примерно 10-12 тыс. лет назад. Расчленение голоцена по часто используемой палеоботаниками шкалы Фирбаса имеет следующий вид:

Пребореальный период (около 8000 лет назад) характеризовался господством березовых и сосновых песов;

Бореальный период (5000 лет) характеризовался преобладанием сосновых и дубовых лесов, богатых орешником;

Атлантический период (4000-5000 лет), отмеченный термическим максимумом, характеризовался распространением буковых и смешанных дубовых лесов;

Субатлантический период (2000 лет), перешедший в современность, когда произошла окончательная перестройка флоры и растительности, на которую наложилась активная антропогенная деятельность.

*Почвы, климат.* Почвенный покров на прилегающей к озерам территории представлен дерново-подзолистыми и подзолистыми почвами, развитыми на флювиогляциальных отложениях. Встречаются также дерново-карбонатные почвы. В поймах рек и приозерных

впадинах развиты аллювиальные луговые и различные типы болотных почв (Бутузова, 1957). По-видимому, создание Северо-Двинской системы способствовало снижению уровня грунтовых вод прилегающей территории и её дренажу. Прежний более высокий уровень вод фиксируется подсушенными торфяниками, которые обнажаются по берегам рек и каналов. Противоположный процесс - заболачивание происходит на пониженных участках в связи с созданием в 1965 г. Шекснинского водохранилища.

Согласно Б. П. Алисову (1947, 1956), изученная территория в климатическом отношении относится к лесной Атлантико-Континентальной области. Климат в целом умеренно-континентальный. Особенностью района является заметное участие приходящих с запада атлантических морских масс. В тёплый период это способствует небольшому понижению температур, в зимний - смягчению, а в целом, в сравнении с континентальными областями, несколько повышенной влажности воздуха.

Приводим среднемесячные температуры ближайшего к Северо-Двинской системе метеорологического пункта в Вологде.

Таблица 1

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
-11.7	-11.0	-6.2	2.4	9.8	14.5	17.1	14.6	9.0	2.7	-3.5	-9.2

Среднемесячная температура самого холодного месяца - января составляет -11.7°, самого теплого - июля + 17.1 °, среднегодовая + 2.4 °.

Среднегодовое количество осадков составляет 529 мм. В течение года по месяцам они распределяются следующим образом (по Вологде).

Таблица 2

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
28	18	24	29	48	67	71	69	65	48	33	29

Большая часть осадков выпадает в теплый период. Баланс влаги положительный. Осадков выпадает больше, чем испаряется. По причине частых вторжений атлантических масс, сравнительно невысоких температур и слабого испарения относительная влажность воздуха достаточно высока и по многолетним данным составляет 72%. Преобладающими являются ветры западных румбов.

**Характеристика озер. Озеро Сиверское.** Площадь 957 га, длина 6.9 км, ширина 3.6 км. Максимальные глубины, отмеченные против Кирилло-Белозерского монастыря, достигают 25.0 м; средняя глубина - 9.1 м. Представляет самое глубокое озеро Северо-Двинской сис-

темы. По минерализации может быть отнесено к евтрофным водоемам. Дно не везде ровное; в отдельных местах встречаются отмели. Незначительные площади мелководий и волновой режим обусловили слабое развитие водной растительности, которая занимает от 5 до 10%. Основные её площади находятся в северо-западной части, где ярко выражены сгонно-нагонные явления и процессы сплавинообразования. Отдельные пятна воздушно-водной растительности отмечены вдоль восточного побережья, занятое заболоченной безлесной равниной. Западный берег более крутой и пологий, покрыт песчаными и галечниковыми наносами, а в отдельных местах и валунами. Прибрежно-водная и погруженная растительность развита слабо. Наличие кальция местами обуславливает интенсивное развитие харовых водорослей.

**Озеро Долгое.** Расположено вне судового хода и соединяется с Сиверским узкой извилистой неглубокой протокой, начинающейся несколько севернее Кирилло-Белозерского монастыря. Площадь ориентировочно составляет около 30 га, глубины - около 1-1.5 м. Преобладающие грунты представлены илами, реже сильно заиленными песками. Берега большей частью низменные, заболоченные. Значительная часть акватории - до 30-40% занята сообществами погруженной растительности. В северо-западной части интенсивно выражены процессы сплавинообразования. Само озеро евтрофируется.

**Озеро Покровское.** Прежнее название Бабье. Соединяется с Сиверским Кузьминским каналом длиной 1.5 км, проложенном через болотистую местность. Площадь 200 га. Длина 2.3 км, ширина 1.8 км. Имеет овальную форму. Максимальные глубины достигают 4. 2, средние - 2.1 м. Грунты представлены илами и суглинками. Наличие мелководий обусловило значительное развитие водной растительности, которая занимает 15-20% площади акватории, распространенной преимущественно вдоль северного берега. Углубленная и расширенная речка Поздышка длиной 3.3 км соединяет это озеро со следующим - Зауломским.

**Озеро Зауломское.** Площадь 605 га. Длина 4.3 км, ширина 2.4 км. Максимальные глубины достигают 10.0 м, средняя - 3.5 м. Имеет овально-вытянутую форму. В восточной части расположен заливаемый остров, почти сплошь покрытый воздушно-водной растительностью. Из озера вытекает р. Улома, впадающая в р. Славянку - приток Шексны. Грунты в основном представлены жидкими илами мощностью до 3 м. Вблизи берегов преобладают песчано-галечниковые наносы. Озеро мезотрофное. Степень зарастаемости достигает 30-40%, в северо-западной части - до 40-50%. Интенсивное развитие водной растительности обусловлено обширными площадями мелководий. Первым Вазеринским каналом длиной около 3 км, этот водоем соединяется с озером Пигасово. Канал с высокими берегами и откосами проложен через водораздел.

**Озеро Пигасово.** Площадь 53 га. Длина 0.6 км, ширина 0.5 км. Максимальные глубины достигают 8.1 м, средняя - 1.9 м. Грунты

представлены преимущественно илами и суглинками. Сам водоем зарос слабо - на 5-10%. Развитию водной растительности препятствуют большие глубины и волновое действие вследствие движения судов и моторных лодок. Узкой протокой это озеро соединяется с рядом расположенным, лежащим вне судового хода, озером Вазеринским.

**Озеро Вазеринское.** Площадь 55 га. Длина 1.2 км, ширина 0.7 км. Максимальные глубины достигают 4.5 м, средние 2.3 м. Дно покрыто глубокими до 1-1.5 м илисто-торфянистыми грунтами. Отличается высокой прозрачностью. Зарастаемость достигает 40-50%. Это озеро и рядом расположенное Мелеховское находятся на водоразделе, разделяющем бассейны Шексны и Западной Двины.

**Озеро Кишемское.** Связано с озером Пигасово Вторым Вазеринским каналом длиной около 3.5 км. Канал проложен через болота. Площадь 162 га. Длина - 1.9 км при ширине 1.6 км. Наибольшие глубины достигают 4.5 м, средняя глубина - 1.5 м. Озеро имеет слегка овальную форму с берегами трясинного типа и окружено лесными мезотрофными болотами. Дно покрыто вязкими илисто-торфянистыми грунтами, в составе которых местами значительное участие принимает переотложенный торф. Вода с коричневатым оттенком. По минерализации может быть отнесено к евтрофным или евтрофно-мезотрофным водоемам. Водная растительность покрывает до 10-15% площади акватории, связанной исключительно с прибрежной зоной. Это озеро через Кишемский канал длиной 2 км, проложенном через березово-сосновые болота, соединяется со следующим - Татаровским.

**Озеро Татаровское.** Представляет предустьевое расширение р. Итклы. Площадь около 50 га. Длина 1.5 км, ширина 0.6 км. Максимальные глубины по судовому ходу достигают 2.0 м, средние - 1.2 м. Грунты представлены илами. Из-за колебаний уровня, интенсивного движения транспорта и лесосплава водная растительность развита слабо и занимает не более 5% акватории. Она предоставлена сильно нарушенными сообществами воздушно-водной растительности. Канализованное русло р. Итклы длиной около 3 км далее соединяется с озером Благовещенским.

**Озеро Благовещенское.** Площадь 120 га, длина 2.5 км, ширина от 0.5 до 0.8 км. Наибольшие глубины составляют 3.7 м, средние 2.2 м. Преобладают песчаные грунты. Это водоем речного типа, поэтому водная растительность занимает до 5% площади акватории. Она распространена преимущественно в западной и восточной части у с. Благовещенье. Из озера вытекает р. Порозовица, длиной 29.5 км. Для регулирования стока на ней построено 2 шлюза. Самый нижний отрезок реки длиной около 10 км подпирается водами Кубенского озера, куда она впадает.

**Озеро Кубенское.** Площадь 43 100 га. Длина 60 км, ширина 12 км. Озеро вытянуто в северо-восточном направлении. Наибольшие глубины достигают 6 м. В пределах Вологодской области это наиболь-

ший по площади водоем, соизмеримый с озерами Воже и Лача, расположенными севернее. С юго-западной стороны озера с крутыми берегами и песчаными и супесчаными грунтами, подходит возвышенность, занятая пашнями и селениями. Северо-восточная сторона представляет низкую сильно заболоченную равнину. Береговая линия здесь отличается непостоянством и характеризуется изрезанностью, наличием кос, заболоченных островов и полуостровов. Эта часть побережья затопляется не только в половодья, но и во время затяжных летне-осенних дождей. К северо-западу от устья р. Кубены расположен небольшой по площади остров Каменный с руинами Спасо-Каменного монастыря, основанного в 13 веке и взорванного в 30-х годах нынешнего столетия. От острова к берегу тянется подводная песчаная коса. Между устьями Уфюги и Сигаймы находится узкий остров, отделенный от материка Токшинским заливом, который в прошлом предполагалось использовать для обхода судов в бурную ненастную погоду. В юго-восточной части озера двумя рукавами берет начало р. Сухона. Южный рукав сильно изогнутый и сплошь заросший сливается с основным несколько ниже д. Шера. Здесь же построен шлюз "Знаменитый," регулирующий уровень воды в Сухоне в период навигации. Грунты в прибрежной зоне Кубенского озера преимущественно песчаные с разной степенью заиленности, в осевой части - мелкоалевритовые илы (Курочкина, 1977). По сравнению с другими водоемами, это озеро отличается непостоянством уровня. Годовая амплитуда колебаний достигает 360 см.

Соединяющие озера реки и каналы неширокие, не более нескольких десятков метров. В реках Поздышке, Иткле и Порозовице, углубленных и местами канализированных, водная растительность встречается на отдельных прибрежных участках и представлена пятнами или небольшими по площади зарослями тростника, камыша озерного, хвоща приречного, стрелолиста обыкновенного, рдеста гребенчатого. Её развитие сдерживается волновым воздействием вследствие движения судов. Каналы почти лишены растительности.

Необходимость создания Северо-Двинской водной системы для соединения кратчайшим путем Северной Двины с Волгой была вызвана деятельностью Архангельского порта и освоением природных богатств северо-западных районов России. Первые изыскания относятся к 1798 г. Затем они были продолжены в 1823 г. Проект был утвержден в 1824 г., а в 1825 г. начались работы по строительству. В 1828 г. было открыто судоходство. Попутно укажем, что до 1917 г. в литературе и официальных документах система носила имя герцога Александра Виртембергского, который в годы её строительства был главноуправляющим путей сообщения. Система построена по типу Мариинской и до наших дней дошла в мало измененном состоянии. Гидротехнические сооружения однотипные, деревянные и приспособлены для пропуска судов с малой осадкой - до 2 м. В связи с этим неоднократно вставал вопрос об улучшении водного питания системы и её переустройства. Соответствующие изыскания проводились в 1883, 1895-1896, 1911-1912 гг. и в последующем.

С постройкой шлюзов и регулированием водного режима водоемы превратились в озера-водохранилища. Подобную трансформацию испытали и ряд других водоемов северо-запада европейской России (Николаев, 1977). Через Северо-Двинскую систему перевозят преимущественно лес и строительные материалы. Озера имеют также рыбопромысловый интерес, особенно Кубенское, в котором встречается кубенская нельма из семейства лососевых. В последние годы возросло рекреационное значение озер.

Прилегающая к системе территория по сравнению с остальными районами Вологодской области отличается высокой степенью агрикультурной освоенности. Большие площади заняты сельскохозяйственными посевами и лугами. Освоение территории тесно связано с основанием в 14 веке на берегу Сиверского озера Кирилло-Белозерского монастыря. Вместе с другими монастырями севера Европейской России он сыграл большую роль в духовной жизни и подъеме производительных сил края. По-видимому не случайно из предложенных тогда проектов соединения Шексны с Северной Двиной был выбран ныне существующий вариант.

*Ботанико-географическое положение.* Ботанико-географически прилегающая к озерам территория относится к Северо-Европейской таежной провинции, Валдайско-Онежской подпровинции. Последняя, согласно Т.И. Исаченко (1977, 1980), характеризуется господством лесов формации *Piceeta abies* и переходных форм от *Picea abies* к *Picea obovata*. Изученный район почти полностью расположен в пределах южной полосы таежных лесов, контактируя в отдельных местах со среднетаежными лесами. Исследователи (Иваницкий, 1882; Перфильев, 1934; Цинзерлинг, 1934; Васильев, 1947; Бобровский, 1957;) отмечают наличие в составе флоры южной тайги в пределах Вологодской области неморальных и неморально-бореальных видов - *Quercus robur* L., *Ulmus scabra* Mill., *Tillia cordata* Mill., *Corylus avellana* L., *Asarum europaeum* L., *Stellaria holostea* L., *Convallaria majalis* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Carex pilosa* Scop., *Hepatica nobilis* Schreb. и других. По нашим данным в районе Северо-Двинской системы указанные элементы флоры обычно приурочены к расчлененным формам рельефа в окрестностях г. Кириллова, на р. Сухоне у д. Шера, в окрестностях Вазеринского озера и других местах. А.И. Колмовский (1897) отмечал наличие на Ципиной горе у г. Кириллова дуба и лещины. Последний встречается и сейчас. Широкое проникновение этих видов может быть связано с атлантическим периодом голоцена, когда широколиственные породы и их спутники продвинулись далеко на север. Для Кубенского озера по данным споровопыльцевого анализа на это указала В.И.Хомутова (1977).

Согласно схемы геоботанического районирования Вологодской области (Абрамова, Козлова, 1964) территория исследований расположена на стыке двух районов - Белозерско-Грязовецкого и Кубенозерско-Верхнесухонского. Первый характеризуется распространением мелколиственных зеленомошно-дубравнотравянистых лесов и значительного развития материковых лугов, Кубенозерско-Верхнесухон-

ский - березняков болотно-травяных, зеленомошно-дубравнотравянистых лесов и значительного развития материковых лугов. Зональный тип растительности представлен еловыми лесами из *Picea abies* (L.) Karst. с примесью *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. Наиболее распространены группы ассоциаций ельников-кисличников с преобладанием в травяном покрове *Oxalis acetosella* L. и ельников-черничников дубравнотравянистых. Большая часть этих лесов занимает хорошо дренируемые аккумулятивные формы рельефа. Подлесок развит слабо, иногда почти не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе доминирующее положение занимают травянистые формы. Покров мхов обычно не превышает 40% и носит фрагментарный характер. Для бассейна р. Сухоны указывается на распространение ельников папоротниковых и рябиновых (Исаченко, 1980). Подобные древостои отмечались нами в окрестностях г. Кириллова, озер - Вазеринского, Кишемского и др. Встреченные насаждения нередко смешанные со значительным участием, кроме ели, березы бородавчатой, осины, ольхи клейкой (на местах с выклинивающимися водами), иногда - пихты, липы, дуба, вяза гладкого. Рябина формирует густой ярус, несколько разреженный в папоротниковом ельнике, где в травяном покрове доминируют *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. с примесью *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. Папоротниковые и рябиновые еловые леса представляют очень необычные по физиономии и аспектиности насаждения. Их можно рассматривать в качестве реликтовых, фиксирующих самую раннюю фазу истории голоценовых лесов, сохранившихся в силу каких-то местных специфических условий и выпавших из общего хода сукцессий растительности. Коренные леса вследствие хозяйственной деятельности, прежде всего рубок и распашки, имеют ограниченное распространение. Большие площади занимают производные насаждения с преобладанием в древостое березы повислой, осины, ольхи серой.

В системе торфяно-болотного районирования территория относится к Печорско-Волжской провинции грядово-мочажинных торфяников (Кац, 1948). Непосредственно в районе озер среди других типов растительности болота занимают наибольшие площади. Их образование и последующее развитие обусловлено комплексом природных факторов, важнейшими из которых могут быть слабая расчлененность территории, широкое распространение водоудерживающих глин и суглинков, превышение стока над испаряемостью. По Е. А. Галкиной (1955) болота относятся к классу типов болотных массивов приозерного залегания.

Наиболее заболочены низменности, прилегающие к Кубенскому озеру до - 30%. Междуречье Кубены и Уфтоги в нижнем течении заболочено на 15%. Сплошь заболочены притоки Порозовицы (Абрамова, 1965). Сама река большей частью течет в заболоченных берегах. Озеро Кишемское со всех сторон окружено болотными массивами.



На остальных озерах болота обычно развиты на северо-западных участках. По Н.Я. Кацу (1948) преобладающий тип болот олиготрофные грядово-мочажинные. Однако на прилегающих к озерам торфяных массивах болота этого типа выражены слабо. В основном здесь распространены лесные мезотрофные с участием в древесном ярусе *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *B. humilis* Schrank с хорошо выраженным покровом из сфагновых мхов. Значительно развиты также евтрофные травяные болота. Экологическим вариантом последних являются ключевые болота, приуроченные к выходам грунтовых вод. Растительность их представлена лесными, кустарничковыми и травяными ценозами с участием гипновых мхов. Признаки ключевого питания выражаются в гетерогенности и мозаичности растительного покрова.

Луга, как вторичный тип растительности, занимают на исследуемой территории от 15 до 20% площадей (Бобровский, 1957). В западной части системы до оз. Благовещенского преобладают материковые луга; далее на восток они сменяются пойменными, приуроченными к периодически заливаемым побережьям Кубенского озера. Прикубенские луга изучали Н.В. Ильинский (1916, 1922), А.П. Шенников (1914, 1925), отмечавшие здесь преобладание травостоев с доминированием *Carex aquatilis* Wahlb. Флора озер Северо-Двинской системы почти не изучалась. В работе И.М. Распопова (1977), касающейся растительности озера Кубенского, приводится только список видов, в основном доминантов.

## Глава 2. Водные и прибрежно-водные растения – специфический компонент флоры и растительности и некоторые подходы их изучения.

*История гидрофильной флоры.* В ходе геологической истории Земли происходила последовательная смена флор. Всего насчитывается 5 крупных типов: 1. Псилофитовая флора; 2. Археоптерисовая; 3. Антраколитная; 4. Мезофитная; 5. Ангиофитная.

Самая ранняя, псилофитовая флора, по данным разных авторов (Криштофович, 1957; Мейер, 1946; Тахтаджян, 1946; Сьюорд, 1936; и др.) существовала от нижнего девона и даже силура до низов верхнего девона. Псилофиты представляли древнейшие сосудистые растения с простым габитусом и примитивным строением. По А. Л. Тахтаджяну (1954) растительность нижнего девона имела в основном травянистый характер и населяла низменные сырые места по периферии морских и континентальных бассейнов, а также мелководные прибрежные области. Вполне воздушно-водными (амфибийными) формами были некоторые *Rhynia*, *Hornea*, *Zosterophyllum*, *Buscheria*, *Taeniocrada*. А.Л. Тахтаджян предполагает, что они могли образовывать подводные заросли с поднимающимися над водой спороносными органами.

Сменившая псилофитовую флору другая - археоптерисовая, также в целом носила водно-болотный характер, хотя в отношении богатства морфологических типов оставалась почти такой же однообразной, как и предшествующая. Систематически преобладала группа членистостебельных. Большинство их форм, на основе анализа фациального состава, населяли прибрежные экотопы с постоянным или меняющимся уровнем. К ним относятся ископаемые *Equisetites*, *Neocalamites*, *Korebrophyllites*, *Phyllothesa* и некоторые другие. Современным экологическим аналогом этой группы являются хвощи.

Следующая третья, антраколитная флора, соответствующая палеофитной эре развития растительного мира, характеризовалась господством папоротникообразных. Начавшись в верхнем девоне и перейдя через весь карбон, она продолжалась еще и в нижней перми. Расцвета эта флора достигла в каменноугольном периоде, продуцентом которой явились мощные залежи углей. Многочисленные реконструкции существования антраколитной флоры (например, Буринау, 1955; цитировано по А.Н. Криштофовичу, 1957) неизменно включают картину многочисленных мелководных заболачивающихся лагун, берега которых были покрыты *Calamophyton*, *Archaeosigillaria*, *Duisbergia*, *Barrandeina*, *Protolpidodendron*, *Archaeopteris*. В стигмариях и корнях некоторых представителей отмечается наличие воздушных полостей - особенность, характерная для современных водных растений. Однако в данном случае это скорее объясняется адаптациями растений к условиям произрастания на перенасыщенных влагой грунтах с недостатком кислорода, аналогом которых являются современ-

ные болота. Несомненно, некоторые папоротникообразные были представлены формами, близкими к современным амфибийным, однако типичные гидрофильные формы, родственные нынешним *Salviniales*, *Marsileaceae*, *Azollaceae* из карбона неизвестны. Палеоботанические данные не дают сколько нибудь веских оснований, чтобы судить о существовании вообще плавающих и погруженных форм. Таким образом, антраколитная флора характеризовалась значительным обеднением гидрофильной фракции, что связано с начавшимся процессом специализации в направлении мезофилии и ксерофилии растительного мира. По крайней мере, подобная тенденция четко обозначена в карбоне. В этот период наметились первые в геологической истории Земли ботанико-географические области.

Четвертая, мезофитная флора, существовала в верхней перми, триасовом, юрском и части мелового периодов. Она характеризовалась расцветом голосемянных, особенно цикадовых и гинговых, игравших в составе растительности примерно такую же роль, как современные однодольные и двудольные. Типичных гидрофильных представителей среди них, судя по палеоботаническому материалу, не отмечено, да и вряд ли они могли быть, хотя гидрофильные формы безусловно существовали. Общая эволюция растительного мира в эти периоды направлялась в сторону ксерофилии. Это было обусловлено регрессией океанов и увеличением площадей континентов, обусловивших дифференциацию климатов. Гидрофильная растительность была представлена воздушно-водными формами хвощей и папоротников. По-видимому, это были какие-то *Williamsonia*, *Asterocalamites*, *Calamites*, формировавшие прибрежно-водные группировки.

Следующий этап развития гидрофильной флоры связан с появлением и расселением цветковых растений, которые иногда выводят к пермтриаса. Однако большинство исследователей относит зарождение цветковых к меловому периоду. Палеонтологические находки, датируемые барремским веком, относятся к низам мела. А. Л. Тахтаджян (1980) указывает, что меловые покрытосемянные не были столь разнообразны, как это считалось прежде. Существуют две взаимоисключающие гипотезы относительно прародин появления этой группы - высокоширотного и низкоширотного происхождения. Обе они достаточно гипотетичны и даже, как это свойственно высокой науке, не лишены романтической привлекательности. Мы склоняемся ко второй, согласно которой покрытосемянные появились в Юго-Восточной Азии, откуда и произошло их последующее расселение, принявшее характер экспансии. Эту гипотезу последовательно и аргументированно, нередко в темпераментной форме, развивает А. Л. Тахтаджян (1970, 1980), который считает, что в раннем мелу эта группа играла ничтожную роль в структуре растительного покрова. К концу альба, в середине мелового периода, за сравнительно короткое время, по Тахтаджяну исчисляемое всего несколькими миллионами лет, она широко распространилась в обоих полушариях и достигла полюсов. Факт поразительный, учитывая их внезапное появление, что порой

наводит на сакраментальную мысль о их привнесенности, внеземном происхождении. Систематически покрытосемянные бесконечно далеки от остальных групп растительного царства. Связать их с чем-либо невозможно. По крайней мере, если руководствоваться здравым смыслом, не прибегая к интуиции. Это обстоятельство ставит исследователя в тупик и вынуждает их к гипотетическим умозаключениям. Оригинальную идею выдвинул М.Г. Попов (1955) о происхождении цветковых путем гибридизации гнетовых с беннетитовыми, что возможно лишь в геологическом масштабе времени. Более рациональным, на наш взгляд, может быть объяснение множественности появления в геологической истории Земли каких-то групп растений типа покрытосемянных от самых разных систематических групп. Но, повидимому, для реализации эффекта "интрогрессивной гибридизации" им каждый раз нехватало времени к соответствующей для их организации зоны жизни. Перелом наступил в мелу.

Цветковые представляют систематическую группу, отличающуюся высокой экологической пластичностью, на порядок выше в сравнении с предшествующими. Это обеспечило им широкое расселение в самом начале их геологической истории, что скорее произошло в мелу. По В.М. Синицину (1965) климат этой эпохи развивался в сторону аридизации. Он стал солнечным, а облачный покров еще более тонким и редким. Уменьшилась концентрация пароводяной воды и углекислого газа. "Тепличный климат", характерный для палеозоя, и в некоторой степени сохранившийся при господстве голосемянной флоры в мезозое, постепенно разрушается, сменяясь дифференцированными климатами с сезонными и межсезонными контрастами. Тенелюбивые растения раннего и среднего мезозоя, не терпевшие больших колебаний температуры, вытесняются покрытосемянными - более приспособленными к солнечному и контрастному климату" (Синицын, 1965:182). Решились на длинную цитату из работы известного палеоклиматолога для иллюстрации образной мысли М.И. Голенкина (1927), что цветковые - это "дети солнца".

В середине мелового периода произошла систематическая дифференциация цветковых и возникли порядки и основные семейства и многие роды. Остановимся на тех из них, которые имеют прямое отношение к рассматриваемому экологическому типу флоры. В отложениях верхнего мела из Гренландии известны находки соплодий *Sparganium*. Многочисленны находки представителей *Helobiae* из разных мест. Это *Posidonia*, *Potamogeton*, *Pistia*, *Phragmites*, *Arundo*. Первичные Кувшинковые также известны из мела. В частности в бассейне Денвера Северной Америки они представлены 5 видами. Проблема-тичные предки Тара обнаружены в верхнемеловых флорах Северной Америки, Сахалина, Колымы. Поздним мелом датируется появление рода *Nelumbo*. Это ископаемый *Paleonelumbo* с лопастными листьями из бассейна Денвера. Отметим еще распространенное в мелу загадочное в систематическом отношении *Quereuxia angulata* (Newb.) Krysht., иногда сближаемое с первичными Тара. Неполнота геологи-

ческой летописи не дает возможности проследить генеалогию всех представителей водной флоры, достоверные остатки которых распространены в палеогеннеогеновых отложениях. Следует отметить, что меловая гидрофильная флора, как и флора покрытосемянных в целом, была представлена на уровне "органородов".

К середине мелового периода произошла дифференциация флор на основные фитохории. В северных областях Голарктики была распространена умеренная бореально-меловая флора, охватывающая Евразию, почти всю Северную Америку и значительную часть Арктики. Систематически она была однообразна из-за интенсивных миграций через Берингию и Атлантический мост суши. Южнее располагалась Древнесредиземноморская, или Тетисовая флористическая область с господством в растительности жестколистных формаций. Граница между этими областями по А.Л. Тахтаджяну (1970) проходила, в частности, через Прибалтику, Среднюю Россию и далее спускалась к северному побережью нынешнего Каспийского бассейна, представлявшего тогда часть Тетиса. Самое южное положение занимала Тропическая меловая область. Об отличиях гидрофильной флоры этих областей достаточных палеоботанических данных нет, но они несомненно имели место. Однако последние не были столь существенны, что характерно для современных фитохорий. Это объясняется не столь резкой дифференциацией палеоклиматов мела и наличием мощных миграционных путей по побережьям Тетиса.

В палеогене окончательно сформировался родовой состав флоры, в их числе и гидрофильного компонента. Именно с этим периодом связаны находки *Zostera*, (эоцен Поднепровья), *Alisma* (олигоцен), достоверные *Trapa*, *Nipa*, *Cyperus*, *Typha*, *Rhizophora*. Параллельно с модернизацией меловой флоры происходило выпадение из ее состава менее адаптированных форм, не сумевших приспособиться к постоянно изменяющимся условиям, имевшим тенденцию в сторону прогрессирующего ускорения вследствие особенностей эволюции природного процесса. Именно этим обстоятельством, на наш взгляд, объясняется изолированное положение в системе покрытосемянных большинства гидрофильных семейств. Особенно примечательны в этом отношении Нимфейные, по строению цветков очень близкие к Магнолиевым. Однако провести между ними какие-либо аналогии не представляется возможным из-за огромного гиагуса между жизненными формами. Все промежуточные семейства вымерли. Сохранению гидрофильных групп безусловно способствовала водная среда, выступавшая в роли "консервирующего" фактора.

*О происхождении гидрофитов.* Водные и прибрежно-водные растения, или гидрофиты в широком смысле, в биоморфологическом отношении, прежде всего по степени адаптации к водной среде, представляют сборный конгломеративный тип, который условно можно разделить на следующие группы или разновидности:

1. Полностью погруженные в воду формы, прикрепленные к грунту или свободноплавающие - *Potamogeton lucens* L., *P. pectinatus* L.,

*P. perfoliatus* L., *Ruppia maritima* L., *Zostera* L., *Elodea canadensis* Mich., *Lemna trisulca* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Hydrilla verticillata* (L.f.) Rich., *Sparganium gramineum* Georgi и др.

2. Формы с распростертыми на поверхности воды листьями и цветами - *Nymphaea* L., *Nuphar* L., *Trapa* L., *Potamogeton natans* L., *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray, *Salvinia natans* (L.) All., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Euryale Salisb.*

3. Частично погруженные в воду формы - *Scirpus lacustris* L., *Equisetum fluviatile* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Typha* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sagittaria sagittifolia* L., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Urtica kioviensis* Rogowicz, *Caltha palustris* L., *Iris pseudacorus* L. и другие.

4. Формы постоянно влажных грунтов - *Carex aquatilis* Wahl., *C. rostrata* Stokes, *Limosella aquatica* L., *Cicuta virosa* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L., *Cochlearia officinalis* L. и другие.

5. Формы периодически обсыхающих водоемов - *Marsilea quadrifolia* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Callitriche palustris* L., *Ranunculus reptans* L., *Lindernia procumbens* Krock.

Границы между указанными группами из-за экологической многоликости гидрофитов носят размытый характер. Условны и сами группы. *Persicaria amphibia*, как известно, существует в 2-х экологических формах - водной и наземной. У представителей бореальных *Nymphaeaceae* далеко не всегда и не все листья располагаются на поверхности воды. Что касается видов этого семейства, распространенных в тропиках и субтропиках, то они образуют типичные воздушно-водные формы, сохраняющиеся и в культуре. Подобные примеры не единичны. Попытки исследователей свести водные и прибрежно-водные растения в какую-либо удовлетворительную систему жизненных форм привели к путанице и неупорядоченности терминологии. Количество соответствующих терминов превышает число понятий. Еще Б. А. Юрцев (1976) предупреждал, что систематизация ранее накопленных и новых фактов может надолго задержаться на стадии построения громоздких классификационных схем, если сам процесс сбора и систематизации данных не будет сопровождаться выдвижением гипотез о природе элементарных процессов, ответственных за формирование жизненных форм. Причины подобного явления разные. По-видимому далеко не последнюю роль играет довольно высокая степень онтогенетической пластичности, связанная с лабильностью водной и прибрежно-водной среды.

Как нам представляется, при разработке классификации жизненных форм гидрофитов необходимо принимать во внимание факторы, обусловившие переход цветковых и вообще сосудистых растений в воду. Этот вопрос поднимался в литературе. В последний раз к этой теме обратился А.И. Кузьмичев (1992). Рассмотрев выраженность гидрофильной линии развития в родах, семействах и порядках, этот автор сделал вывод, что переход покрытосемянных и немногих сосудистых споровых в воду был обусловлен "давлением жизни". Однако

водная среда оказалась все-таки чуждой и поэтому слабо освоенной. Гидрофилия при всестороннем ее рассмотрении, по нашему глубокому убеждению, оказалась боковой и слепой ветвью экологической эволюции. Развивая далее эту тему, мы пришли к заключению, что возможная причина объяснения этого - ксерофильная организация, экогенетически заложенная в архетипе первичных покрытосемянных. По-видимому фактор конкуренции не сыграл существенной роли. Если он и имел место, то скорее за пространство, экологически представляющее нересурсный фактор. Если попытаемся реконструировать ход экологической эволюции, давших такие ультрагидрофильные роды как *Lemna*, *Zostera*, *Spirodela*, *Elodea*, *Hydrilla* и другие, то пожалуй единственным объяснением может быть только неотения. Последняя, по образному выражению А. Л. Тахтаджяна (1954), обозначает "растягивание юности". Смысл ее заключается в том, что происходит наследственно закрепленное в филогенезе вытеснение конечных фаз онтогенеза начальными и промежуточными. Это приводит к крупным эволюционным преобразованиям. По этому автору фиксация одной из ранних фаз онтогенеза означает фиксацию нижних ярусов и выпадение верхних. Ярусный характер неотении подчеркивал Б. М. Козо-Полянский (1937).

Водная среда способствовала редукции покрытосемянных, что выразилось прежде всего в полной или частичной утрате ряда признаков и приспособлений, характерных для жизни в наземной среде. Как отмечает в цитированном сочинении А. Л. Тахтаджян, по строению вегетативных органов многие водные растения соответствуют более ранним стадиям развития наземных видов. Это явление он называл девиациями.

Особое положение занимают полупогруженные формы, куда мы относим растения, вегетативная и генеративная сфера которых располагается на поверхности воды. Разумеется и здесь водная среда способствовала соматической редукции, но не в столь сильной степени, как у вышеназванных родов. И наконец, так называемая группа воздушно-водных - *Typha*, *Sparganium*, некоторые *Superaceae*, *Poaceae*, представляющие непосредственный результат "давления жизни", обусловившей экологическую экспансию. Они составляют самую многочисленную группу и отличаются большим запасом преадаптационных возможностей как в сторону ксерофилии (гигромезофилия), так и гидрофилии. По существу, это мезогидрофиты, как их иногда называют (Брадис, 1962).

Таким образом, гидрофилия не является ведущей линией эволюции покрытосемянных. Логичным было бы допустить, что в течение длительной геологической истории этой крупной систематической группы растительного царства, гидрофилия должна была бы получить такую же роль и значение наравне с ксерофилией и мезофилией, так как времени для этого было достаточно. Однако этого не произошло. Дело в том, что еще задолго до появления цветковых водная среда оказалась освоенной разными систематическими группами

водорослей и животных. Цветковые растения оказались вынужденными осваивать лишь периферию этой огромной Ойкумены, подразумевая под последней разного рода внутриконтинентальные водоемы. Ничтожно мало и покрытосемянных, связанных с морскими водами. Другой фактор, на который мало или почти не обращалось внимания, но с которым тем не менее необходимо считаться - это ограниченность гидрофильных экотопов - той арены жизни, где разворачивается видообразование и параллельно протекают процессы приспособительной эволюции. Несомненно, что ограниченность зоны жизни, пространства, обусловили малочисленность гидрофильных семейств, редко превышающих сотню видов.

Таким образом, водные и прибрежно-водные цветковые растения в общебиологическом плане представляют регрессивную ветвь, обусловленную дегенерацией их организации в связи с упрощением условий существования. Ценой регрессивной эволюции достигается биологическое процветание этой группы. Однако, как это было отмечено А. Л. Тахтаджяном (1954), при этом "может повышаться лишь приспособленность видов к очень узким и постоянным условиям существования и поэтому биологическое его процветание является временным и частичным" (с. 62). Дегенерация у гидрофитов обусловила их структурное и функциональное упрощение.

В связи с обсуждаемыми вопросами интерес представляет эволюция форм роста у гидрофитов. А.П. Хохряков (1975) исходным для группы гидрофильных однодольных считает горизонтально-корневищные формы типа сусака и понтедерии. Боковую ветвь представляют с вытянутыми междоузлиями длинностебельные формы типа рдестов, элодеи. Прибрежные формы характеризуются толстыми корневищами, узкими торчащими листьями и побегами. Подобная структура сохраняется у некоторых плавающих и погруженных, например *Stratiotes*, *Vallisneria*, *Zostera*. Однако у полупогруженных *Alisma* листовые пластинки широкие.

В общебиологическом плане жизненные формы, как феномен, сами претерпели развитие. Эволюция экобиоморф проходила в относительно лабильных условиях, достигнув совершенства и специализации в мезоксерофильной и особенно в ксерофильной линиях, что отразилось на габитусе растений. У гидрофитов и гигрогидрофитов эволюция экобиоморф проходила в относительно стабильных условиях. Поэтому жизненные формы дифференцированы нечетко. Пожалуй единственное, в чем они достигли совершенства - адаптации к динамической водной и околотовной среде. Последняя однако обусловила редукцию вегетативной сферы. Таким образом, эволюция жизненных форм гидрофитов носит сложный и противоречивый характер, где архаичные черты удивительным образом сочетаются с более продвинутыми, модернизированными. Эволюционные изменения не во всем обязательно прогрессивны. По-видимому определенное значение имела бедность флористического состава сообществ гидрофитов, отразившаяся на простоте связей между видами и раз-



мытостью границ экотопов, к которым они приурочены. Это обстоятельство в какой-то мере снимало фактор межвидовой конкуренции.

*Фактор океаничности-континентальности и его влияние на географию водных растений.* Современная ботаническая география большое значение придает фактору океаничности-континентальности в распределении растений. Это направление сформировалось в Германии, по-видимому, в развитие традиций классической "ойкологической" географии растений, берущей начало с работ Гризебаха-Варминга. В наиболее полном выражении океаничность-континентальность проводится Мейзелем и кругом его последователей. Удивительно, что на происхождение и эволюцию самого этого феномена, кажется, никто не обращал должного внимания. Дадим возможное ему объяснение, акцентируя внимание на истории покрытосемянных, прежде всего обсуждаемой гидрофильной группы.

В раннем периоде их существования - в мелу, а может быть и раньше, происходила выработка первичных протобиоморф, в их числе и по степени адаптации к ведущим климатам. В палеогене климат северного полушария, по крайней мере в пределах Евразии, в термическом отношении был слабо дифференцирован. По В. М. Синицыну (1965) в раннем и среднем палеогене пояс умеренного климата охватывал территорию нынешней Арктики и Субарктики, субтропического - южной половины европейской России и всей Украины и Молдавии. В гумидных областях господствовали широколиственные леса с участием вечнозеленых форм; в аридных, с сухим и жарким климатом, преобладали жестколистные ксероморфные формации. Развитие растительности в общем происходило под влиянием океанических фитоградиентов. Этому благоприятствовало отсутствие сколько-нибудь значительных горных поднятий. Грандиозной горной системы, протянувшейся от Альп до Гималаев, еще не было, что способствовало свободному перемещению насыщенных влагой морских воздушных масс. Отметим также наличие в мезозое и первой половине кайнозоя обширных морских бассейнов. Это Полярный бассейн, соединявшийся с Мировым океаном, Атлантический океан, Урало-Сибирское море, существовавшее с верхнего мела и весь палеоген, а также прогрессивно сокращавшийся до Арало-Каспийского моря Тетис. В этих условиях несомненно в составе растительности преобладали океанические формы, в массе которых растворялись континентальные. Последние в своем происхождении были связаны с разрушающейся Уральской горной системой и немногими другими поднятиями. В течение неогена и всего четвертичного периода происходило неуклонное изменение климата в сторону бореализации и континентализации, что было обусловлено постепенной изоляцией Полярного бассейна и исчезновением Урало-Сибирского моря, а также редукцией Арало-Каспийского бассейна. Основным источником получения влаги большей части евразийского субконтинента стала Атлантика. Приатлантические районы получали больше влаги, чем удаленные. Указанные обстоятельства привели к резкой дифферен-

циации климата Евразии на океанический и континентальный варианты. Укажем на основные их особенности, повлиявшие на географическое распространение растений. Для областей с океаническим климатом характерна мягкая зима с температурой в январе от 0° до -5° с частыми оттепелями. Лето умеренно-теплое со среднеиюльскими температурами + 15°-18°, влажное. Среднегодовое количество осадков составляет 660-800 мм. Снежный покров держится от 30 до 60 дней. Влажность воздуха и облачность высокая. Для областей с континентальным климатом характерно резкое различие зимнего и летнего периодов. Зима в целом суровая с температурами в январе - 10°-30°, опускаясь в некоторых внутренних районах до -40°-50° вследствие выхолаживания и почти полного безветрия. Летние температуры довольно высокие и достигают в июле +16°-19°. Среднегодовое количество осадков составляет от 150-200 до 600 мм. Снежный покров держится в самых северных районах до 8-9 месяцев. Характерна невысокая влажность воздуха и большое количество ясных солнечных дней. Между этими различающимися областями расположены обширные территории, характеризующиеся переходными чертами от океанического к континентальному климату. Экогенетически океанические виды архаичны в сравнении с континентальными и в своем происхождении в большинстве связаны с влажными субтропиками. Континентальные виды экологически более пластичные и исходно представляют либо монтанные формы, либо равнинные, на развитие которых наложились новейшие (поздний плиоцен-плейстоцен) глобальные изменения климата в сторону его дальнейшей дифференциации.

Ареагенетически по отношению к фактору океаничности-континентальности можно выделить следующие группы видов:

1. Облигатные океанические или континентальные формы.
2. Более широкие, или факультативные (эвриокеанические, эвриконтинентальные), заходящие соответственно в области с континентальным или океаническим климатом.

3. Индифферентные, или безразличные к фактору океаничности-континентальности. Существование в природе типичных эуокеанических и эуконтинентальных видов определяет их распространение исключительно в соответствующих областях с наибольшим сгущением, например, океанических в приатлантических районах Европы и Северной Америки. Сложнее с видами, распространение которых не ограничивается областями с соответствующим климатом. В большинстве это виды широкой экологии и ценологии. Однако в ряде случаев столь широкие современные географические связи объясняются причинами исторического порядка. Например, наличие в составе флоры центра европейской России значительного числа океанических видов объясняется миграционными потоками в период атлантического оптимума голоцена. Следует только оговориться, что до названных районов дошла волна не истинно океанических видов, а эвриокеанических. Эуокеанические осели в Средней и Центральной Европе,

преимущественно в прибалтийских районах. Наконец, индифферентные виды. Нам представляется, что на самом деле это обширная по численности группа видов в действительности первоначально была связана с областями с другими климатипами, отличными от современных океанических и континентальных. Таким образом, индифферентные виды представляют сложную гетерогенную группу. Конечно, в ее составе пребывают виды, океаническая или континентальная природа которых маскируется пока еще недостаточно изученной систематической и экологической разнокачественностью. По мере углубления и расширения знаний по хорологии, систематике, экологии и ценологии эти виды неизбежно будут переводиться в соответствующий климатип. Но даже с учетом изученности, количество индифферентных видов прежде всего среди гидрофитов, окажется значительным, ибо они в какой-то степени несут черты реликтовости. Однако в отношении гидрофильного компонента флоры зависимости видов от исходных климатических показателей не носит прямолинейный характер. Водная и околородная среда в значительной степени сглаживает действие климатических факторов, прежде всего континентального проявления.

Океаничность-континентальность, как биогеографический феномен, представляет ареагенетический в своей основе существенный адаптационный признак, тесно связанный с эволюцией физико-географической среды, ее направленного развития. Это широкое биогеографическое явление, содействующее преуспеваю виду, его устойчивости к определенной природной обстановке.

*Особенности ареалов.* Из всех экологических типов флоры гидрофиты имеют наибольшие по площади ареалы. Причем размеры последних находятся в прямой зависимости от степени адаптации к водной среде. Например, ареалы видов *Lemna*, *Wolffia* приближаются к ареалам водорослей. Воздушно-водные формы в большинстве имеют "нормальные" ареалы, обычные, например, для близких по экологии болотных, или гелофильных растений. Но и они достаточно велики, охватывая чаще большую часть Голарктики, реже ограничиваясь Старым Светом. Вообще ареалы растений, представляя глубоко историческое образование, в каждом конкретном случае формируются под влиянием самых разнообразных факторов, где на первое место, конечно выступают географические или солярно-тепловые. Однако роль и значение последних, как отмечает А. И. Толмачев (1974), не стоит переоценивать, так как водные и земноводные растения воспринимают их иначе, по иному, ибо "мы иногда позволяем себе судить без должного учета отличий климата водоема от климата страны, в которой он расположен" (с. 39). В водных и прибрежно-водных экотопах действие климатических факторов смягчается и сглаживается. И все же распространение гидрофитов как-будто выпадает из привычных сложившихся представлений ботанической географии. Хорологическая структура гидрофильной флоры несет в себе архаичные черты, унаследованные от неогеновых, и особенно миоцен-плиоценовых флор, для подавляющего большинства представи-

телей которых были характерны обширные ареалы. Водная и околоводная среда донесли до наших дней эту особенность, которую можно рассматривать как реликтовую черту. Виды с узким распространением представляют новейшее образование. Однако данное положение имеет общий характер и его не следует понимать излишне упрощенно. Водная среда как фактор распространения диаспор по масштабам и последствиям несопоставима со всеми остальными агентами. У гидрофитов на первое место порой выступают не столько природные (географические) условия, сколько причины биотического порядка. Прежде всего это безусловно гидрохория - распространение плодов и семян водными течениями. Особенно наглядно гидрохория проявляется при заселении пионерных субстратов во вновь образованных водохранилищах (Зеров, 1976; Смирнова-Гараева, 1980; и многие другие, а также личные наблюдения на волжских водохранилищах). При этом фактор случайности, в смысле диаспоры какого вида первыми займут соответствующие экотопы, играет едва ли не решающую роль в формировании самой структуры ареалов. Этим объясняются разрывы и локалитеты в распространении гидрофитов с космополитными и голарктическими ареалами, например *Potamogeton crispus* L., *P. natans* L. в пределах Средней России. Этим видам и некоторым другим свойственна прерывистость в распространении, когда не все подходящие для них водоемы оказываются заселенными. Наши исследования убеждают, что прерывистость - едва ли не типичнейшая черта гидрофильной флоры, выраженная в наибольшей степени. Особенно характерно это для озер, расположенных в краевой зоне последнего оледенения. На Валдайской возвышенности довольно редким является обыкновенный *Potamogeton pectinatus* L., хотя соответствующие для него экотопы имеются практически на любом водоеме (Ершов, 1997). Другой особенностью размещения гидрофитов внутри ареалов является их ленточный характер, что объясняется приуроченностью к речным долинам. Термин "ленточный", безотносительно к гидрофитам, был по-видимому введен Й.К. Пачоским (1910). Речные и вообще водные системы представляют самую активную зону расселения организмов (Пачоский, 1910; Бекетов, 1896; Толмачев, 1974; Удра, 1988).

Несколько меньшее значение имеет орнитохория. Считается, что огромная дизъюнкция между прибалтийской и дальневосточной частями ареала *Hydrilla verticillata* объясняется заносом семян птицами в Европу (Galinis, 1970). Распространение на отмелях Рыбинского водохранилища своеобразной по габитусу осоки *Carex bohemica* Schreb. скорее всего объясняется недавним заносом птицами из нижней Волги. До этого вид в "Определителе растений Ярославской области" (1984) и в соседних областях не отмечался. Однако как показали исследования Волека (Wolek, 1982) перенос диаспор гидрофитов птицами на большие расстояния, включая межконтинентальные, весьма проблематичен. Он может играть роль на коротких расстояниях.

*Некоторые подходы изучения гидрофильных флор.* Гидрофильная флора как частное проявление региональной флоры ПТСВР (полной территориальной совокупности видов растений) имеет все качества последней. То-есть гидрофильная флора обладает категориями систематических, географических, ценоотических и других признаков, присущих ПТСВР вообще. Само собой понятно, что любая гидрофильная флора представляет систему популяции видов. Гидрофильные флоры - это целостные автономные системы обладающие неповторимой историей формирования и последующего развития. Это обстоятельство дает возможность применения к ним подходов и методов, разработанных современной сравнительной флористикой. Следует отметить, что в подавляющем большинстве работ по гидрофильной флоре преобладает упрощенная процедура анализа. В основе его лежат следующие приемы:

1. Дифференциация видов на экологические группы по их связи с водной средой. Так как отношение в широком смысле гидрофитов к этому фактору чрезвычайно разнообразно даже в пределах ареалов и практически не поддается разумной систематизации, то это обстоятельство обусловило сложную и запутанную терминологию жизненных форм, нередко принимающую надуманный формальный характер.

2. Элементарная статистика таксономического состава без более подробного анализа, что искажает действительную картину, наблюдаемую на водоемах. Так, почти из работы в работу повторяются семейственные спектры, где первые места неизменно занимают Роасеае, Сурегаеае и другие, где большинство приводимых видов связаны с избыточно увлажненными местообитаниями, нередко оставляя позади типичнейшие и характерные семейства Lemнасеае, Ceratophyllaceae, Haloragaceae, Potamogetonaceae, составляющие основное ядро флоры водоемов.

3. Упрощенный, без глубокого рассмотрения географический спектр гидрофильной флоры. Как положительную тенденцию следует рассматривать использование подходов и методов школы Мейзеля (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1984; Стяпанавичене, 1979; Краснова, Кузьмичев, 1990).

4. Оперирование видами в объеме "линнеонов", почти не принимая во внимание внутривидовую изменчивость.

Этим, по существу, анализ флоры и ограничивается, что создает одноликий, неполный ее образ. Получается усредненная картина, смазывающая естественную типологическую разнокачественность гидрофильного компонента флоры. В связи с этим считаем необходимым остановиться на теоретических аспектах и методических подходах к гидрофильной флоре в свете современных представлений ботанической географии и сравнительной флористики.

*Гидрофильная флора как пример типологической флоры.* Понятие флоры, как известно, представляет самую общую логическую категорию, с которой постоянно имеет дело флористика. Это совокупность видов растений, произрастающих на той или иной территории

(Юрцев, Камелин, 1991). Несколько иначе (предметнее) к флоре подходит Я. П. Дидух (1992), считающий, что это множество популяций видов растений, в своей совокупности отражающих определенные ее свойства и населяющих определенную местность в естественных границах. В обоих высказываниях, дополняющих друг друга, речь, по существу, идет о региональных флорах, подходы и методы изучения которых непрерывно совершенствуются и модернизируются начиная со времён А. Гумбольдта.

Водная и прибрежноводная, или гидрофильная флора, является неполной (или частичной) полной территориальной совокупности видов растений (ПТСВР), представляющей выборку всех представителей данной флоры по эколого-ценотическому признаку. Это типологическая флора, прообраз которой в отечественной ботанике связывается с А. Н. Бекетовым (1896). Им был предложен термин "топографическая флора". В последние включались виды определенных местообитаний (по автору - "местопребываний"). Гидрофильная флора в этом смысле соответствует по меньшей мере двум типам "местопребываний" - пресноводной и болотной. По мнению Б. А. Юрцева и Р. В. Камелина (1991), "топографические флоры" Н. А. Бекетова близки объединениям современных парциальных флор, а некоторые из них - ценофлорам. Таким образом, гидрофильная флора будучи целостным образованием представляет интегрированную систему топографических флор, или фитомер.

Попытки дифференциации гидрофильной флоры предпринимались неоднократно. В. М. Катанская (1981) считала необходимым при изучении водоемов иметь два списка растений - собственно водной флоры водоема и гидрофитов, обитающих в приустьевой полосе, на сплавинах, морских и заболоченных берегах. Г. Ю. Клинова (1992) для водоемов Нижнего Поволжья по отношению к характеру увлажнения субстрата и минерализации воды выделяет комплексы полигонных видов, пойменных вод, родниковых вод, временных водоемов. Однако в специальной литературе в отношении эколого-топологической разнокачественности гидрофильной флоры до сих пор продолжает оставаться разноречивой. Следствием этого является несопоставимость флористических списков.

*Объем гидрофильной флоры. Парциальные флоры водоемов.* Степень целостности гидрофильной флоры как типологической категории ПТСВР, находится в прямой зависимости от ее объема. Нижняя граница (по максимуму градиента обводнения) сомнений никогда не вызывала. Наибольшие разночтения, не выливавшиеся однако в споры и дискуссии, были в отношении верхнего предела. Разные авторы в зависимости от специфики водоема, прежде всего характера литорали и мелководий, а также такта самого исследователя проводили ее по-разному, хотя попытки некоторой унификации и согласования предпринимались.

Между водной и наземной средой существует непрерывный пространственно-временной континуум, поэтому попытки установления

каких-либо стандартов в отношении объема гидрофильной флоры вряд ли возможны и мало кто из исследователей будет их придерживаться. Необходим поиск других подходов. На наш взгляд выходом из этой ситуации может быть обращение к идеям и направлениям современной сравнительной флористики, в данном случае использование многообещающего метода парциальных флор.

Метод парциальных флор в настоящее время широко применяется в современной сравнительной флористике. Под парциальными флорами подразумеваются флоры однородных экотопов. Сравнение парциальных флор 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 (Юрцев, Семкин, 1980), приводя соответствующие примеры, предлагает различать экотопы трех уровней: микроэкотопы, мезоэкотопы, макроэкотопы. В ландшафтоведении микроэкотопы соответствуют фациям, мезоэкотопы - урочищу. Макроэкотопы представляют более крупную единицу. Б. А. Юрцев 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 так далее. 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) парциальные флоры долины небольшой речки и заливаемой поймы реки (подзона южных тундр Таймыра) перекрываются, т.к. приуроченные к ним экотопы геоморфологически представляют близкие образования.

Для водоемов центра европейской России, куда входит и район исследований нами предлагается следующая система экотопов:

1. Прибрежья водоемов со стабильным или незначительно изменяющимся уровнем с глубинами 250-90 см. В подобных экотопах создаются наиболее оптимальные условия вегетации погруженных и плавающих форм.

2. Прибрежья со стабильным уровнем и глубинами 90-0(10) см. Следует отметить, что в литературе, особенно учебно-методической, водная флора и растительность обычно связывается именно с этими двумя типами экотопов. Это классические обитания гидрофитов.

3. Периодически заливаемые прибрежья с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами с переменным уровнем.

4. Периодически заливаемые прибрежья с песчаными грунтами с переменным уровнем. Типы экотопов 3 и 4 характерны для природных и техногенно трансформированных водоемов с переменным уровнем.

5. Вышедшие после спада воды прибрежья с песчаными грунтами.

6. Вышедшие после спада воды прибрежья с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами.

7. Урезы (экотопы обрывистых и крутых берегов на границе с водной поверхностью).

8. Прибойная литораль.

9. Заболоченные воды.

10. Заболоченные прибрежья .

11. Сформировавшиеся сплавины.

12. Молодые сплавины.

13. Заболачивающиеся прибрежья.

Выделенные нами типы экотопов отражают картину экологической разнотипности водной и прибрежноводной среды по отношению к флоре этих экотопов, несмотря на то, что практически любой водоем представляет интегрированную в пространстве и во времени систему экотопов. Все же степень дифференциации последних достаточно четко выражена и они сравнительно легко поддаются типизации.

Анализ экотопологической структуры показывает, что индустриальные, или техногенные водоемы (водохранилища, каналы и другие) вносят несомненный элемент разнообразия в существующую картину разнообразия экотопов. В какой-то степени водохранилища с переменным уровнем по сезонам года (например, супергиганты - Рыбинское и Куйбышевское) можно рассматривать в качестве аналогов рек с длительнопоемным режимом. Однако их прибрежья и мелководья все-таки представляют принципиально иной тип экотопов.

Выявленная экотопологическая структура имеет и экогенетическое содержание. Разнообразие жизненных форм гидрофитов, "их размытость" объясняются наложением экотопов, перекрыванием. Часто они образуют континуум во времени, когда с падением уровня освобождаются участки литорали, заселяемые другой растительностью с фрагментами прежней. Первым в литературе на это обстоятельство обратил внимание S. Heiny ( 1962), разработавший оригинальную систему жизненных форм.

Метод парциальных флор, раскрывающий одновременно эколого-ценотическую дифференциацию и интеграцию гидрофильной флоры мы не склонны абсолютизировать. В качестве альтернативного подхода при решении подобных вопросов нами использованы другие критерии, о чем речь в разделе работы, касающегося анализа изучаемой флоры.

*Типологическая структура гидрофильной флоры России.* Снова, но под несколько иным углом зрения рассмотрим объем водной флоры. Как мы отмечали, действительно, отсутствие единого подхода приводит к разным оценкам ее систематического состава. Попытки выработать единые подходы и критерии в понимании водной флоры предпринимались неоднократно. Так А.П. Белавская (1994), на наш взгляд, очень упрощенно, без достаточного обоснования, подходит к этому вопросу, включая в группу водных растений также воздушно-водные формы, и, повторяя, по-существу, прежние взгляды Б.К. Федченко (1949). Более аргументированными представляются подходы



В. Н. Тихомирова и А. В. Щербакова (1993), предлагающие выделять, так называемое, "водное ядро" флоры водоемов, включающее водные и земноводные растения. Прибрежные виды они предлагают анализировать отдельно. Но даже и эти, вполне разумные предложения авторов, страдают недостатком - решать этот вопрос путем соглашения. Неизбежно найдутся исследователи, которые объем водной флоры будут определять по-своему, исходя из собственных представлений и особенностей водоемов.

По нашему мнению дискуссионный и запутанный вопрос, касающийся объема водной флоры, необходимо ввести в русло установок и теоретических представлений современной сравнительной флористики. Одним из положений последней является типологическая дифференциация полной территориальной совокупности видов растений на типологические эколого-флористические комплексы. Исходя из этого, водная флора представляет сочетание нескольких структурных типологических комплексов. Центральное место в ней занимает собственно водная флора - гидрофитон, систематический состав которого для европейской России приводим ниже. Остальные виды относятся к другим типологическим комплексам. Очень большая группа видов, нередко называемых полупогруженными (тростник, камыш озерный, рогозы и др.) без особых натяжек можно выделить в комплекс гидрофитона и характеризовать отдельно. В составе многих локальных гидрофильных флор значительный удельный вес составляют виды евтрофных болот, нередко называемых гелофитами. Они относятся к комплексу палюдофитона. В поймах рек на сыром аллювии и в прибрежьях водохранилищ с переменным уровнем характерна группа видов, экогенетически связанных с сырыми песками - псаммогидрофитон. В состав водной флоры входят также гидрофильные варианты других типологических комплексов, представленные небольшим числом видов. Типологическая структура водной флоры - предмет специального рассмотрения, к которому мы намерены вернуться. В данной работе выделены основные "руководящие" типологические единицы.

Таким образом, представление о типологической разнокачественности того, что подразумевается под водной флорой, должно быть определяющим, а соответствующие термины - гидрофитон, гидрофитон 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. Приводим систематический состав комплекса гидрофитона.

**Isoetaceae Reich.** *Isoetes lacustris* L., *I. echinospora* Durieu

**Marsileaceae Mirb.** *Marsilea aegyptiaca* Willd., *M. quadrifolia* L., *M. strigosa* Willd., *Pilularia globulifera* L.

**Salviniaceae Reich.** *Salvinia natans* L.

**Alismataceae Vent.** *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl., *Luronium natans* (L.) Rafin., *Sagittaria natans* Pall.

**Hydrocharitaceae Juss.** *Elodea canadensis* Michx., *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Stratiotes aloides* L., *Vallisneria spiralis* L.

**Lemnaceae S.F.Gray.** *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *L. trisulca* L., *L. turionifera* Landolt, *Spirodella polirhiza* (L.) Schleid., *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm.

**Najadaceae Juss.** *Caulinia flexilis* Willd., *C. minor* (All.) Coss. et Germ., *C. tenuissima* (A.Br. ex Magnus) Tzvel., *Najas major* All., *N. marina* L.

**Potamogetonaceae Dumort.** *Groenlandica densa* (L.) Fourr., *Potamogeton acutifolius* Link, *P. alpinus* Balb., *P. berchtoldii* Fieb., *P. carinatus* Kupff., *P. crispus* L., *P. filiformis* Pers., *P. friesii* Rupr., *P. gramineus* L., *P. lucens* L., *P. natans* L., *P. nodosus* Poir., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. polygonifolius* Pourr., *P. praelongus* Wulf., *P. pussillus* L., *P. sarmaticus* Maemets, *P. trichoides* Cham. et Schlecht.

**Ruppiaceae Hutch.** *Ruppia brachypus* J. E. Gay ex Cosson, *R. cirrhosa* (Petagna) Grande, *R. drepanensis* Tineo, *R. maritima* L., *R. spiralis* L. ex Dumort.

**Zannichelliaceae Dumort.** *Althenia filiformis* F. Petit, *Zannichellia clausii* Tzvel., *Z. major* Boenn., *Z. palustris* L., *Z. pedunculata* Rchb., *Z. polycarpa* Nolte ex Rchb.

**Zosteraceae Dumort.** *Zostera angustifolia* (Hornem.) Rchb., *Z. marina* L., *Z. noltii* Hornem.

**Callitrichaceae Link** *Callitriche cophocarpa* Sendtner, *C. fimbriata* (Schotsm.) Tzvel., *C. hamulata* Kutz. ex Koch, *C. hermaphroditica* L., *C. palustris* L., *C. stagnalis* Scop., *C. transvolgensis* Tzvel.

**Ceratophyllaceae S.F. Gray** *Ceratophyllum demersum* L., *C. kossinskyi* Kuzen, *C. komarovii* Kuzen., *C. submersum* L., *C. tanaiticum* Sapieg.

**Nelumbonaceae Dumort.** *Nelumbo caspica* (DC.) Fisch.

**Crassulaceae DC.** *Crassula aquatica* L., *C. vaillantii* (Willd.) Roth

**Droseraceae Salisb.** *Aldrovanda vesiculosa* L.

**Elatinaceae Dumort.** *Elatine alsinastrum* L., *E. callitrichoides* (W.Nyl.) Kauffm., *E. hungarica* Moesz, *E. hydropiper* L., *E. spathulata* Gorski, *E. triandra* Schkuhr

**Haloragaceae R. Br.** *Myriophyllum alterniflorum* DC., *M. sibiricum* Kom., *M. spicatum* L., *M. verticillatum* L.

**Hippuridaceae Link** *Hippuris tetraphylla* L., *H. vulgaris* L.

**Lentibulariaceae Rich.** *Utricularia australis* R. Br., *U. breinii* Heer, *U. intermedia* Hayne, *U. minor* L., *U. ochroleuca* R. Hartm., *U. vulgaris* L., *U. neglecta* Lehm.

**Menyanthaceae Dumort.** *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze

**Nymphaeaceae Salisb.** *Nuphar lutea* (L.) Smith, *N. pumila* (Timm) DC., *Nymphaea alba* L., *N. candida* J. Presl, *N. tetragona* Georgi

**Plantaginaceae Juss.** *Litorella uniflora* (L.) Aschers.

**Polygonaceae Juss.** *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray.

**Portulacaceae Juss.** *Montia fontana* L.

**Primulaceae Vent.** *Hottonia palustris* L.

**Ranunculaceae Juss.** *Batrachium aquatile* (L.) Dumort., *B. baudotii* (Godr.) F. Schultz, *B. circinatum* (Sibth.) Spach, *B. eradicatum* (Laest.) Fries, *B. fluitans* (Lam.) Wimm, *B. kauffmannii* (Clerc) V. Krecz., *B. peltatum* (Schrank) C. Presl, *B. rionii* (Lagger) Nym., *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch, *Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd., *R. reptans* L.

**Trapaceae Dumort.** *Trapa alatyrica* Spryg. ex V. Vassil., *T. astrachanica* Fler., *T. borysthenica* V. Vassil., *T. carinthiaca* (G. Beck) V. Vassil., *T. caspica* V. Vassil., *T. colchica* Albov, *T. conocarpa* (Aresch.) Fler., *T. cruciata* (Gluck) V. Vassil., *T. danubialis* Dobrocz., *T. europaea* Fler., *T. flerovii* Dobrocz., *T. macrorhiza* Dobrocz., *T. maeotica* Woronov, *T. natanians* L., *T. pseudocolchica* V. Vassil., *T. rossica* V. Vassil., *T. septentrionalis* V. Vassil., *T. spryginii* V. Vassil., *T. turbinata* V. Vassil., *T. ucrainica* V. Vassil., *T. uralensis* V. Vassil., *T. wolgensis* V. Vassil.

Типологический комплекс гидрофитона европейской России включает 132 вида, относящихся к 26 семействам. Разумеется, цифра эта не окончательная и будет постоянно корректироваться в связи с дальнейшим продолжением критико-систематической проработки отдельных таксонов. Однако, в контексте обсуждаемого вопроса интерес представляет не сама численность гидрофитона, сколько набор семейств. Подавляющее большинство их по отношению к последнему являются облигатными. Это *Potamogetonaceae*, *Lemnaeae*, *Trapaceae* и другие. Ряд представителей *Elatinaceae*, *Hippuridaceae*, *Callitricaceae* и немногие другие (всего 10-12 видов) можно отнести к факультативным формам. Экогенетически они связаны с периодически обсыхаемыми неглубокими водоемами мочежинного типа, во все геологические эпохи всегда имевшиеся в структуре экотопов. При накоплении фактического материала по этой группе возможно ее выделение в самостоятельный типологический комплекс.

Гидрофитон не отличается экологической однородностью. Внутри него, например, четко выделяется группа реофильных видов - *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens*. Также малочисленна группа видов, связанная с олигомезотрофными водоемами - *Isoetes*, *Myriophyllum alterniflorum*. Более многочисленна группа заболачивающихся вод - *Utricularia*, *Lemna*, *Hydrocharis*, *Nymphaea*, некоторые *Potamogeton*. Своеобразна группа видов, приуроченных к сильно минерализованным водоемам - *Zannichellia*, *Ruppia*, *Potamogeton sarmaticus* и некоторые другие.

Дифференцированный подход к гидрофитону с выделением в составе последнего групп видов, экогенетически связанных с определенными разновидностями экотопов, показывает экологическую разнокачественность видов. Например, в европейской России рдест гребенчатый представлен, по крайней мере, 3 экотипами - реофильным, заболачивающихся вод и сильно минерализованных водоемов.

### Глава 3. Конспект гидрофильной флоры озер Северо-Двинской водной системы

В этом разделе приведены данные по распространению, экологии и ценологии видов изученных озер, их ареалов, принадлежность к генетическим элементам и флористическим комплексам, соображения касающиеся морфологии и систематики таксонов.

Неизменно сложным и дискуссионным для любого исследователя остается вопрос об объеме вида. Как было указано выше, мы придерживаемся концепции вида, принятой украинской школой флористов и систематиков, в основу которой положена идея географической расы.

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

В структуре флоры изученных водоемов отмечены *Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *E. sylvaticum*. Все они широко распространены в водоемах и на переувлажненных грунтах Голарктики. Первый из указанных видов является обязательным компонентом гидрофильных флор, остальные два выступают в качестве факультативных.

*Equisetum palustre* L. Широко распространен в северном полушарии. Ареал голарктикодревнесредиземноморский. Чрезвычайно полиморфный и вариабельный вид, представленный в пределах ареала несколькими разновидностями, из которых в районе исследований чаще встречается *E. palustre* var. *veticillatum* Milde. Высокоактивный вид, особенно на низинных и переходных приозерных болотах, заболоченных лугах, в верхней полосе разливов, на тростниково-осоковых и осоковых сплавинах. В составе гидрофильной растительности встречается единично или в небольшой примеси. В районе исследований по-видимому находится за пределами оптимума экологического и ценологического ареалов. Автохтонный элемент гелофильного флористического комплекса. Факультативный компонент гидрофильных флор. Эвриконтинентальный вид.

*Equisetum sylvaticum* L. Встречается в составе приозерных уречных лесов, чаще в насаждениях с примесью *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., однако гибридогенной, вошедшей в контакт с *A. incana* (L.) Moench., а также в сырых ельниках. Вид активный, особенно в экотопах с текучими и выклинивающимися водами, где формирует густые заросли. Циркумбореальный слабовариабельный вид, по-видимому связанный с пицетальным вариантом таежного флористического комплекса.

*Equisetum fluviatile* L. Непременный компонент почти любой региональной гидрофильной флоры. Обычен на озерах системы, где выступает активным ценозообразователем, чаще формируя монодоминантные ценозы в прибрежьях и на мелководьях в составе воздушно-водной растительности. Выступает субдоминантом в сообществах рогоза узколистного, тростника, манника большого. Встречается в мочегинах на приозерных болотах. Изменчивый вид, представленный рядом разновидностей. На озерах системы отмечены неветви-

стая форма *E. fluviatile* var. *linnaeanum* Doll (*E. fluviatile* s.str.) и *E. fluviatile* var. *polystachyum* Lej. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Относится к амфифильному флористическому комплексу. В пределах изученного региона находится в оптимуме экологического и ценотического ареалов. Эвриконтинентальный вид.

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

Данное семейство рассматриваем в объеме, принятой во «Флоре северо-востока европейской части СССР». В составе изученной флоры озер отмечено 4 вида, из которых только один является облигатным для гидрофильной флоры — *Thelypteris palustris* Schott.

*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Распространен вдоль ручьев и малых водотоков, в местах с выходящими на поверхность водами в приозерных лесах с богатыми легкими почвами, где формирует довольно мощный слой. В сложении гидрофильной флоры — факультативный компонент. Ареал голарктико-древнесредиземноморский с обширными дизъюнкциями. Элемент умеренного флористического комплекса где по-видимому занимает обособленное положение.

*Dryopteris cristata* (L.) A. Gray. Встречается на лесных и послелесных приозерных болотах. Растет единично или малочисленными группами особей. Ареал по Хультену (Hulten, 1958) амфиатлантический (европейско-североамериканский). Эврикеанический неморально-бореальный вид. По А.И. Кузьмичеву (1992) представляет элемент какого-то разрушенного палеокомплекса. В северных бореальных областях ассимилирован умеренным флористическим комплексом. Факультативный компонент гидрофильных флор.

*Thelypteris palustris* Schott. Довольно обычное, но не массовое растение. Встречается на тростниково-осоковых и осоковых сплавинах единично или в небольшой примеси. Изредка растет на приозерных болотах. К северу становится редким. В пределах изученной территории по-видимому находится за границей оптимума ценотического ареала. Голарктический бореально-температный эвриконтинентальный вид, связанный с гелофильным флористическим комплексом. Согласно Голубу (Holub, 1972) европейские популяции относятся к *subsp. glabra* Holub, типичные распространены в западных районах Северной Америки.

*Athyrium filix-femina* (L.) Roth. Растет в слегка заболоченных приозерных лиственных и елово-лиственных лесах с застойным увлажнением, где является обычным растением. Часто по окраинам мочегин. Иногда образует небольшие заросли. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс уремы.

### **Typhaceae Juss.**

Полностью гидрофильное семейство. Каспер и Крауш (Kasper, Krausch, 1980) для водной флоры Средней Европы приводит 7 видов. Региональные «Определители» для северной половины европейской части России приводят 2 вида — *T. angustifolia*, *T. latifolia*. Подробная характеристика рода, взятого в качестве «проявляющего», приводим далее.

*Typha angustifolia* L. Часто встречается на озерах шекснинского водораздела — Покровском, Зауломском, Кишемском, где выступает ценозообразователем. Формирует одновидовые и реже смешанные полидоминантные ценозы. В пределах изученной территории находится на северном пределе ценотического ареала. Европейский эвриокеанический вид, связанный с амфифильным флористическим комплексом. Обязательный компонент гидрофильных флор Евразии.

*Typha latifolia* L. Встречается на всех озерах системы, за исключением Кубенского, где растет по притокам. Довольно обычный вид, однако в отличие от предыдущего ценозообразователем почти не является и дает небольшую примесь в сообществах рогоза узколистного, тростника, манника большого. Характерен для участков с нарушенной растительностью и вторичным экотопам — ямам, канавам, то-есть ведет как апофит. Евразийско-североамериканский эвриконтинентальный борео-температный вид, связанный с амфифильным флористическим комплексом, где представляет древний автохтонный элемент. Облигатный компонент гидрофильной флоры Евразии.

*Typha glauca* Godron. [*Typha kuzmichevii* A. Krasnova]. Известен с озера Зауломского, где встречен на западном берегу на тростниково-рогозовой сплаvine. Представляет редкий межсекционный гибрид.

### **Sparganiaceae Rudolphi**

Небольшое почти полностью гидрофильное семейство, представленное во флоре европейской части бывшего Союза 8 видами. Во флоре Средней Европы насчитывается 7 видов.

*Sparganium emersum* Rehm. Встречается в литорали всех озер, где часто образует куртины. Формирует смешанные или монодоминантные ценозы. Реже встречается в небольшой примеси в составе разных сообществ воздушно-водной и плавающей растительности, где представлен формой с плавающими листьями. В целом голарктико-древнесредиземноморский вид, связанный с амфифильным флористическим комплексом. Эвриокеанический вид. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. *Sparganium erectum* L. Встречается почти на всех озерах системы, но ценозообразователем чаще всего выступает в Кубенском на защищенных от волнения местах. Обычно формирует смешанные травостои с воднотравьем. Очень вариативный по форме плода. Связан с комплексом гидрофильного высокотравья. Эвриокеанический вид.

*Sparganium minimum* Wallr. Отмечен вне изученных озер, где приурочен к обводненным мочежинам. Почти обязательный компонент гидрофильных флор, однако встречается далеко не во всех водоемах.

### **Potamogetonaceae Dumort.**

Полностью гидрофильное специализированное семейство, представленное на водоемах системы 9 видами р. *Potamogeton* L., связанных с гидрофильным флористическим комплексом. Для сравнения укажем следующие цифры — во флоре Юго-запада Русской равнины насчитывается 17 видов, а в целом европейской части России 22 вида, флоры Средней Европы — 27 видов. Рдестовая флора изученных озер в целом оригинальная, несмотря на наличие в ней широкоаре-

альных эвритопных видов. Специфику изученных водоемов подчеркивают *P. filiformis*, *P. trichoides*, некоторые гибридные формы.

Подрод *Potamogeton*

Секция *Potamogeton*

*Potamogeton lucens* L. Встречается на всех озерах. Массового развития достигает на Кубенском озере. Активный ценозообразователь. Формирует монодоминантные и смешанные ценозы. Кроме типичной формы, отмечена гибридная *P. lucens* x *P. gramineus*. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Индифферентный по отношению к фактору океаничности-континентальности.

*Potamogeton gramineus* L. (*P. heterophyllus* Schreb.). Встречается на всех озерах системы на песчаных и супесчаных грунтах. Переносит кратковременное обсыхание. Ценозообразователь. Формирует монодоминантные и реже смешанные многовидовые ценозы. В имеющемся гербарном материале обнаружен один гибрид и три экологические формы. Гибрид *P. gramineus* x *P. lucens* встретился на озерах Зауломском и Кубенском. Иногда он принимается в качестве самостоятельного *P. zizii* Mert. et Koch. На озере Зауломском распространена форма *P. gramineus* f. *paucifolius* (Opiz) Fisch. Там же и на озере Кубенском встречается *P. gramineus* f. *stagnalis* Fries. На озере Сиверском и у деревни Шера на р. Сухоне встречена третья форма — *P. gramineus* f. *fluviatilis* Fries. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Индифферентный по отношению к фактору океаничности-континентальности вид.

*Potamogeton perfoliatus* L. Широко распространен на всех озерах, где выступает активным видом, формируя монодоминантные и полидоминантные ценозы. На исследованной территории находится в оптимуме экологического и ценотического ареалов. Изменчивый вариабельный вид, вступающий в контакт с двумя разобранными выше видами. Ареал почти космополитный, мультизональный, вторичный. За исходный следует очевидно принять евразийско-североамериканский. Индифферентный вид.

Секция *Graminifolii* Fries

*Potamogeton compressus* L. Встречается на большинстве озер, кроме Кубенского и Благовещенского. Больше характерен для евтрофных, расположенных вне судового хода — Долгом и Вазеринском. Растет на глубинах от 100-130 см на илистых и торфяно-илистых грунтах. Малоактивный вид. Входит в состав ценозов преимущественно погруженных растений — *Myriophylleta spicati* et *sibirica*, *Potamogetoneta perfoliati*, *Ceratophylleta demersi*. Собранные и виденные образцы мало вариабельные. Ареал евразийско-североамериканский, но по-видимому новосветские растения представляют самостоятельную географическую расу. Борео-температный эвриокеанический вид.

*Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht. Встречен однажды у дер. Токино на Кубенском озере в зарослях *P. pectinatus*. Евразийско-древнесредиземноморский вид, тяготеющий к температурно-субмеридиональным областям.

*Potamogeton friesii* Rupr. Отмечен на большинстве озер, кроме Кубенского и Благовещенского. Часто встречается в республике Коми и в Архангельской области. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Эвриокеанический вид.

*Potamogeton pusillus* L. (*P. panormitanus* Biv.-Vern.). Редкий вид, встречающийся на озерах Покровском, Благовещенском, Кубенском в ценозах погруженных растений на мелководьях литоральной зоны. Ареал евразийско-североамериканский. Эвриокеанический вид.

Подрод *Coleogeton* Rchb.

*Potamogeton filiformis* Pers. Редкий вид, встречающийся вместе с *P. pectinatus*. Отмечен на озере Сиверском (песчаная литораль у д. Тихоново). Вероятно распространен и на других озерах, в частности Благовещенском. На озере Зауломском встречен гибрид *P. filiformis* x *P. pectinatus*, иногда принимаемый за *P. suecicus* K. Richt. Ареал евразийско-североамериканский с многочисленными лакунами. Бо-реотемператный эвриокеанический вид.

*Potamogeton pectinatus* L. Растет на всех озерах системы. Ценозообразователь. Формирует преимущественно монодоминантные, реже полидоминантные ценозы. Типичный реофильный вид, приуроченный к прибойным участкам литорали преимущественно с песчаными грунтами и глубинами до 40-50 см. Особая экологическая форма связана со спокойными экотопами с глубинами до 150-160 см и вязкими илистыми грунтами. Вариабельный полиморфный вид, вероятно представляющий агрегацию. На Кубенском озере встречен *P. pectinatus* f. *laxus* Tiscl. На песчаных отмелях реки Пучкас (рукав Сухоны) отмечен f. *interruptus* Asch. Последняя форма многими авторами принимается в качестве разновидности или самостоятельного вида *P. interruptus* Kit. Эта разновидность вполне заслуживает статуса вида, поскольку, экологические условия, в которых она встречается отличаются от тех, к которым приурочена типичная форма, а сравнительно-морфологические признаки характеризуются стабильностью. Гибрид *P. pectinatus* x *P. filiformis* (= *suecicus* K. Richt.) встречен на песчаной литорали в озерах Зауломском и Благовещенском. Он распространен и севернее, в Коми, в районах — Ухтинском по рекам — Ухта, Кевде; Кишинском — в бассейне р. Усы. Этот гибрид часто также рассматривается в качестве самостоятельного вида *P. suecicus* K. Richt., распространенного в мелководьях морских бухт и на Чудском озере. Возможно он проник на озера системы с Белого моря через Северную Двину и далее Сухону. Современный ареал почти космополитный, по-видимому вторичный на основе исходного евразийско-североамериканского. Эвриконтинентальный вид.

### **Zannichelliaceae Dumort.**

Малочисленное специфическое по экологии семейство, представленное во флоре европейской России 5 видами, Средней Европы — 2. Почти все они приурочены к водоемам с высокой концентрацией солей.

*Zannichellia palustris* L. Встречен однажды на илистой отмели реки Порозовицы недалеко от впадения в Кубенское озеро. Отмечен вмес-



те с рдестом гребенчатым. Связан с гидрофильным флористическим комплексом. Экогенетически входит в группу внутриконтинентального засоления. Почти космополитный эвриконтинентальный вид.

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

Малочисленное семейство, экогенетически связанное с сильно минерализованными переувлажненными грунтами. Во флоре европейской России — 2 вида, Средней Европы — 3.

*Triglochin palustre* L. Встречен на Кубенском озере в Токшинском заливе на небольшом низинном болотце. По-видимому встречается чаще. Ареал голарктико-древнесредиземноморский и для флоры северной половины европейской России представляет голоценовое включение, связанное с атлантическим оптимумом. Исходно элемент флористического комплекса подового эфемеретума, очевидно поглощенный у нас пратомезогигрофильным флористическим комплексом, где однако занимает специфические экотопы.

### **Alismataceae Vent.**

Сравнительно небольшое по численности семейство, представленное в основном воздушно-водными формами. Во флоре европейской России 4 рода и 10 видов, Средней Европы — 6 родов и 16 видов.

*Alisma lanceolata* With. Встречается единично и небольшими зарослями на озере Покровском и в истоках Сухоны у деревни Шера на илистых берегах и в лужах. Элемент амфифильного флористического комплекса. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Температно-субмеридиональный эвриокеанический вид.

*Alisma juzepczukii* Tzvel. Встречен на Сиверском озере на илистой отмели против речного порта у г. Кириллова. Крайнее восточное местонахождение. Не исключен занос из Шекснинского водохранилища, где этот вид нами отмечается. Связан с амфифильным флористическим комплексом. Ареал по-видимому прибалтийский. Борео-температный субокеанический вид.

*Alisma plantago-aquatica* L. Встречается на всех озерах системы на песчаных и илисто-песчаных грунтах на глубине 40-60, иногда на более глубоких местах. Переносит временное обсыхание. Слабо активный вид, образующий временные неустойчивые группировки. Единично или в небольшой примеси входит в состав сообществ прибрежно-водной растительности. Связан с амфифильным флористическим комплексом. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, впоследствии расширенный. Эвриконтинентальный вид.

*Sagittaria sagittifolia* L. Встречается на всех озерах системы в полосе литорали на глубинах до 1 метра на песчаных и супесчаных грунтах. Переносит временное обсыхание. Активный ценозообразователь. Формирует монодоминантные и смешанные ценозы. На озерах системы по-видимому находится несколько за пределами ценотического и экологического ареалов. Вариабельный вид, распадающийся на ряд экологических форм. Кроме *S. sagittifolia* f. *typica* Klinge на участках с заметным течением отмечена *S. sagittifolia* f. *vallisneriifolia* Coss. et Germ. Входит в амфифильный комплекс. Часть популяций поглоща-

ется гидрофильным флористическим комплексом. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Эвриконтинентальный вид.

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

Олиготипное семейство с единственным родом *Butomus* L.

*Butomus umbellatus* L. Встречается на всех озерах системы на глубинах до 1 м и несколько более на всех типах грунтов. Активный ценозообразователь. Формирует чистые, реже смешанные сообщества. Единично или в незначительной степени входит в состав почти всех ценозов воздушно-водной растительности и других. На озерах системы находится в оптимуме ценотического и экологического ареалов. Иногда встречается погруженная форма *B. umbellatus* f. *vallisneriifolius* Sagorsky, по-видимому стерильная. Входит в амфифильный флористический комплекс. Ареал евразийско-древнесредиземноморский, расширенный. Эвриконтинентальный вид. Робертс (Roberts, 1972) считает его очень жизнеспособным и экологически пластичным с большим репродуктивным потенциалом, что четко проявляется в индустриальных, или техногенных водоемах.

### **Hydrocharitaceae Juss.**

Небольшое полностью гидрофильное семейство. В составе флоры европейской России 4 рода и 4 вида; Средней Европы — 9 родов и около 20 видов, включая заносные.

*Hydrocharis morsus-ranae* L. Растет на всех озерах системы в тихих и защищенных местах. Больших площадей не занимает. Единично встречается в сообществах плавающих растений. Предпочитает экотопы с илистыми евтрофными грунтами. Встречается также в мочажинах и на приозерных низинных болотах. Переносит временное обсыхание и нередко разрастается на влажных илисто-торфянистых отменях озер. Находится за пределами оптимума ценотического и экологического ареалов. Этот вид наиболее бореализированный в роде. Входит в гидрофильный флористический комплекс. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Мультизональный в общем эврикеанический вид.

*Elodea canadensis* Michx. Обильно разрастается в озерах, расположенных вне судового хода — Долгом, Вазеринском; на остальных водоемах — в защищенных местах. Ценозообразователь. Формирует обычно смешанные ценозы с *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*. В особо благоприятных условиях нередко цветет, что наблюдалось нами в июле — августе 1983 - 1984 гг. (теплые годы). Северо-американский эврикеанический вид, представляющий в составе евразийской гидрофильной флоры адвентивное включение. Распространению этого вида в Северную Двину и далее почти до Белого моря способствовала Северо-Двинская водная система. Ассимилирован гидрофильным флористическим комплексом.

*Stratiotes aloides* L. Растет в озерах Покровском, Вазеринском, Кубенском, образуя небольшие по площади ценозы на дне водоемов с глубокими илистыми грунтами, часто вязкими, сильно разжиженными. Преобладающие глубины 120-150 см. Встречается вместе с кувшин-

кой чистобелой, урутью колосистой, ряской трехдольной. При экспедиционных исследованиях цветущие растения не встречались. На озерах системы находится за пределами ценотического и экологического ареалов. Ареал европейско-древнесредиземноморский. В составе гидрофильной флоры севера европейской части очевидно представляет голоценовое включение атлантического оптимума. Ассимилирован гидрофильным флористическим комплексом. Эврикеанический вид.

### **Poaceae Barnhart**

Семейство, в котором выражены все экологические линии развития — от гидрофильной до ультраксерофильной. В составе гидрофильной флоры европейской России отмечено 6 родов и около 20 видов; Средней Европы 18 родов и около 45 видов, включая адвентивные и культивируемые.

*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. Часто встречается на приозерных болотах и затопленных лугах, образуя небольшие по площади монодоминантные или смешанные ценозы. В сложении прибрежно-водной растительности занимает самый верхний пояс. Растет на всех типах грунтов, по-видимому избегая с застойным увлажнением. Представитель монодоминантного рода. Факультативный гидрофит. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в пратомезогигрофильный флористический комплекс. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Alopecurus aequalis* Sobol. В районе исследований встречается по берегам рек и озер, на влажных аллювиальных песках. Иногда растет в неглубокой воде. Характерен для пояса осочников и долгопоемных приозерных лугов. В составе травостоя входит в качестве небольшой примеси или единично. По Н.Н. Цвелеву (1976) типичные популяции — *A. aequalis* var. *aequalis* имеют не выступающие или почти не выступающие из колоска ости, что отмечалось нами. Ареал циркумбореальный. Входит в амфифильный флористический комплекс. Часть популяций, очевидно, поглощена пратомезогигрофильным флористическим комплексом. Эвриконтинентальный вид. *Alopecurus geniculatus* L. Встречается на приозерных лугах и болотах. Близкий к предыдущему вид, но экологически несколько более мезофильный. Растет в полосе осочника, чаще в составе формации *Cariceta acutae*, в небольшой примеси или единично. Иногда растет пятнами в неглубокой воде. Ареал циркуматлантический. По -видимому связан с гелофильным флористическим комплексом, хотя отдельные популяции по-видимому поглощаются пратомезогигрофильным комплексом. Эвриконтинентальный вид. Н. Н. Цвелев (1976) в цитированном выше сочинении высказывает предположение, что этот вид возможно возник вследствие интрогрессивной гибридизации *A. bulbosus* Gojan x *A. aequalis* Sobol.

*Alopecurus arundinaceus* Poir. Растет на заболоченных берегах озер Сиверского и Долгого, образуя небольшие куртины. Н. Н. Цвелев (1974) во «Флоре северо-востока европейской части СССР» относит его

к реликтам голоценового климатического оптимума. Распространение на нашей территории объясняется наличием экотопов, связанных с карбонатным засолением. Вид вообще евразийский, распадающийся на несколько рас. Поглощается пратомезогигрофильным комплексом. У нас, по-видимому, распространена эвриконтинентальная раса.

*Agrostis canina* L. Растет на заболоченных берегах озер, иногда на сплаvine. Довольно обычен в небольшой примеси в поясе *Cariceta acutae*. Выступает ценозообразователем на приозерных заболоченных лугах. Факультативный гидрофит. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал европейско-восточно-североамериканский (псевдоатлантический). В общем эврикеанический вид, связанный с гелофильным флористическим комплексом.

*Agrostis stolonifera* L. (*A. stolonizans* Bess.). Широко распространенный вид. Растет на приозерных заливных лугах и низинных болотах; иногда в неглубокой воде, на мелководьях, где чаще вегетирует. В небольшой примеси характерен для ценозов *Cariceta acutae*, *Glycerieta maxima*. Полиморфный вид. Ареал вероятно восточноевропейский. Элемент пратомезогигрофильного комплекса, поглощается гелофильным и амфифильным. Эвриконтинентальный вид.

*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., C.A. Mey et Schreb. Растет на заболоченных берегах озер, приозерных евтрофных и мезотрофных болотах. Ценозообразователь. На озерах системы находится в оптимуме ценотического и экологического ареалов. Циркумбореальный эвриконтинентальный вид, связанный с гелофильным флористическим комплексом.

*Calamagrostis phragmitoides* Hartm. Встречается на заболоченных берегах и приозерных болотах, где нередко доминирует в травостое. Н. Н. Цвелев (1976) выделяет его в качестве подвида *C. rigida* subsp. *phragmitoides* (Hartm.) Tzvel., что вряд ли оправдано. Европейско-сибирский бореальный вид, очевидно появившийся в голоцене в результате скрещивания *C. canescens* x *C. langsdorfii*. Предположительно может быть отнесен к гелофильному флористическому комплексу.

*Deshampsia caespitosa* (L.) P.B. Часто встречается на приозерных торфянистых лугах, реже в прибрежных сообществах осок — острой, пузырчатой. Растет единично или в незначительной примеси. Иногда доминирует. Ареал циркумбореальный. Эвриконтинентальный вид, связанный с флористическим комплексом уремы. Поглощается пратомезогигрофильным комплексом.

*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Встречается на всех озерах системы, формируя в полосе литорали и на мелководьях большие по площади заросли. Растет на глубинах до 1.5 м на разных грунтах. Переносит временное осушение. Активный ценозообразователь. Формирует монодоминантные и гораздо реже смешанные ценозы. Полиморфный вид. На озерах системы растет *Ph. australis* s.l. Ареал почти космополитный. Эвриконтинентальный вид. Входит в амфифильный флористический комплекс.

*Poa palustre* L. Растет на заболоченных берегах в поясе осочников единично или в незначительной примеси. Более обилен и постоянен на приозерных евтрофных болотах, где выступает содоминантом. Находится в оптимуме ценотического и экологического ареалов. Факультативный компонент гидрофильной флоры. Ареал циркумбореальный. Эвриконтинентальный вид, связанный с гелофильным флористическим комплексом.

*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. Встречается на большинстве озер, кроме Кубенского, где по-видимому отсутствует. Растет в прибрежьях на глубинах до 1 м на песчаных и илистых грунтах. Ценозообразователь. Формирует монодоминантные и смешанные ценозы. Единично входит в состав ценозов воздушно-водной растительности, чаще *Glyceria maxima*. Местонахождения на нашей территории очевидно реликтовые, связанные с климатическим оптимумом голоцена. Современное распространение на озерах обусловлено местными экологическими факторами, прежде всего, карбонатностью грунтов. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Температно-субмеридиональный эуокеанический вид. Входит в амфифильный флористический комплекс.

*Glyceria fluitans* (L.) R. Br. Отмечен в прибрежьях озер Долгого и Зауломского в полосе уреза воды или на несколько обводненных местах до 30-40 см. Растет единично или небольшими пятнами, образуя временные группировки. В районе системы находится на северо-восточном пределе географического ареала. В составе изученной флоры очевидно представляет голоценовое включение климатического оптимума. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Температно-субмеридиональный эвриокеанический вид. Элемент амфифильного комплекса. Часть популяций поглощается пратомезогигрофильным комплексом.

*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. Встречается в прибрежной полосе почти всех озер. Приурочен к глубинам до 140-150 см; оптимальные составляют 30-50 см. Растет на разных грунтах, предпочитая илистые и илисто-торфянистые. Иногда образует сплаvinу. Ценозообразователь. Формирует монодоминантные и смешанные ценозы. Переносит временное обсыхание. На озерах находится на северо-восточном пределе ценотического ареала. В составе изученной флоры очевидно представляет позднеголоценовое включение. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Температно-субмеридиональный эвриконтинентальный вид. Элемент амфифильного комплекса.

### **Cyperaceae Juss.**

Обширное семейство, в котором четко выражены все экологические линии развития. Гидрофильная флора европейской России включает 8 родов и до 35-40 видов, Средней Европы — 13 родов и более 80 видов. На изученных водоемах системы отмечено 14 видов.

*Scirpus lacustris* L. (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla). Распространен на всех озерах. Растет преимущественно на глубинах 120-130 см

на разных грунтах, предпочитая плотные илы и заиленные пески. Активный ценозообразователь. Образует монодоминантные ценозы, реже — смешанные с тростником, хвощом приречным. На озерах находится близко к северной границе оптимума ценотического и экологического ареалов. Иногда встречаются экземпляры, приближающиеся *S. lacustris* f. *fluitans*. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Входит в амфифильный флористический комплекс. Бореотемператный эвриокеанический вид.

*Scirpus radicans* Schkuhr. Встречается на заболоченных берегах озер и на сплаvine. Реже в неглубокой воде. Характерен для пояса осочников. Чаще встречается на сырых и обнаженных грунтах. Растет единично или в небольшой примеси к основному травостою. Слабую активность проявляет на всей европейской части. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Входит в амфифильный комплекс. Отдельные популяции поглощаются гелофильным и псаммомезогигрофильным флористическими комплексами. Температно-субмеридиональный эвриокеанический вид.

*Scirpus sylvaticus* L. Отмечен на евтрофных приозерных болотах, в прибрежных черноольшаниках. Слабоактивный вид, встречающийся единично или в небольшой примеси к основному травостою. Ареал европейско-древнесредиземноморский с обширными дизъюнкциями и по-видимому сокращающийся. Элемент альнетального флористического комплекса и для флоры изученного региона очевидно представляет голоценовое включение, связанное с атлантическим оптимумом. В северной половине европейской России поглощается сборным комплексом уремы. Температно-субмеридиональный эвриокеанический вид.

*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. Часто встречается на всех озерах системы. Растет на мелководьях с песчаными и илисто-песчаными грунтами. Предпочитает глубины до 30-40 см. Обильно разрастается на освободившихся от воды участках литорали. Ценозообразователь. Формирует монодоминантные и реже смешанные ценозы. Занимаемые площади незначительны. На озерах системы находится в оптимуме ценотического и экологического ареалов. Экологически очень пластичный вид. Ареал в целом голарктический. Входит в псаммомезогигрофильный флористический комплекс. Часть популяций поглощается амфифильным комплексом. Борео-субмеридиональный эвриокеанический вид.

*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. Встречается на всех озерах, преимущественно на песчаных и супесчаных грунтах, реже на илистых и илисто-торфянистых. Ценозообразователь. Формирует чистые и смешанные ценозы. Как и предыдущий, экологически пластичный и очень полиморфный вид. На озерах системы находится в оптимуме ценотического и экологического ареалов. Географический ареал — голарктико - древнесредиземноморский. Входит в амфифильный комплекс. Часть популяций поглощается псаммомезогигрофильным флористическим комплексом. Мультизональный индифферентный по отношению к фактору океаничности-континентальности вид.

*Carex acuta* L. (*C. gracilis* Curt.). Встречается на заболоченных берегах, приозерных болотах и долгопоемных лугах, иногда в неглубокой воде. Растет на илистых, илисто-песчаных, суглинистых и торфянистых грунтах. Ценозообразователь. Формирует чаще смешанные ценозы с болотным и лугово-болотным разнотравьем. На озерах системы находится в оптимуме ценотического и экологического ареалов. Обязательный компонент гидрофильной флоры большинства умеренных ботанико-географических областей Евразии. Вариабельный вид. Ареал евразийский. Входит в амфифильный комплекс. Отдельные популяции поглощаются гелофильным комплексом. Бореальный эвриконтинентальный вид.

*Carex aquatilis* Wahlenb. Растет на заливных приозерных лугах, особенно на прикубеньских, где по отношению к предыдущему виду занимает более низкие заливаемые уровни. На озерах системы находится в экологическом и ценотическом оптимуме. Компонент гидрофильной флоры севера европейской России. Ценозообразователь. Ареал евразийско-североамериканский. Входит в амфифильный флористический комплекс. Борео-температный эвриокеанический вид.

*Carex caespitosa* L. Встречается на приозерных эвтрофных болотах, вдоль заболачивающихся берегов. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Компонент пояса осочников. Растет на минеральных, чаще торфянистых грунтах. Ареал евразийский. Входит в гелофильный комплекс. Отдельные популяции поглощаются псаммомезогигрофильным комплексом. Борео - субмеридиональный эвриокеанический вид.

*Carex diandra* Schrank. Встречается на приозерных болотах эвтрофного питания, заболоченных лугах, изредка на сплаvine. Компонент пояса осочников. В травостой входит в примеси. Ареал евразийско-североамериканский. Связан с гелофильным комплексом. Мультизональный индифферентный вид по отношению к океаничности-континентальности.

*Carex nigra* (L.) Richard. Встречается на заболоченных берегах озер, приозерных лугах и болотах. Компонент пояса осочников. В травостой обычно входит в небольшой примеси. Иногда выступает доминантом. Ареал европейско-восточносевероамериканский (амфиатлантический). Элемент гелофильного комплекса. Поглощается псаммомезогигрофильным комплексом. Бореально - температурный эвриокеанический вид.

*Carex pseudocyperus* L. Встречается на сильно заболоченных берегах водоемов, по элементам гидрологической сети приозерных болот. Непременный компонент сплавины. Растет также в приозерных ольшаниках и вдоль заболачивающихся ручьев. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Очевидно, на всех озерах системы находится за пределами ценотического оптимума. Ареал евразийско-североамериканский на древнесредиземноморской основе, сокращенный плейстоценовыми дизъюнкциями. Исходно связан с альнетальным флористическим комплексом. На севере европейской

России поглощается комплексом уремы. Температно-субмеридиональный эвриокеанический вид.

*Carex rostrata* Stokes. Встречается на сильно заболоченных затапываемых берегах озер, приозерных болотах всех типов питания, сплавинах. Обильно разрастается в элементах гидрологической сети болот. Компонент пояса осочников. Выступает субдоминантом, реже доминант. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский, в основе бореальный. Входит в гелофильный комплекс, где представляет автохтонный элемент. Эвриконтинентальный вид.

*Carex vesicaria* L. Встречается в тех же условиях, что и предыдущий вид. Растет в заболачивающихся прибрежьях озер, на сильно обводненных приозерных торфяниках. Ценозообразователь. Формирует смешанные полидоминантные ценозы. На озерах системы находится несколько за пределами ценотического оптимума. Ареал евразийско-североамериканский. Связан с альпетапальным комплексом, в северной половине европейской России поглощается умерным комплексом. Борео-температный эвриконтинентальный вид.

*Carex vulpina* L. Встречается на сырых песчаных и супесчаных берегах, заболоченных приозерных лугах с переменным увлажнением. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Очень изменчивая осока. Ареал евразийский. Элемент гелофильного комплекса. Отдельные популяции поглощаются пратомезогигрофильным и псаммомезогигрофильными комплексами. Температно-субмеридиональный индифферентный вид.

### **Araceae Juss.**

В составе обсуждаемой флоры — 1 вид, Средней Европы — 3, относящиеся к 3 родам.

*Calla palustris* L. Единственный представитель рода. Распадается на несколько форм. У нас, по-видимому, растет типичная форма. Встречается на заболоченных берегах, преимущественно на северо-западных участках озер. Характерный компонент сплавин, особенно молодых, нарастающих. Растет на приозерных лесных и травяно-моховых болотах, где приурочен к элементам гидрологической микросети. В травостое отмечается обычно в примеси. На озерах системы находится в экологическом и ценотическом оптимуме. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс уремы. Борео-температный эвриокеанический вид.

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

Полностью гидрофильное семейство, представленное во флоре европейской России 3 родами и 5 видами. Эти же роды с несколько большим числом видов представлены и в Средней Европе. На озерах системы отмечено 3 вида.

*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Обычный на озерах системы вид. Предпочитает северо-западные заболачивающиеся участки водоемов, заводи и заливы. Встречается в небольшой примеси в ценозах ряски малой, ряски трехраздельной. Ареал почти космополитный.



Входит в гидрофильный комплекс. Мультизональный, в целом эври-континентальный вид.

*Lemna minor* L. Встречается на всех озерах, но в массовом обилии не развивается. Растет в небольшой примеси в сообществах разных видов. Облигатный компонент гидрофильной флоры многих ботанико-географических областей умеренной Евразии. Ареал почти космополитный. Входит в гидрофильный комплекс. Мультизональный эвриокеанический вид.

*Lemna trisulca* L. Встречается на всех озерах. Массового развития достигает в водоемах, расположенных вне судового хода. Предпочитает евтрофируемые с высокой прозрачностью воды экотопы. Почти непрменный компонент погруженной и плавающей растительности. В тихих защищенных местах на дне озер вместе с другими погруженными растениями образует подобие «подводных лугов». Находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал почти космополитный. Входит в гидрофильный флористический комплекс. Мультизональный эвриокеанический вид.

### **Juncaceae Juss.**

Семейство в основном с мезофильной и мезогигрофильной линиями развития, представленной в мировой флоре одним родом. В гидрофильной флоре Европейской России — 8-10 видов, Средней Европы — 15.

*Juncus articulatus* L. Встречается на сырых и переувлажненных участках литорали с супесчаными и илисто-песчаными грунтами. Обычен на приозерных лугах. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Участвует в образовании временных группировок. Ареал евразийско-североамериканский. Входит в псаммомезогигрофильный комплекс. Экологически пластичный, борео-температный эвриокеанический вид.

*Juncus bufonius* L. Самый распространенный вид в осушной полосе озер. Часто формирует временные группировки. Отличается вариабельностью. Ареал евразийско-североамериканский. Входит в псаммомезогигрофильный флористический комплекс. Борео-субмеридиональный индифферентный вид.

*Juncus compressus* Jacq. Встречается на заболоченных берегах, сырых отмелях на песчаных и супесчаных грунтах. Растет пятнами или единично. Входит в состав пионерных группировок. Ареал евразийский. Элемент псаммомезогигрофильного комплекса. Бореальный эвриконтинентальный вид.

### **Iridaceae Juss.**

Семейство преимущественно с ксерофильной и мезоксерофильной линиями развития. В составе гидрофильной флоры европейской России и Средней Европы единственный вид.

*Iris pseudacorus* L. Часто встречается на сплавине в северо-западных заболачивающихся участках озер. Достигает высоты 1.5 м. Растет единично или небольшими пятнами. На изученной территории очевидно находится на северном пределе ценотического оптимума.

Географический ареал евразийско-древнесредиземноморский. Входит в умеренный комплекс. Борео-субмеридиональный эврикеанский вид.

### **Salicaceae Mirb.**

Приводимые виды данного семейства, как вообще древесно-кустарниковые формы, не совсем характерны для обсуждаемого экологического типа флоры и большинством авторов не указываются. Мы их учитываем на том основании, что на изученной территории они часто оказываются в полосе разливов вод.

*Salix cinerea* L. Встречается на приозерных болотах и лугах единичными кустами или зарослями. На озерах системы находится в экологическом и ценогическом оптимуме. Ареал европейский бореальный с широкой иррадиацией в южные и юго-восточные регионы. Входит в комплекс умеренности. Эукеанский вид.

*Salix triandra* L. Растет на заболоченных берегах озер, приозерных лугах и болотах единичными экземплярами или в зарослях ивняков. Находится в ценогическом и экологическом оптимуме. Географический ареал евразийско-древнесредиземноморский. Входит в умеренный комплекс. Борео-субмеридиональный эукеанский вид.

*Salix viminalis* L. Распространен на песчаных и песчано-галечниковых грунтах, затопляемых на короткое время. На водоемах системы находится в оптимуме ценогического и экологического ареалов. Связан с умеренным флористическим комплексом. Борео-температный эукеанский вид. Ареал европейско-азиатский.

### **Betulaceae S.F. Gray**

*Betula humilis* Schrank. Встречается на приозерных болотах, преимущественно лесных; редко на сплаvine. Растет единичными экземплярами, иногда образует небольшие заросли. Ареал евразийский. Относится к гигрофильной фракции таежного флористического комплекса. Типичный бореальный эукеанский вид, иррадиировавший в южные области.

*Betula pubescens* Ehrh. Растет на приозерных евтрофных и мезотрофных болотах, где выступает лесобразующей породой. Единичными экземплярами или небольшими рощицами встречается на заболоченных берегах. Находится в ценогическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийский. Связан с умеренным флористическим комплексом. Борео-температный эукеанский вид.

*Alnus incana* (L.) Moench. Широко распространен в приозерных лесах и зарослях кустарников. Активный ценозообразователь на послелесных экотопах, где формирует ценозы кустарникового типа. Коренные насаждения в логах и вдоль ручьев по-видимому сведены. На озерах системы находится в ценогическом и экологическом оптимуме. Ареал европейский. Входит в умеренный комплекс. Борео-температный эврикеанский вид.

*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Изредка встречается в зарослях предыдущего вида на первичных экотопах. Иногда образует небольшие рощицы. Несколько севернее озер системы проходит граница сплошно-

го распространения. На озерах системы находится за пределами ценотического и экологического оптимума. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Исходно представляет элемент альнетального комплекса, поглощенный у нас комплексом уремы. Температно-субмеридиональный, в общем эврикеанический вид.

### **Cannabaceae Endl.**

*Humulus lupulus* L. Встречается в приозерных зарослях ольшаников и вообще в полосе уремы. Растет единично или небольшими зарослями. В районе исследований находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Входит в комплекс уремы. Борео-субмеридиональный индифферентный вид.

### **Urticaceae Juss.**

*Urtica dioica* L. В естественных условиях отмечен в прибрежных сероольшаниках, где дает небольшую примесь к травостой. Обильно разрастается на вторичных антропогенных экотопах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Ассимилирован комплексом уремы. Борео-субмеридиональный вид, в общем индифферентный к фактору океаничности-континентальности.

### **Polygonaceae Juss.**

В гидрофильной флоре Европейской России и Средней Европы 4 рода с 10 видами. Большинство их являются общими. Почти все они представляют факультативные элементы гидрофильной флоры.

*Rumex aquaticus* L. Встречается по открытым берегам у уреза воды и на заболоченных приозерных лугах. В травостой входит единично или в незначительной примеси. Характерный компонент пояса осочников. Ареал евразийский. Элемент амфифильного комплекса. Поглощается другими комплексами. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме, хотя большой активности не проявляет. Борео-температный эвриконтинентальный вид.

*Rumex maritimus* L. Часто встречается на песчаных и супесчаных берегах. Характерный компонент временных неустойчивых группировок, где дает небольшую примесь или растет единично. На озерах системы находится на восточном пределе ценотического ареала. Евразийско-древнесредиземноморский вид. Элемент псаммомезогрофильного флористического комплекса. Температно-субмеридиональный континентальный вид.

*Rumex obtusifolius* L. Встречен на литорали Сиверского озера на влажных илистых грунтах. По-видимому растет и на других озерах. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Исходно связан с альнетальным комплексом, куда его относит А.И. Кузьмичев (1992). На нашей территории поглощен комплексом уремы. На озерах системы по-видимому представляет включение атлантического оптимума. Температно-субмеридиональный эврикеанический вид.

*Rumex pseudonatronatus* (Borb.) Borb. Встречается в полосе литорали, чаще у уреза на илистых и илисто-песчаных грунтах, а также в понижениях на приозерных лугах. В травостой входит единичными особями. Ареал евразийский. Предположительно может быть отне-

сен к комплексу уремы. В целом бореальный эвриконтинентальный вид.

*Rumex ucrainicus* Fisch. ex Spreng. Встречен на озере Сиверском у д. Тихоново в полосе литорали на влажных песчано-илистых грунтах. Евразийский вид на древнесредиземноморской основе, представляющий для флоры района новейшее голоценовое включение, может быть даже адвентивный элемент. Температно-субмеридиональный эвриконтинентальный вид. В северной половине Европейской России поглощается псаммомезогигрофильным комплексом.

*Persicaria amphibia* (L.) S.F.Gray. Встречается на всех озерах на глубинах от 0.5 м до 2.0 м преимущественно на песчаных и илисто-песчаных грунтах. Активный ценозообразователь. Формирует чистые или смешанные сообщества с рдестами — пронзеннолистным, блестящим, разнолистным. Единично или в незначительной примеси входит в состав других ценозов. Представлен водной и наземной формами. Ареал евразийско-североамериканский. На озерах системы находится в экологическом и ценотическом оптимуме. Входит в гидрофильный флористический комплекс. Температно-субмеридиональный с широкой иррадиацией к югу индифферентный вид. *Persicaria hydropiper* (L.) Spach. Встречается на сырых песчано-илистых и илистых отмелях, иногда в неглубокой воде. Растет единично или небольшими изреженными пятнами. Ареал евразийский. Предположительно может быть отнесен к амфифильному комплексу. Поглощается другими комплексами. Температно-субмеридиональный, в общем эвриконтинентальный вид.

*Persicaria lapathifolia* (L.) S.F. Gray. Встречается на сырых и влажных участках литорали и на нарушенных местах. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент псаммомезогигрофильного комплекса. Температно-субмеридиональный в общем индифферентный вид. *Persicaria maculata* (Rafin.) A. et D. Love. Встречается на влажных и сырых берегах, на местах с нарушенной растительностью. Редкое растение на озерах системы. Ареал евразийско-североамериканский, дизъюнктивный. Предположительно может быть отнесен к псаммомезогигрофильному комплексу. Температно-субмеридиональный индифферентный вид.

*Bistorta major* S.F. Gray. Растет на приозерных заболоченных и торфянистых лугах и у уреза воды. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Облигатный компонент гидрофильной флоры. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент пратомезогигрофильного комплекса. Борео-температный эвриокеанический вид.

### **Caryophyllaceae Vent.**

Семейство с едва намечающейся гидрофилией. В составе гидрофильной флоры европейской России 3 рода и около 5-7 видов, Средней Европы 4 рода и 4 вида.

*Stellaria crassifolia* Ehrh. Встречен на западном заболоченном берегу озера Заулومского в поясе осочника. Редкое растение, хотя на прилегающей территории находится в экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Связан с гелофильным флористическим комплексом. Циркумбореальный эвриконтинентальный вид.

*Stellaria palustris* Retz. Часто встречается в приозерных осочниках. В травостой входит в небольшой примеси. На озерах системы находится в экологическом оптимуме. Ареал евразийский. Элемент гелофильного комплекса. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Sagina nodosa* (L.) Fenzl. Встречается на берегах Кубенского озера на сырых слегка заиленных песках. На прилегающей территории распространен чаще. Находится в экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Связан с гелофильным комплексом. Циркумбореальный эвриконтинентальный вид, далеко иррадиировавший в южные районы.

### **Nymphaeaceae Salisb.**

Полностью гидрофильное семейство, представленное во флоре европейской России 2 родами и 6 видами. Эти же роды с 9 видами распространены в Средней Европе.

*Nymphaea alba* L. Встречен в северо-западной заболачивающейся части Сиверского озера. Растет единично на илистых грунтах на глубине более 1.5 м в ценозах кувшинки чистобелой и кубышки желтой. Растения по габитусу не совсем тождественные типичной форме и приближаются к распространенной на озерах *N. candida*, хотя сходства меньше, чем с типичной *N. alba*. Можно предположить, что здесь распространена какая-то реликтовая нетипичная форма *N. alba*. Находится за пределами ценотического и экологического оптимума. Географический ареал европейский. Элемент гидрофильного флористического комплекса. Температно-субмеридиональный в общем эвриокеанический вид.

*Nymphaea candida* J. Presl. Встречается на большинстве озер системы в заливах и заводях, затишных участках литорали. Растет на глубинах 1.0-2.0 м на разных грунтах, чаще илистых и илисто-торфянистых. Выступает ценозообразователем, хотя занимаемые площади вследствие ограниченности экотопов незначительны, а из-за рекреационного фактора сокращаются. Формирует смешанные ценозы с телорезом и воднотравьем. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийский. Входит в гидрофильный комплекс. Борео-температный эвриокеанический вид.

*Nymphaea tetragona* Georgi. Встречен в устье реки Порозовицы, где растет в остаточных водоемах вместе с кувшинкой чистобелой и кубышкой желтой. Наши образцы не похожи на типичную *N. candida* из более северных районов европейской России, у которой цветы и листья меньших размеров. В то же время ее трудно принять и за экологическую форму *N. tetragona*. На озерах системы находится за пределами ценотического и экологического оптимума, которые охватыва-

ют северо-западные районы. Ареал европейско-сибирский. Элемент гидрофильного комплекса. Бореальный эвриконтинентальный вид.

*Nuphar lutea* (L.) Smith. Встречается на всех озерах и заливах, протоках, заводях, защищенных от ветра и волнения участках литорали. Приурочен к глубинам от 1 до 2 м преимущественно с илистым и илисто-торфянистым грунтам. Ценозообразователь. Формирует смешанные ценозы с кувшинкой чистобелой и другими водными растениями. На озерах системы находится на пределе ценотического и экологического оптимума. Ареал евразийский, усложненный плейстоценовыми иррадиациями. Компонент гидрофильного флористического комплекса. Борео-субмеридиональный, в общем индифферентный по отношению к фактору океаничности-континентальности вид.

*Nuphar pumila* (Timm) DC. Изредка встречается в тех же условиях, что и предыдущий вид. В состав сообществ кубышки желтой входит единично или в незначительной примеси. Очевидно в полосе южной тайги, в пределах которой расположены изученные озера, происходит замещение несколько более термофильного *N. lutea* на микротермный *N. pumila*. Ареал евразийский. Элемент гидрофильного флористического комплекса. Бореальный эвриконтинентальный вид.

*Nuphar intermedia* Ledeb. Изредка встречается вместе с предыдущим видом в ценозах кубышки желтой. Растет единично или в незначительной примеси. Этот вид не всегда признается и нередко принимается за промежуточную гибридную форму двух предыдущих видов. По-видимому он действительно гибридного происхождения, но он старый, гибридогенный, появившийся задолго до того, когда произошло наложение ареалов *N. lutea*, *N. pumila*. Эта первоначальная картина на озерах системы из-за нарушенности экотопов очевидно усложняется вторичной гибридизацией с рассмотренными выше видами р. *Nuphar*. Ареал предположительно евразийский. Ассимилирован гидрофильным комплексом. Борео-температный вид.

### **Ceratophyllaceae S.F. Gray**

Полностью гидрофильное семейство, представленное в европейской России единственным родом *Ceratophyllum* с 4 видами. Во флоре Средней Европы — 2 вида.

*Ceratophyllum demersum* L. Встречается на всех озерах системы. Образует заросли в тихих защищенных местах, заливах, протоках. Особенно обилен в водоемах, расположенных вне судового хода. Растет на глубинах до 1.4 - 1.5 м. Предпочитает экотопы с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. Ценозообразователь. Формирует чистые и смешанные ценозы. На озерах находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал почти космополитный. Обязательный компонент гидрофильных флор северного полушария. Элемент гидрофильного флористического комплекса. Мультизональный индифферентный вид.

### **Ranunculaceae Juss.**

Обширное семейство, где выражены все экологические линии развития, в их числе и гидрофильная. В составе гидрофильного компо-

нента флоры европейской России — 4 рода и около 20 видов, Средней Европы — 4 рода с 39 видами.

*Caltha palustris* L. Встречается на заболоченных берегах озер и притоках рек, на сплаvine. Довольно обычен на приозерных болотах, где приурочен к элементам локальной гидрологической микросети. Характерный компонент пояса осочников. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Иногда доминирует, образуя своеобразный красочный эфемеретум. На озерах системы находится в экологическом и ценотическом оптимуме. Факультативный компонент гидрофильных флор. Варьирующее растение. По Смитсу (Smith, 1967) представляет высокополиморфный вид, представленный серией экотипов. На озерах системы отмечена типичная форма *C. palustris* f. *typica* Rdl. Элемент амфифильного комплекса. По-видимому какие-то популяции ассимилируются гелофильным комплексом. Ареал циркумбореальный с обширными иррадиациями. Эвриконтинентальный вид.

*Ranunculus flammula* L. Встречается на заболоченных берегах озер, сплаvинах. В травостой входит единично. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Вариабельное растение. Кроме типичной формы встречаются экземпляры, приближающиеся к *R. flammula* f. *gracilis* G. F. W. Meyer. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гелофильного комплекса. Циркумбореальный с широкими иррадиациями эвриконтинентальный вид.

*Ranunculus lingua* L. Часто встречается на озерах. Растет на заболоченных берегах и сплаvинах, приозерных болотах и долгопоемных лугах. Характерный компонент пояса осочников. В травостой входит в небольшой примеси, однако на участках с проточной водой обильно развивается и аспектирует. Очевидно на водоемах системы находится на пределе ценотического и экологического оптимума, т.к. севернее активность снижается. Факультативный компонент гидрофильной флоры. Вариабельный по характеру опушения вид. Ареал евразийский, по-видимому сокращающийся. Предположительно элемент псаммомезогигрофильного комплекса. Поглощается другими комплексами. Борео-температный в общем эвриконтинентальный вид.

*Ranunculus repens* L. Встречается на сырых и влажных берегах, приозерных лугах и болотах, нередко на сплаvine. В травостой входит в примеси. Растение широкой экологии без четкой приуроченности к определенным ценозам. На озерах находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Вариабельный вид. Факультативный компонент большинства региональных гидрофильных флор. Ареал евразийский, по-видимому, сокращающийся. Элемент умеренного флористического комплекса. Борео-температный эвриконтинентальный вид.

*Ranunculus reptans* L. Широко распространен на всех озерах системы в полосе литорали и на мелководьях. Предпочитает глубины 30–40 см, где на песчаных и супесчаных грунтах формирует монодоминантные ценозы. Обильно разрастается на вышедших из-под воды грунтах. Встречается наземная форма *R. reptans* f. *terrestris* Gluck и водная — *R. reptans* f. *submersus* Gluck. Последняя не цветет. На изу-

ченной территории находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент псаммомезогигрофильного флористического комплекса. По-видимому поглощается гидрофильным комплексом. Борео-субмеридиональный эврикеанический вид.

*Ranunculus sceleratus* L. Растет на вышедших из-под воды участках литорали на влажных грунтах, заболоченных берегах, на местах с нарушенной растительностью. Изученная территория находится в ареале ценотического и экологического оптимума. Вариабельный вид. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент амфифильного комплекса. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. Встречается в тихих, защищенных от ветра и волнения местах на разных грунтах, чаще илистых и илисто-торфянистых на глубинах до 140-150 см. Растет в небольшой примеси в ценозах урути колосистой, роголистника погруженного, рдестов. Иногда образует небольшие скопления. Растет также на вышедших из-под воды участках литорали. Отмечен — *B. circinatum* f. *terrestris* Gren. et Godr. с укороченными стеблями и несколько широкими долями листьев. На водоемах системы находится в оптимуме ценотического и экологического ареала. Географический ареал евразийский. Элемент гидрофильного флористического комплекса. Температно-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Batrachium kaufmannii* (Clerc) V. Krecz. Редкий вид, встреченный в северо-восточной части Сиверского озера на песчано-каменистых грунтах с глубинами до 1.0 м. По-видимому находится несколько южнее границы ценотического оптимума. Ареал евразийский. Элемент гидрофильного флористического комплекса. Бореальный континентальный вид.

*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch. Часто встречается на озерах системы. Растет вместе с *B. circinatum*. Субдоминант. Иногда развивается в большой массе. Растение варьирует по степени опушения черешков и долей листьев. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гидрофильного комплекса. Мультизональный индифферентный вид.

*Thalictrum aquilegifolium* L. Встречен на заливных прикубеньских лугах около Усть-Кубеньского и в устье р. Порозовицы. По-видимому находится вблизи северной границы ценотического ареала. Общий ареал европейский. Предположительно может быть отнесен к неморальному флористическому комплексу, поглощенному у нас уремой. Температный эвриконтинентальный вид.

*Thalictrum flavum* L. Часто встречается на заболоченных берегах и приозерных торфянистых лугах. Компонент пояса осочников, где растет единично или в небольшой примеси. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийский. Элемент пратомезогигрофильного комплекса. Бореальный, в общем эвриконтинентальный вид.



*Thalictrum simplex* L. Встречается на приозерных лугах вместе с предыдущим видом. Растет единично или в небольшой примеси. Находится в ценотическом и экологическом оптимуме. По-видимому гибридирует с предыдущим видом. Ареал евразийский. Предположительно может быть отнесен к комплексу уремы, где связан со свитой лесопушечных видов. Бореальный эвриконтинентальный вид.

### **Brassicaceae Burnett**

Гидрофильная линия развития выражена слабо и едва намечается в отдельных родах. В гидрофильной флоре европейской России 5 родов и около 15 видов; Средней Европы 5 родов и около 20 видов.

*Rorippa amphibia* L. (Bess.). Встречается на мелководьях озер в защищенных участках преимущественно с глубинами 30-40 см на илистых грунтах. Ценозообразователь, однако занимаемые площади невелики. Растет также на сплаvine и в поясе осочников, где встречается единично или в незначительной примеси. Находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Вариабельный вид. Обязательный компонент почти всех региональных гидрофильных флор бореальной Евразии. Элемент амфифильного флористического комплекса. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Rorippa sylvestris* (L.) Bess. Растет на сырых заболоченных берегах озера Сиверского, где встречается не часто. Находится за пределами ценотического оптимума. Растение довольно широкой экологии. Ареал европейский. Элемент амфифильного флористического комплекса. Борео-субмеридиональный эвриокеанический вид.

*Subularia aquatica* L. Приводим по данным И.М. Распопова (1977), который указывает его для Кубенского озера. По экологии близок к *Eleocharis acicularis*, вместе с которым встречается на озерах Северо-Запада европейской России. Ареал евразийско-североамериканский, с локалитетами, и по-видимому вторичный, сильно расширенный. Предположительно может быть отнесен к амфифильному комплексу. Борео-температный индифферентный вид.

### **Parnassiaceae S.F. Gray**

Во флоре европейской России всего один вид, который для рассматриваемого экологического типа является факультативным. Для Средней Европы приводится 6 гидрофильных видов *Saxifraga* L., *Chrysosplenium* L.

*Parnassia palustris* L. Часто растет на приозерных болотах, замоховых травянистых лугах, на выходах грунтовых вод, обогащенных кальцием. Обильно разрастается на подсушенных приозерных торфяниках. Иногда выступает субдоминантом. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гелофильного флористического комплекса. Поглощается пратомезогигрофильным комплексом. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

### **Grossulariaceae DC.**

*Ribes nigrum* L. Встречается в зарослях приозерных ольшаников, вдоль ручьев и вообще малых водотоков. Находится в ценотическом

и экологическом оптимуме. Ареал евразийский. Элемент умеренного комплекса. Борео-температный эвриконтинентальный вид.

*Ribes pubescens* Hedl. Встречается в тех же условиях вместе с предыдущим видом, но несколько чаще. Иногда в полосе уремы формирует самостоятельный ярус. Условно факультативный гидрофит (в данном случае — гигрофит), находящийся в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал европейский. Связан с комплексом уремы. Борео-температный эврикеанический вид.

### **Rosaceae Juss.**

В сложении гидрофильной флоры европейской России насчитывается 3 рода и 5-6 видов; флоры Средней Европы 2 вида (включая роды *Comarum* L., *Potentilla* L.). *Comarum palustre* L. Широко распространенный на водоемах вид. Растет на сплаvine, в поясе осочников, на приозерных болотах, мочажинах. В травостой входит в примеси, иногда выступает субдоминантом. Находится в ценотическом оптимуме. Обязательный компонент большинства региональных гидрофильных флор бореальной Евразии. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гелофильного флористического комплекса. Циркумбореальный с иррадиацией в южные области эвриконтинентальный вид.

*Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch. Изредка встречается на приозерных заболоченных лугах, в прибрежных зарослях кустарников, ольшаниках. Ареал европейский. Связан с комплексом уремы. Борео-температный эврикеанический вид с плейстоценовыми иррадиациями в субсредиземноморские области.

*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. Встречается чаще предыдущего. Растет на приозерных сырых и заболоченных лугах. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Иногда выступает субдоминантом. На озерах системы находится несколько за пределами ценотического оптимума. Ареал евразийский. Связан с пратомезогигрофильным комплексом. Температно-субмеридиональный эврикеанический вид.

*Geum rivale* L. Растет в зарослях приозерных ольшаников, у выходов ключей, по днищам неглубоких балок. В травостой входит в примеси. На озерах системы находится в ценотическом оптимуме. Факультативный компонент региональных гидрофильных флор. Ареал евразийский. Связан с флористическим комплексом уремы. Борео-температный эврикеанический вид.

*Padus avium* Mill. (*P. racemosa* Gilib.). Встречается в зарослях приозерных ольшаников и ивняков, по берегам рек и ручьев, впадающих в озера. Растет куртинами или образует заросли. Ареал евразийский. Входит в комплекс уремы. Бореальный с плейстоценовыми иррадиациями эвриконтинентальный вид.

*Potentilla erecta* (L.) Rausch. Обычное в районе исследований растение. Встречается на приозерных торфянистых и замоховелых лугах, по окраинам болот. По-видимому на озерах системы находится на северном пределе ценотического ареала. Ареал европейский. Факультативный компонент гидрофильной флоры. Элемент умеренного комплекса. Борео-субмеридиональный эврикеанический вид.

### **Fabaceae Lindl.**

В рассматриваемой гидрофильной флоре представлен всего одним факультативным видом, Средней Европы — 4 родами и 5 видами.

*Lathyrus palustris* L. Часто встречается на заболоченных берегах, приозерных торфянистых лугах. Компонент пояса осочников. В травостой входит в незначительной примеси. На лугах высокого уровня экологически замещается *L. pratensis*. На озерах системы находится на западном пределе ценотического ареала. Географический ареал евразийско-североамериканский. Входит в пратомезогигрофильный комплекс. Мультизональный эвриконтинентальный вид.

### **Callitrichaceae Link**

Полностью гидрофильное семейство, представители которого являются обязательными компонентами региональных водных и прибрежно-водных флор. В европейской России насчитывается до 5 видов, относящихся к единственному роду *Callitriche* L.; Средней Европы — 12 видами. Всего во флоре Европы насчитывается 13 видов.

*Callitriche hermaphrodita* L. (*C. autumnalis* L.). Встречается на литорали озер на глубинах до 0.5 м на песчаных и супесчаных грунтах. Образует микрогруппировки, иногда растет вместе с рдестом гребенчатым. Выносит волнобой. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гидрофильного флористического комплекса. Мультизональный эвриокеанический вид.

*Callitriche palustris* L. (*C. verna* L.). Встречается на всех водоемах. Водная форма растет на глубинах до 40-50 см на всех грунтах; наземная - на вышедших из-под воды участках литорали и постоянно влажных и сырых грунтах — лесных дорогах, обочинах, канавах, мелких лужах. Образует небольшие заросли. На озерах системы находится в экологическом оптимуме. Ареал почти космополитный, вторичный. Связан с гидрофильным комплексом. Мультизональный индифферентный вид.

### **Elatinaceae J. St.- Hil.**

Полностью гидрофильное семейство, представленное во флоре Европы единственным родом *Elatine* L., если не считать адвентивный тропический *Bergia* L. Во флоре европейской России 5 видов; Средней Европы — 10.

*Elatine hydropiper* L. Редкий на озерах вид. Растет в неглубокой воде и на постоянно влажных илистых и песчаных грунтах. Общий ареал евразийский. Входит в гидрофильный флористический комплекс. Температно-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

### **Lythraceae J. St.- Hil.**

В гидрофильной флоре европейской России 2 рода и 9 видов; Средней Европы — 3 рода с 20 видами.

*Lythrum salicaria* L. Встречается на заболоченных берегах, заливных приозерных лугах. Компонент пояса осочников. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Находится на северо-восточном пределе ценотического ареала. Географический ареал —

евразийско-североамериканский, по-видимому вторичный, расширенный. Входит в амфифильный комплекс, поглощается пратомезогигрофильным. Мультизональный индифферентный вид.

### **Onagraceae Juss.**

В гидрофильной флоре европейской России 1 род с 6 видами; Средней Европы — 2 рода с 10 видами.

*Epilobium palustre* L. Встречается на приозерных лугах и болотах, у уреза воды, на сплавинах. Компонент пояса осочников. В травостой входит единично или в незначительной примеси. На исследованной территории находится в ценотическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский, по-видимому расширенный. Связан с гелофильным комплексом. Борео-температный, индифферентный к фактору океаничности-континентальности вид.

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

Полностью гидрофильное семейство, представленное в европейской флоре р. *Myriophyllum* L. В европейской России 4 вида; Средней Европы — 6.

*Myriophyllum spicatum* L. Широко распространен на озерах системы. Массового развития достигает в затишных участках и на водоемах, находящихся вне судового хода. Растет на глубинах от 0.4-0.5 до 1.5 м и при высокой прозрачности. Избирает разные почвы, преимущественно илистые. Ценозообразователь. Формирует чистые или смешанные ценозы с погруженными или плавающими растениями. По-видимому находится на пределе ценотического и экологического оптимума. Обязательный компонент гидрофильных флор теплоумеренных областей Евразии. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Элемент гидрофильного флористического комплекса. Индифферентный по отношению к фактору океаничности-континентальности вид. *Myriophyllum sibiricum* Kom. Растет вместе с предыдущим видом, морфологически отличаясь от последнего почти вдвое меньшим числом сегментов листа и некоторыми другими особенностями. Ареал циркумбореальный. Индифферентный вид. Связан с гидрофильным флористическим комплексом.

### **Apiaceae Lindl.**

Во флоре европейской России 5 родов и 6-7 видов, связанных с прибрежно-водными и околотовными экотопами; флоры Средней Европы — 11 родов и 26 видов. Более значительное разнообразие последних достигается за счет гидрофильных представителей родов *Cicuta* L., *Oenanthe* L., *Peucedanum* L., *Sium* L.

*Cicuta virosa* L. Часто встречается на заболоченных берегах в полосе уреза воды, на сплаvine. В травостой входит единично, редко в небольшой примеси. На изученной территории по-видимому находится за пределами ценотического и экологического оптимума. Обязательный компонент большинства гидрофильных флор умеренных областей. Ареал евразийский. Связан с амфифильным комплексом. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Oenanthe aquatica* (L.) Poir. Редкое растение, встреченное на мелководье Токшинского залива на Кубенском озере. Это местонахождение находится вблизи северо-восточной границы массового распространения. Обязательный компонент многих гидрофильных региональных флор. Ареал евразийский. Входит в амфифильный комплекс. Мультизональный эвриконтинентальный вид.

*Peucedanum palustre* (L.) Moench. Часто встречается на заболоченных берегах, приозерных болотах, сплаvine. Обычный компонент пояса осочников. В травостой входит единично или в незначительной примеси. На озерах системы находится на пределе ценоотического оптимума. Предположительно может быть отнесен к гелофильному комплексу. Ареал европейский. Бореальный с плейстоценовыми иррадиациями эвриконтинентальный вид.

*Sium latifolium* L. Широко распространен на зарастающих мелководьях озер, в поясе осочников, заболоченных берегах, сплаvine. Иногда выступает содоминантом, создавая аспект. Предпочитает илистые и илисто-торфянистые грунты. Находится в ценоотическом оптимуме. Ареал евразийский. Связан с амфифильным комплексом, на изученной территории поглощается пратомезогигрофильным. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

### **Primulaceae Vent.**

В гидрофильной флоре европейской России 5 родов с 9-10 видами; флоры Средней Европы 4 рода и 11 видов. В большинстве они факультативные по отношению к рассматриваемому типологическому компоненту флоры.

*Lysimachia nummularia* L. Растет на приозерных заливных лугах, в разреженных зарослях кустарников, у уреза воды. В травостой входит в небольшой примеси. Вид широкой экологии. Иногда встречаются временно погруженные формы. Находится вблизи северо-восточной границы ценоотического оптимума. Ареал евразийско-североамериканский, очевидно вторичный, расширенный. Элемент пратомезогигрофильного комплекса. Отдельные популяции поглощаются гидрофильным комплексом. Борео-температный эвриконтинентальный вид.

*Lysimachia vulgaris* L. Обычное растение в полосе уреза воды, на приозерных болотах и торфяниках. Иногда растет в неглубоких водах. Типичный компонент пояса осочников. В травостой входит единично, реже в небольшой примеси. Варьирует по степени опушения и числа листьев в мутовках. На изученных озерах находится в ценоотическом оптимуме. Ареал евразийский. Связан с комплексом гигрофильного высотравья. Борео-субмеридиональный индифферентный вид.

*Naumburgia thysiflora* (L.) Rchb. Встречается на заболоченных берегах озер, в мочежинах, на приозерных лугах и болотах. Постоянный компонент сплавины и пояса осочников. В травостой входит единично, реже в незначительной примеси. Находится на пределе ценоотического оптимума. Почти обязательный компонент большинства региональных гидрофильных флор бореальной Евразии. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент амфифильного флористического

комплекса. Поглощается гелофильным. Температно-субмеридиональный эврикеанический вид.

### **Menyanthaceae Dum.**

В составе гидрофильной флоры европейской России и Средней Европы насчитывает 2 рода с 2 видами.

*Menyanthes trifoliata* L. Часто встречается на приозерных евтрофных и мезотрофных болотах, где приурочен к обводненным мочажинам. Характерный компонент сплавины. В травостой входит в небольшой примеси. Иногда выступает субдоминантом. Находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский, расширенный плейстоценовыми иррадиациями. Входит в гелофильный комплекс. Циркумбореальный эвриконтинентальный вид.

### **Boraginaceae Juss.**

В структуре гидрофильного компонента европейской флоры отмечены только немногие виды рода *Myosotis* L., представляющие факультативные включения. *Myosotis caespitosa* Schultz. Растет на заболоченных берегах, приозерных болотах и торфянистых лугах. Иногда встречается в неглубокой воде. В травостое отмечается в небольшой примеси. Характерное растение пояса приозерных осочников. В районе исследований находится в ценотическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гелофильного флористического комплекса, поглощается пратомезогигрофильным. Циркумбореальный эвриконтинентальный вид.

*Myosotis scorpioides* L. Встречается на болотистых берегах, приозерных болотах и долгопоемных лугах, на сплаvine. В травостое отмечается в примеси. Компонент пояса осочников. Находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гелофильного комплекса, где связан с экогенетической группой олигомезотрофных видов. Борео-температный эврикеанический вид.

### **Lamiaceae Lindl.**

Семейство, где гидрофилия едва намечается. В составе рассматриваемого экологического типа европейской России 4 рода и до 10 видов; Средней Европы — 6 родов и 8 видов. Для гидрофильного компонента флоры они являются факультативными.

*Scutellaria galericulata* L. Довольно обычное растение на заболоченных берегах озер, у уреза воды, на сплаvine, длительно поемных лугах. В травостой входит в небольшой примеси. На изученной территории находится в ценотическом оптимуме. Ареал евразийский. Элемент комплекса уремы. Температно-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Stachys palustris* L. Часто встречается у уреза воды, на евтрофных болотах, иногда на сплаvine, в приозерных кустарниках. В травостое отмечается единично или в небольшой примеси. Кроме типичных образцов встречаются сильно опушенные растения. На озерах системы находится в ценотическом оптимуме. Ареал евразийский. Элемент

пратомезогигрофильного комплекса. Очевидно поглощается уренным. Бореальный эвриконтинентальный вид.

*Lycopus eugoraeus* L. Растет на сплаvine и заболоченных берегах озер Покровского и Зауломского. В травостой входит единично. Находится за пределами ценотического оптимума. Ареал евразийско-североамериканский, по-видимому, расширенный. Входит в пратомезогигрофильный комплекс. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Mentha arvensis* L. Обычное растение заболоченных берегов, длительно поемных осоковых лугов. Иногда сорничает. Слабо активный вид. В травостое отмечается единичными экземплярами. Находится за пределами ценотического оптимума. Ареал евразийский. Элемент умеренного комплекса, поглощается пратомезогигрофильным. Бореотемператный эвриконтинентальный вид.

### **Solanaceae Juss.**

Семейство с едва намечающейся гидрофилией. Единственный приводимый нами вид является факультативным компонентом и исследователями учитывается не всегда.

*Solanum dulcamara* L. Обычное на озерах растение, характерное для уреза в прибрежных разнотравных кустарниковых и лесных ценозах. В травостой входит единично или в незначительной примеси. Находится на пределе ареала ценотического оптимума. Географический ареал европейско-древнесредиземноморский. Элемент комплекса уремы. Температно-субмеридиональный эвриокеанический вид.

### **Scrophulariaceae Juss.**

В основном мезоксерофильное семейство. Гигрофильная линия развития намечается в немногих родах. В европейской России — 6 родов с 10-12 видами, Средней Европы — 7 родов, с 21 видом. Большинство их для рассматриваемого экологического типа являются факультативными.

*Veronica anagallis - aquatica* L. Встречается на сырых песчаных отмелях озера Благовещенского. Редкое в районе растение. Находится за пределами ценотического оптимума. Ареал евразийский. Элемент амфифильного комплекса. Температно-субмеридиональный эвриокеанический вид.

*Veronica beccabunga* L. Изредка встречается на сырых и илистых отмелях озера Покровского. По-видимому находится за пределами ценотического ареала. Географический ареал евразийско-североамериканский. Входит в амфифильный комплекс. Температно-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Veronica longifolia* L. Часто встречается на заболоченных берегах, заливных приозерных лугах, зарослях кустарников. Компонент пояса осочников. В травостой входит в примеси, иногда содоминирует. На исследуемой территории находит ценотический и экологический оптимум. Ареал евразийский. Элемент пратомезогигрофильного комплекса. Поглощается умеренным. Борео-температный эвриконтинентальный вид.

*Veronica scutellata* L. Встречен на Покровском озере на илистом грунте. Редкое в районе растение. Ареал евразийский. Элемент гелофильного комплекса. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Pedicularis palustris* L. Отмечен на приозерных травянистых лугах и болотах, заболоченных берегах. В травостой входит единично или в незначительной примеси. Находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гелофильного комплекса. Поглощается пратомезогигрофильным. Борео-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

*Scrophularia nodosa* L. Редкое растение, отмеченное на озере Вазеринском в прибрежных зарослях ольхи серой. Находится за пределами ценотического оптимума. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент неморального комплекса поглощающийся у нас умерным. Температно-субмеридиональный эвриконтинентальный вид.

### **Lentibulariaceae C. Rich.**

Специфическое, в общем гигро-гидрофильное семейство, представленное в европейской России 4 видами р. *Utricularia* L. Средней Европы — 8 видами. Все они являются обязательными компонентами класса экотопов заболоченных и заболачивающихся вод.

*Utricularia intermedia* L. Встречается на приозерных сильно обводненных болотах, мочежинах, где иногда обильно разрастается. В районе исследований находится в ценотическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Элемент гелофильного комплекса. Поглощается гелофильным. Мультизональный индифферентный к фактору океаничности-континентальности вид.

*Utricularia vulgaris* L. Встречается в заболачивающихся водах в глубине заливов, иногда в мочежинах на болотах. На озерах системы находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал европейско-североамериканский. Входит в гидрофильный флористический комплекс. Мультизональный индифферентный вид.

### **Rubiaceae Juss.**

Преимущественно мезо-ксерофильное семейство. Гигрофилия выражена у некоторых представителей рода *Galium* L. В европейской России 3 вида; Средней Европы — 4. Все они являются факультативными компонентами.

*Galium palustre* L. Часто встречается на приозерных болотах, долгопоемных лугах, заболачивающихся берегах, на сплаvine, в прибрежных сероольшаниках. В травостой входит в небольшой примеси. Находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийско-североамериканский. Связан с комплексом уремы и по-видимому поглощается гелофильным комплексом. Циркумбореальный эвриконтинентальный вид.

*Galium gurechtii* Pobed. Найдено на сплаvine на озере Сиверском. По-видимому встречается чаще. Находится в ценотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийский. Элемент гелофильного флористического комплекса. Бореальный эвриконтинентальный вид.



*Galium uliginosum* L. Встречается на приозерных глубокозалежных торфяниках, иногда у уреза воды. В травостой входит в примеси. На озерах системы находится в ценотическом оптимуме. Связан с гелофильным флористическим комплексом. Ареал евразийский. Бореальный эвриконтинентальный вид.

### **Dipsacaceae Juss.**

В основном мезо-ксерофильное семейство. Приводимый нами вид почти не учитывается, т.к. представляет факультативный компонент.

*Succisa pratensis* Moench. Встречается на сырых откосах берегов озер Покровского и Вазеринского. Редкое растение, находящееся вблизи северной границы географического ареала. Общий ареал — евразийский. Входит в пратомезогигрофильный комплекс и очевидно поглощается умерным. Борео-температный эвриокеанический вид.

### **Asteraceae Dum.**

Мезоксерофильное семейство. Гигрофилия выражена в отдельных родах. В европейской России — 4 рода и около 10 видов; Средней Европы — 6 родов с 15 видами.

*Inula britannica* L. Самое обычное растение на приозерных лугах, в полосе уреза воды, на сырых берегах. Встречается в небольшой примеси. Сильно варьирует по форме и размерам листовых пластинок, опушению. По-видимому находится на пределе ценотического ареала. Общее распространение — Евразия. Входит в пратомезогигрофильный комплекс. Борео-субмеридиональный индифферентный по отношению к фактору океаничности-континентальности вид.

*Bidens cernua* L. Изредка встречается на сырых отмелях, в лужах, вдоль ручьев. Находится за пределами ценотического оптимума. Облигатный компонент гидрофильной флоры. Ареал евразийско-североамериканский, расширенный новейшими миграциями. Элемент амфифильного комплекса. Циркумбореальный эвриконтинентальный вид.

*Bidens radiata* Thuill. Изредка встречается на сырых отмелях озер Сиверского и Покровского. Редкое растение, находящееся за пределами экологического оптимума. Ареал евразийский, по-видимому расширенный в атлантический период. Входит в амфифильный комплекс. Температно-субмеридиональный евразийский эвриконтинентальный вид.

*Bidens tripartita* L. Часто встречается на отмелях и в мелких остаточных водоемах, лужах, канавах. Среднеактивный вид, иногда образующий небольшие по площади заросли. По-видимому находится вблизи или на пределе северной границы ценотического оптимума. Облигатный компонент большинства региональных гидрофильных флор умеренных областей Голарктики. Общий ареал почти космополитный, явно вторичный. Входит в амфифильный комплекс. Индифферентный вид.

*Ptar mica cartilaginea* (Ledeb.) Ledeb. Растет в полосе уреза, на приозерных болотистых и торфянистых лугах. В травостой входит в небольшой примеси. Иногда выступает содоминантом. Факультативный

компонент гидрофильных флор. На озерах системы находится в ценоотическом и экологическом оптимуме. Ареал евразийский. Входит в амфифильный комплекс. Борео-температный эвриконтинентальный вид. *Ptarmica vulgaris* L. Встречается в тех же условиях, что и предыдущий вид, но реже. Факультативный компонент гидрофильных флор. На озерах системы находится в экологическом оптимуме. Ареал европейский. По-видимому связан с пратомезогигрофильным комплексом. Эвриконтинентальный вид.

*Tussilago farfara* L. Встречается на сырых глинистых берегах и откосах, галечниках и песчаных отмелях. Пионер зарастания обнаженных субстратов. Находится в ареале ценоотического оптимума. Факультативный компонент гидрофильных региональных флор. Ареал евразийский. Связан с псаммомезогигрофильным комплексом. Борео-температный эвриконтинентальный вид.

*Senecio tataricus* Less. Встречается на приозерных долгопоемных болотистых и торфянистых лугах по р. Порозовице, в истоках Кубены и на прикубенских долгопоемных лугах. В период цветения создает яркий красочный аспект. Субдоминант. Находится на северо-восточном пределе ценоотического ареала. Ареал европейский. Входит в амфифильный комплекс. Поглощается пратомезогигрофильным. Борео-температный эвриокеанический вид.

*Cirsium oleraceum* (L.) Scop. Встречается на сырых береговых склонах озер, в прибрежных тенистых лесах. Гибридизирует с близкими видами. По-видимому находится на пределе ценоотического оптимума. Ареал евразийский. Входит в комплекс уремы. Бореальный, с широким распространением в южные области эвриконтинентальный вид.

*Sagittaria paludosa* (L.) Moench. Растет на евтрофных приозерных болотах, в зарослях кустарников, у уреза. Малоактивный вид. Ареал европейский (паневропейский). Предположительно может быть отнесен к комплексу уремы. Борео-температный индифферентный к фактору океаничности-континентальности вид.

## Глава 4. Эколого-ценотическая дифференциация растительности озер

Раздел написан совместно с А. И. Кузьмичевым.

### *Продромус растительности озер*

K. Lemnetaea R. Tx. 1955

П. Lemnetalia R. Tx. 1955

C. Lemnion R. Tx. 1955

Acc. Lemnetum trisulcae Soo 1927

Acc. Lemno-Spirodeletum polyrhizae Koch 1954

П. Hydrocharitetalia Rubel 1933

C. Hydrocharition Rubel 1933

Acc. Stratiotetum aloides Pass. 1964

Acc. Ceratophylletum demersi (Soo 1928) Eggler 1933

K. Potametea Klika in Klika et Novak 1941

П. Potametalia W. Koch 1926

C. Potamion lucentis (W. Koch 1926) Pass. 1965

Acc. Potametum perfoliati Koch 1926 em. Pass. 1965

Acc. Elodeetum canadensis Eggler 1933

Acc. Myriophylletum spicati Soo 1927

Acc. Potametum lucentis Hueck 1931

Acc. Potametum pectinati Carstensen 1955

Acc. Potametum graminei W. Koch 1926

C. Nymphaeion Oberd. 1957

Acc. Nymphaetum candidae Miljan 1958

Acc. Nupharetum lutei Beljavetchene 1990

Acc. Polygonetum amphibii Soo 1927

K. Phragmitetea R. Tx. et Preising 1942

П. Phragmitetalia Koch 1926

C. Phragmition Koch 1926

Acc. Phragmitetum australis Koch 1926

Acc. Scirpetum lacustris Schmale 1939

Acc. Glycerietum maximae Hueck 1931

Acc. Scolochloetum festucaceae Mirkin et al. 1985

Acc. Butometum umbellati (Konczak 1968) Philippi 1973

Acc. Sparganietum erecti Roll 1938

Acc. Typhetum angustifoliae Pignatti 1953

П. Oenanthetalia aquaticae Hejny in Kopecky et Hejny 1965

C. Oenanthetalia aquaticae Hejny 1948 emend. Neuhausl. 1959

Acc. Eleocharitetum palustris Ubriszy 1948

П. Magnocaricetalia Pignatti 1953

C. Magnocaricion Koch 1926

Acc. Equisetetum fluviatilis Steffen 1931

Acc. Caricetum acutae Tx. 1937

K. Littorelletea uniflora Br.- Bl. et Tx. 1943

П. Littorelletalia uniflora Koch 1926

С. Eleocharition acicularis Pietch 1966 em. Dierss. 1975

Асс. Eleocharitetum acicularis Koch 1926

### *Характеристика синтаксонов*

#### **Класс Lemnetea R. Tx. 1955**

Класс включает сообщества свободноплавающих в толще или на поверхности воды растений с обширными, часто почти космополитными ареалами. Диагностические виды: *Lemna minor*, *L. triculca*, *Spirodela polyrhiza*.

Порядок      *Lemnetales* R. Tx. 1955

Союз          *Lemnion* R. Tx. 1955

*Ассоциация Lemnetum trisulcae* Soo 1927. Сообщества развиваются в неглубоких, богатых органикой заливах с илистыми или илисто-торфянистыми грунтами. Общее проективное покрытие (ОПП) колеблется в пределах 90-100%, участие характерного вида составляет 70-90 %. Из других видов чаще встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza*.

*Ассоциация Lemno-Spirodeletum polyrhizae* Koch 1954. Сообщества развиваются в условиях, близким к предыдущей ассоциации и представлены небольшими пятнами или полосами. ОПП достигает 60-90%, участие характерных видов *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza* - 40-70%. Из других видов часто встречается *Sagittaria sagittifolia*.

Порядок      *Hydrocharitales* Rubel, 1933

Союз          *Hydrocharition* Rubel, 1933

*Ассоциация Stratiotetum aloides* Pass. 1964. Сообщества отмечены на озерах Покровском, Вазеринском и Кубенском ( в районе мыса Шелин), где приурочены к небольшим заливам с замедленным течением. Преобладающие грунты - илы и заиленные торфа. Занимаемые площади незначительные. ОПП составляет 95-100%, участие характерного вида *Stratiotes aloides* - 35-40%. Из других видов отмечены *Myriophyllum spicatum*, *M. sibiricum*, *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*.

*Ассоциация Ceratophylletum demersi* (Soo 1928) Eggler 1933. Сообщества встречаются на всех озерах системы. Наибольшего развития достигают на Долгом и Вазеринском. На остальных водоемах они приурочены к северо-западным защищенным от ветра и волнения участкам, где интенсивно выражены процессы сплавинообразования. Грунты илистые и торфянистые. ОПП достигает 90-100%, участие характерного вида *Ceratophyllum demersum* - ориентировочно 80-90%. Из других видов отмечены *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*.

#### **Класс Potameta Klika in Klika et Novak 1941**

Объединяет сообщества прикрепленных к грунту погруженных или плавающих на поверхности воды растений. В сообществах часто

представлен блок видов класса Lemnetae. Диагностические виды: *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *M. sibiricum*, *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*.

Порядок *Potametalia* Koch 1926

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

*Ассоциация Potametum perfoliati* Koch 1926 em. Pass. 1964. Сообщества широко распространены на озерах системы и нередко образуют пояс подводной растительности, занимающей значительные площади литорали. Грунты разные, преобладают илистые и супесчаные. ОПП составляет - 25-100%, участие характерного вида *Potamogeton perfoliatus* - 20-100%. Часто встречаются *Hydrocharis morsuranae*, *Lemna trisulca*, *Sagittaria sagittifolia*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*.

*Ассоциация Elodeetum canadensis* Eggler 1933. Сообщества встречаются на всех озерах, преимущественно в заливах и других защищенных от ветра и волнения местах. Больших площадей не занимают. Глубины колеблются в пределах 0.8-1.7 м. Грунты илистые и илисто-торфянистые. ОПП во всех случаях достигает 100%, участие характерного вида - *Elodea canadensis* неравномерное - от 40-50% до 90%. Из других видов отмечены *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*.

*Ассоциация Myriophylletum spicati* Soo 1927. Сообщества часто встречаются на озерах системы и наибольшего развития достигают на Долгом, Вазеринском и Кишемском. На остальных они приурочены к северо-западным заболачивающимся участкам. Преобладающие глубины от 0.5 до 1.5 м. Грунты чаще представлены илами и переотложенными торфами. Сообщества имеют вид подводных лугов с ОПП до 100%. Участие характерного вида - *Myriophyllum spicatum* составляет ориентировочно до 80%. Отмечены также *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna trisulca*, *Batrachium circinatum*.

*Ассоциация Potametum lucentis* Hueck 1931. Сообщества распространены на всех водоемах, однако массового развития достигают на Кубенском озере, где они приурочены к участкам акватории с глубинами 3-4 м с песчаными и илистыми грунтами. На остальных водоемах они встречаются на глубинах 0.8-1.0 м, экологически замещая сообщества *Potametum perfoliati*. ОПП достигает 40-45%, участие характерного вида *Potamogeton lucens* составляет 30-35%. Отмечены также *Elodea canadensis*, *Potamogeton perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*.

*Ассоциация Potametum pectinati* Carstensen 1955. Сообщества часто встречаются в полосе прибоя на песчаных и песчано-илистых грунтах и глубинах до 40-50 см. Реже они отмечаются на илистых грунтах в заливах и бухтах на глубинах до 1.0-1.2 м. Больших площадей не занимают. ОПП достигает от 40 до 70%, участие характерного вида - *Potamogeton pectinatus* составляет от 30 до 60%. Из других видов отмечены *Eleocharis acicularis*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton perfoliatus*.

*Ассоциация Potamogetum graminei* W. Koch 1926. Сообщества встречаются на всех озерах и чаще приурочены к участкам с замед-

ленным течением и глубинами 0.9-1.2 м. Преобладающие грунты песчаные с разной степенью заиленности. Наибольшие площади отмечены в устье Кубены - 175 га (Распопов, 1977). ОПП составляет 60-70%, участие характерного вида - *Potamogeton gramineus* 40-60%. Остальные виды встречаются спорадически.

Союз *Nymphaeion* Oberd. 1957

*Ассоциация Nymphaetum candidae* Miljan 1958. Сообщества встречаются на большинстве озер, преимущественно в северо-западных заболачивающихся участках, дельтах рек. Преобладающие глубины составляют 1.2-1.4 м. Грунты - илы и переотложенные заиленные торфа. Занимаемые площади незначительные. ОПП достигает 90-100%, участие характерного вида - *Nymphaea candida* 40-60%. Из других видов отмечены *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *M. sibiricum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nymphaea tetragona*.

*Ассоциация Nupharetum lutei* Beljavetchene 1990. Сообщества встречаются чаще предыдущей ассоциации и занимают более значительные площади. Приурочены к закрытым северо-западным заболачивающимся участкам озер с несколько более бедными илистыми и илисто-песчаными грунтами и глубинами 120-150 см. ОПП колеблется в широких пределах - от 50 до 100%, участие характерного вида - *Nuphar luteum* составляет 35-80 %. Сообщества многовидовые. Часто отмечаются *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Potamogeton perfoliatus*, *Hydrocharis morsus-ranae*.

*Ассоциация Polygonetum amphibii* Soo 1927. Сообщества горца земноводного принимают значительное участие в структуре класса *Potamogeton* на водоемах системы. Они развиваются в затишных участках литорали, в устьях и истоках рек и имеют вид больших куртин, реже прибрежных полос. Глубины составляют от 0.5-0.6 м до 2.0 м. Преобладающие грунты - чистые или заиленные пески, реже илы. ОПП составляет 50-80%, участие характерного вида - 25-75%. Из других растений отмечены *Equisetum fluvatile*, *Phragmites australis*, *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Ranunculus reptans*.

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

Объединяет сообщества прибрежноводных крупнотравных растений с преобладанием гелофитов. Диагностические виды: *Phragmites australis*, *Equisetum fluvatile*, *Scolochloa festucacea*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris* и другие.

Порядок *Phragmitetalia* Koch 1926

Союз *Phragmition* Koch 1926

*Ассоциация Phragmitetum communis* Koch 1926. Сообщества распространены на большинстве изученных озер, где часто образуют прерывисто-поясовый тип зарастания. Оптимальные глубины составляют 70-80 см, максимальные - 150 см. Грунты разные - от сравнительно бедных и каменисто-песчаных до илисто-песчаных и илистых. ОПП колеблется от 30-35% до 85-95%, участие характерного вида - *Phragmites australis* 75-85%. Высота травостоя достигает 3.0 м и не-

сколько более. Из других видов отмечены *Glyceria maxima*, *Scolochloa festucacea*, *Typha angustifolia*, *Persicaria amphibia*.

*Ассоциация Scirpetum lacustris Schmale 1939.* Сообщества распространены на озерах системы и занимают большие площади. Глубины составляют 70-130 см. Грунты разные. Преобладают плотные илы и заиленные пески. ОПП составляет 45-75%. Высота растений в период бутонизации - 250-280 см. Сообщества одно или мало видовые с примесью *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Eleocharis palustris*, *Lemna trisulca*, *L. minor*.

*Ассоциация Glyceretum maximae Hueck 1931.* Сообщества распространены на большинстве озер, образуя пятна или прерывистые полосы. Преобладающие глубины 30-50 см, грунты - преимущественно илистые и илисто-торфянистые. ОПП составляет 60-80%, участие характерного вида - *Glyceria maxima* 20-40%. Высота травостоя достигает 140-150 см. Примесь других видов незначительная.

*Ассоциация Scolochloetum festucaceae Mirkin et al. 1985.* Сообщества в основном распространены на озерах Шекснинского водораздела - Сиверском, Долгом, Покровском, Зауломском. Они образуют заросли ленточного, иногда куртинного типа. Преобладающие грунты - песчаные, илисто-песчаные, чаще - илистые. Глубины составляют 70-80 см. Высота травостоя - 160-180 см. ОПП достигает 40-90%, участие характерного вида 25-55%. Из других видов отмечены *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*.

*Ассоциация Butometum umbellati (Konczak 1968) Philipi 1973.* Сообщества распространены на всех озерах, чаще в дельтах и устьях рек, характеризующихся наличием пионерных экотопов, где активно происходит седиментация. Преобладающие глубины составляют 40-50 см. Грунты - пески с разной степенью заиленности. ОПП составляет 65-80%, участие характерного вида 40-60%. Высота травостоя составляет 100-120 см. Сообщества мало видовые.

*Ассоциация Sparganietum erecti Roll 1938.* Сообщества распространены на немногих озерах и занимают ничтожные площади. Глубины составляют 0.8-0.9 м. Преобладающие грунты - илистые и торфянистые. Высота травостоя - 1.2-1.4 м. ОПП составляет 70-75%, участие характерного вида - до 60%. Из других видов отмечены *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*, *Glyceria maxima*.

*Ассоциация Typhetum angustifoliae Pignatti 1953.* Сообщества встречаются преимущественно на водоемах Шекснинского водораздела. Самые значительные площади сосредоточены на Кишемском озере. Развиваются в прибрежьях чаще на илистых и торфянистых грунтах на глубинах до 60-70 см. Высота травостоя достигает 2.5-2.6 м. ОПП - до 95-100%, участие характерного вида - до 70-80%. Отмечены также *Equisetum fluviatile*, *Sparganium erectum*, *Typha latifolia*, *Phragmites australis*.

Порядок *Oenanthetalia aquatica* Hejny in Kopecky et Hejny 1965

Союз *Oenanthion aquaticae* Hejny 1948 em. Neuhausl. 1959

*Ассоциация Eleocharitetum palustris Ubrizsy 1948.* Сообщества часто встречаются в полосе литорали озер, однако нигде больших

площадей не занимают. Глубины составляют 30-50 см, грунты - преимущественно песчаные с разной степенью заиления. ОПП составляет 40-50%, участие характерного вида - 25-30%. Из других видов отмечены *Eleocharis acicularis*, *Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Equisetum fluviatile*, *Ranunculus reptans*, *Agrostis stolonifera*.

Порядок *Magnocaricetalia Pignatti 1953*

Союз *Magnocaricion Koch 1926*

*Ассоциация Equisetum fluviatilis Steffen 1931*. Сообщества распространены на всех озерах, преимущественно в устьях рек, на приозерных болотах. Типичные грунты - илы и торфы. Высота травостоя редко превышает 100-120 см, ОПП составляет 30-80%, участие характерного вида - 25-50%. Из других растений отмечены *Glyceria maxima*, *Scolochloa festuacea*, *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*.

*Ассоциация Caricetum acutae Tx. 1937*. Сообщества характерны для заболоченных берегов озер и местами занимают значительные площади, особенно на Кубенском озере (Ильинский, 1916, 1922; Шенников, 1914, 1916). Высота травостоя составляет 90-120 см. Во время разливов глубина стояния вод достигает 20-30 см. Грунты чаще торфянистые. ОПП составляет 70-90%, участие характерного вида - 40-80%. Постоянными компонентами выступают *Equisetum fluviatile*, *Agrostis stolonifera*, *Eleocharis palustris*, *Carex aquatilis*, *Caltha palustris*, *Ranunculus lingua*, *Senecio tatarica*.

#### **Класс Littorelletea uniflora Br.-Bl. et Tx. 1943**

Класс включает преимущественно олиготрофные донные сообщества периодически высыхающих водоемов.

Порядок *Littorelletalia uniflora Koch 1926*

Союз *Eleocharition acicularis Pietch 1966 em. Dierss. 1975*

*Ассоциация Eleocharitetum acicularis Koch 1926*. Сообщества небольшими пятнами встречаются на многих озерах, однако занимаемые площади ничтожные. Высота травостоя не превышает 5-7 см. Грунты преимущественно песчаные. Растет в неглубоких до 5-10 см местах и на обсыхающих грунтах. ОПП составляет от 40-45%, до 70-90%, участие характерного вида - 30-40%. Постоянными компонентами выступают *Ranunculus reptans*, *Agrostis stolonifera*, *Elatine hydropiper*.

В заключение приводим в табличном виде структуру классов гидрофильной растительности изученных водоемов (табл. 3).

Таблица 3

**Структура классов гидрофильной растительности озер  
Северо-Двинской водной системы**

Класс	Количество		
	порядков	союзов	ассоциаций
Lemnetea	2	2	4
Potametea	1	2	9
Phragmitetea	3	3	10
Littorelletea	1	1	1



*Ценотические особенности озер. Озеро Сиверское.* Степень зарастаемости составляет до 10-15 %. Водная растительность наиболее развита в северо-западной части с илистыми и торфянисто-илистыми грунтами и изобилующей заливами и протоками и по сравнению с другими участками озера отличается разнообразием. В составе воздушно-водной растительности преобладают сообщества рогоза узколистного, камыша озерного, хвоща приречного, тростника. Значительные площади заняты сплавной, переходящей затем в тростниковое и тростниково-осоковое болото с одиночными кустами ивы пепельной. Водная поверхность затянута ряской маленькой, водокрасом. Встречаются пятна кубышки желтой. Одиночными экземплярами растет кувшинка белоснежная. В воде обильны заросли урути колосовидной, рдеста пронзеннолистного, элодеи канадской, ряски трехдольной, которые образуют комплекс чередующихся фитоценозов. Степень зарастаемости этой части озера достигает 40-50 %. Западный берег озера от д. Лукинки до д. Бозино высокий и подвержен абразии. Узкая песчаная полоса литорали заросла незначительно. На более широких местах развиты разреженные сообщества тростника. В воде на глубине 40-50 см развиты сообщества рдеста гребенчатого, которые в отдельных местах с увеличением глубины замещаются ценозами горца земноводного и рдеста пронзеннолистного. Южнее д. Бозино на каменисто-песчаных и песчано-гравийных грунтах встречаются заросли болотника болотного с харовыми водорослями. На восточном берегу озера в городской черте Кириллова имеется большой залив, где расположены пассажирская и грузовая пристань. Растительный покров здесь нарушен и отличается пестротой сложения. Пятна рогоза узколистного с вкраплениями по окраине рогоза широколистного чередуются с пятнами камыша озерного и тростника. Ближе к берегу распространены заросли тростянки овсяницевой и манника большого, которые затем сменяются осоково-вахтово-гипновыми группировками прилегающего к заливу низинного болота. Погруженная растительность из-за невысокой прозрачности развита слабо. Прибойный берег у Кирилловского монастыря почти лишен растительности. Далее в сторону Кузьминского канала в заливообразных расширениях распространены сообщества тростника. Высота его над водой — до 3 м. В сторону озера они сменяются сообществами рдеста пронзеннолистного. Обширные, часто разреженные заросли тростника барьерного типа имеются в южной части акватории озера, вблизи судового хода, где они приурочены к мелководьям. Литораль в северо-западной части озера занята пятнами, образованными горцем земноводным, рдестом блестящим, кубышкой желтой, камышом озерным и некоторыми другими видами.

*Озеро Долгое.* Степень зарастаемости составляет до 40-50 %. Озеро окружено нешироким прерывистым поясом воздушно-водной растительности, где основной фон создают сообщества тростника и камыша озерного. Столь же характерны, но реже встречаются сообщества рогоза узколистного, тростянки овсяницевой, манника боль-

шого. В северо-западной части озера, где интенсивно выражено сплавинообразование, преобладают сообщества тростника. Воздушно-водная растительность с увеличением глубины сменяется сообществами погруженных растений — рдеста пронзеннолистного, рдеста разнолистного, урути колосистой, роголистника погруженного, элодеи канадской, ряски трехдольной, образующими плотные густые заросли почти на половине площади акватории озера. Развитию их благоприятствуют сравнительно небольшие размеры озера и усиленное евтрофирование вод за счет бытовых стоков г. Кириллова. Растительность с плавающими на поверхности воды листьями представлена сообществами кубышки желтой, нередко разреженными и занимающими ограниченные площади, что связано с хозяйственной деятельностью.

**Озеро Покровское.** Степень зарастаемости не превышает 10-15 %. Песчаная литораль, частично вышедшая из-под воды, вдоль западного берега к югу от Кузьминского канала занята сообществами хвоща приречного и временными группировками лютика стелющегося. На глубине 40-50 см развиты сообщества рдеста гребенчатого и ситняка игольчатого. Коренной берег занят низинным осоково-разнотравным болотом. Далее в небольшом заливообразном расширении против церкви распространен комплекс группировок тростника, манника большого, камыша озерного, кубышки желтой, телореза, которые в той или иной мере нарушены. Восточный берег озера заболочен, подвержен сплавинообразованию. Береговая линия изрезана, имеются плавающие острова, покрытые древесно-кустарниковой растительностью из ольхи клейкой, ольхи серой, березы пушистой, ивы пепельной, ивы пятитычинковой. В растительном покрове здесь преобладают сообщества погруженных в воду растений и с плавающими на поверхности воды листьями, в основном кубышки желтой. Значительные площади заняты воздушно-водной растительностью, переходящей в мезотрофное болото. Северный берег заболочен. Хорошо выраженная переходная полоса осочника с доминированием в травостое осоки острой сменяется сообществами тростника и рогоза узколистного. С увеличением глубины они переходят в сообщества рдеста пронзеннолистного.

**Озеро Зауломское.** Водная растительность, преимущественно воздушно-водная, здесь занимает 35-40 % площади акватории. Северный берег почти на всем протяжении занят сообществами тростника, которые местами замещаются сообществами камыша озерного. Наибольшие вкрапления образуют сообщества рогоза узколистного. Все они создают пояс шириной до нескольких десятков метров. С повышением уровня этот пояс сменяется широкой полосой заливаемого осочника, переходящим далее в заболоченные и торфянистые луга. Из видов осок здесь преобладают острая, пузырчатая, черная. Пятнами или небольшими куртинками встречается осока ложносытевидная. В сторону открытой водной поверхности пятнами и отдельными куртинками растет рдест пронзеннолистный. Аналогично распределение растительности и вдоль южного берега с тем отличием, что повыша-

ется роль сообществ камыша озерного. Кроме того, на отдельных участках побережья воздушно-водная растительность не развита. Особенностью озера является наличие низких обычно заливаемых островов, почти сплошь занятыми сообществами тростника и камыша озерного. По площади преобладают первые. На выходящих из-под воды участках литорали обильно разрастаются ситняг игольчатый и лютик стелющийся. Погруженная растительность в озере развита слабо.

**Озеро Пигасово.** Из-за сравнительно малых размеров и перемешивания водной толщи судами и моторными лодками степень зарастаемости составляет 5-10 %. Растительный покров нарушен и носит мозаичный характер. Он представлен пятнами неустойчивых группировок стрелолиста, рдеста пронзеннолистного, тростника и некоторых других видов. В немногих защищенных местах выражена поясность. Сообщества тростника и рогоза узколистного сменяются сообществами кубышки желтой и далее рдеста пронзеннолистного. Из-за резкого спада глубин пояса растительности неширокие и физиономически слабо выраженные.

**Озеро Кишемское.** Водная растительность покрывает до 10-15 % площади. Основной фон создают сообщества рогоза узколистного, которые с небольшими перерывами тянутся почти вдоль всей береговой линии. Вдоль северо-восточного берега развиты сообщества тростника. Погруженная растительность вследствие невысокой прозрачности, что обусловлено илистыми грунтами, незначительными глубинами и постоянным движением судов, развита узкой полосой в прибрежной зоне. Здесь же встречаются фрагменты сообществ с плавающими на поверхности листьями — кубышки желтой, водокраса. Само озеро находится среди обширной заболоченной низменности, занятой мезотрофными березово-сосново-сфагново - кустарничковыми болотами. Пояс осочника, переходящий от воздушно-водной к болотной растительности, почти не выражен. Сплавина, образованная рогозом узколистным, со стороны озера разрушается волнами.

**Озеро Благовещенское.** Степень зарастаемости водоема не превышает 5-7 %. Озеро речного типа. Гидрофильная растительность приурочена к отдельным участкам. В юго-западной части литораль с плотными илами занята разреженными сообществами камыша озерного и тростника. Далее в сторону села Благовещенье водная растительность в основном представлена сообществами рдеста пронзеннолистного с небольшой примесью роголистника погруженного, элодеи канадской. На северном правом берегу в заливообразном расширении распространены группировки тростника с примесью камыша озерного, тростянки овсяницевой. Комплекс разнообразных по экологии и фитоценологии группировок, нередко сильно нарушенных, приурочен к восточной окраине озера. Непосредственно у самого села на мелководьях с заметным течением развиваются сообщества рдеста гребенчатого. Значительные площади заняты тростником. В ямах и канавах и на обнаженных грунтах часто распространен рогоз широко-

листный, однако развитых сообществ он никогда не образует. Непосредственно у выхода из озера группами встречаются камыш озерный, горец земноводный и другие растения.

**Озеро Кубенское.** Детальная характеристика распределения растительности этого озера дана И.М. Распоповым (1977). Поэтому мы остановимся на некоторых моментах. Водная растительность здесь занимает 30 %. Само озеро относится к типу литоральных. Ограничивающий фактор представляет волновое действие, который наименее выражен в северо-западной и центральной части против дельты Кубены, где и сосредоточены небольшие площади водной растительности. Несколько более половины их (70 кв. км) занято разреженными сообществами рдеста блестящего, меньшая часть (50 кв. км) — всеми остальными, из которых преобладают сообщества рдеста прозеннолистного, горца земноводного, тростника. Наибольшее разнообразие растительности наблюдается в дельте Кубены. Это же характерно и для устьевых участков остальных притоков.

*Сукцессии растительности. Ботанические типы озер.* Зарастанию озер посвящена довольно большая литература (Сукачев, 1926; Флеров, 1914; Федченко, Флеров, 1913; Федченко, 1925; Богдановская-Гиенэф, 1950, 1969; Боруцкий, 1949; Доброхотова, 1940; Лепилова, 1934; Катанская, 1971; Раменский, 1915, 1938; Рычин, Сергеева, 1939; Распопов, 1977; Абрамова, 1966; и другие). В.Н. Сукачев (1926), стоявший у истоков отечественной фитоценологии и болотоведения, в зависимости от экологических условий различал процессы зарастания и нарастания озер. Оба они прямо или косвенно связаны с заторфовыванием водоемов. Зарастание озер представляет широко распространенное явление. Основным фактором выступает постепенное нарастание глубин от уреза воды в сторону открытой водной поверхности. В соответствии с глубинами прибрежно-водная и водная растительность физиономически разделяется на несколько поясов. Схемы распределения растительности в водоемах в зависимости от глубины неоднократно приводились в литературе. Наиболее известна схема зарастания В.Н. Сукачева (1926), вошедшая во многие руководства. Необходимо заметить, что зарастание в том виде, как оно характеризуется в литературе, не следует принимать как непрерывно происходящий динамический процесс. На определенной стадии развития водоемов, по крайней мере внепойменных, оно несколько замедляется, что можно говорить об условном динамическом равновесии. Следует также указать, что классическая схема зарастания В. Н. Сукачева не может рассматриваться в качестве универсальной. Этот автор подошел к данному явлению как болотовед, чтобы подчеркнуть особенности заторфовывания водоемов. В этом смысле его схема не охватывает всего разнообразия растительного покрова озер. Поэтому в новейшем отечественном руководстве по гидробиологии В. М. Катанской (1981) ведущими факторами в распределении растительности и сукцессий признаются особенности литорали и морфологии водоемов, прозрачность и цвет воды, минеральный и био-

генный состав вод, характер донных отложений и другие. В этом смысле зарастание водоемов может служить интегрированным показателем действия указанных факторов.

На влажных песчаных и супесчаных отмелях преимущественное развитие имеют неассоциированные группировки *Juncus compressus*, *J. articulatus*, *J. bufonius*, *Ranunculus reptans*, *Eleocharis acicularis*. Единично или пятнами растут *Bidens tripartita*, *Alisma plantago-aquatica*, *Agrostis stolonifera*. Экогенетически перечисленные и другие виды связаны с гигрофильным вариантом псаммомезогигрофильного флористического комплекса. При снижении уровня озер в этом поясе частично оказываются и сообщества воздушно-водных растений, в основном тростника и манника большого.

На заболоченных берегах озер в составе растительности этого пояса преобладают болотные виды — *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. nigra*, *C. pseudocyperus*, *C. vesicaria*, *C. inflata*, *Eleocharis palustris*, *Sium latifolium*, *Lythrum salicaria*, *Caltha palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Stachys palustris*, *Galium palustre*, *Ranunculus lingua* и другие. Фон растительности обычно создают осоки. В сложении растительности этого пояса на заболоченных участках нередко значительное участие принимает тростник, однако фитоценотический оптимум его на озерах системы приходится на более обводненные экотопы. Сплавину, о которой речь впереди, также можно отнести к этому поясу растительности.

Следующий второй пояс приурочен к участкам литорали до глубины 0.5-0.7 м. На южных и юго-восточных берегах в составе растительности здесь довольно обычны сообщества сусака зонтичного, стрелолиста, жерушника земноводного, ежеголовника прямого, хвоща приречного. На песчаных и супесчаных прибойных участках литорали обильно развивается рдест гребенчатый, образуя характерные полосы. На границе между этой и следующей зоной распространения располагаются сообщества тростянки овсяницевоy, горца земноводного.

Третий пояс приурочен к глубинам от 0.5-0.7 м до 1.3-1.5 м. Физиономически преобладают сообщества типичных воздушно-водных растений — тростника, камыша озерного, рогоза узколистного, реже — ежеголовника всплывающего. Этот пояс на озерах системы выражен довольно четко. наибольшая ландшафтообразующая роль его выступает на озере Зауломском.

Четвертый пояс представлен сообществами плавающих и погруженных растений. Экологически он частично накладывается на предыдущей и начинается с глубины 1.2-1.4 м. Преобладают сообщества нимфейных из кувшинки чистобелой и кубышки желтой, рдеста пронзеннолистного, ряски трехраздельной, урути колосовидной, телореза. Этот пояс доходит до глубины 2.0-2.3 м. Он хорошо выражен в северо-западных участках озер.

Пятый пояс образует сообщества глубоко погруженных растений. На озерах системы начинается с глубины 2.3-2.5 м. Наиболее четко выражен на озере Кубенском, где почти полностью образован сообществами рдеста блестящего.

По преобладанию тех или иных сообществ в сложении растительного покрова озер целесообразно последние делить на соответствующие типы. Подобные попытки были предприняты Г. К. Корсаковым и А. А. Смиренским (1956), а также С. Бернатович (1957) для водоемов Польши. Однако эти работы приследовали чисто практические цели и непосредственно были связаны с задачами рыбоводства и охотничье-промыслового хозяйства. Флористические подходы при классификации озер были использованы финскими исследователями (Yaagama, 1961; Rintanen, 1982). Однако типология озер, особенно евтрофных, по флористическим критериям сопряжена с трудностями, так как далеко не на всех водоемах преимущественное развитие получают один или немногие виды. Вследствие наложения экологических ареалов растений доминантами выступают довольно значительное количество видов. В водоемах Северной Европы, где из-за слабой трофии водоемов и сужения экологических ареалов гидрофитов подобная типология оправдана. Так, Rintanen выделяет следующие типы озер: Equisetum; Equisetum-Phragmites; Lobelia; Potamogeton-filiformis-Chara; Potamogeton; и другие.

Возможность типизации озер Северо-Двинской системы по флористическим критериям объясняется их незначительной трофией. Нами выделены следующие типы:

1. Potamogeton lucens тип — Кубенское озеро
2. Phragmites - Typha тип — озера Сиверское, Зауломское, Покровское
3. Phragmites - Scirpus lacustris тип — Благовещенское озеро
4. Typha тип - Кишемское озеро
5. Myriophyllum - Lemna тип — озера Долгое, Вазеринское.

**Сплавинообразование.** Озера Северо-Двинской системы находятся на территории, где интенсивно выражены процессы болотообразования. Частным случаем болотного процесса может быть сплавинообразование. Последнее рассматривается как фактор зарастания озер и входит в круг вопросов гидроботаники.

Сплавинообразование широко распространено на озерах севера европейской части России. Суть его состоит в прогрессирующем заболачивании озер путем надвигания на открытую водную поверхность разрастающегося с берега ковра растений, который из-за своей плаучести получил название сплавины. Продуцентом жизнедеятельности растений — сплавинообразователей и затем поселяющейся на ней типичной болотной растительности выступает торф. Со временем торфяные отложения заполняют всю озерную чашу и водоем переходит в болото. Подобным образом происходило заболачивание последних озер европейской части России, начавшееся в голоцене.

Классическая схема надвигания сплавины на озеро была дана В. Н. Сукачевым (1926). По этому автору окраина сплавины со стороны коренного берега в направлении к середине озера постепенно утончается. Эта самая молодая нарастающая часть представляет

зыбкий ковер из переплетенных корневищ пионеров — сплавинообразователей — *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Comarum palustre* и ряда гипергигрофильных видов осок — *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. vesicaria*, *C. pseudocyperus*.

Длительное время эта схема заболачивания принималась в качестве основной для естественных водоемов. Однако по исследованиям И. Д. Богдановской-Гиензф (1945), описанный способ заболачивания путем сплавинообразования происходит лишь на немногих водоемах и при редко сочетающихся условиях — необходимой степени минерализации воды, глубины, не допускающей укоренения растений, ограниченных размеров водной площади, отсутствии сильного донного газоотделения и волнения, постоянного уровня. По этому автору наибольшее распространение имеют так называемые надъиловые сплавины, которые ошибочно принимаются за надводные вследствие жидкого состояния верхних слоев подстилающего сапропеля. Подобная сплавина лишь в редких случаях утончается с края. Чаще она имеет круто обрывающуюся окраину до 2.75 м толщины. Большой своей частью сплавина погружена в жидкий сапропель. Эти особенности указывают на прекращение её краевого роста. Надъиловые сплавины образуются путем зарастания несколько уплотненных озерных отложений вследствие опускания уровня озер. Это связывается с суббореальным периодом, который характеризовался сухим и теплым климатом. В это время началось интенсивное зарастание озер и заторфовывание их. В последующий субатлантический период с более влажным климатом уровень озер повысился и произошло всплывание надъиловых торфяников. Мы специально подробно остановились на этом вопросе, так-как именно в данном контексте и следует рассматривать происхождение сплавин на озерах системы.

Сплавины на исследованных водоемах приурочены преимущественно к северным и северо-западным участкам, отличающихся изрезанностью береговой линии и наличием протоков и заливообразных расширений. Эта особенность характерна для большинства водоемов северо-запада европейской части, на что еще давно обратил внимание И. Клинге (Klinge, 1890). Объясняется это преобладанием ветров северного и северо-западного направления в теплый период. Подобная особенность заболачивания озер в зависимости от направления господствующих ветров получила название «закона Клинге». По Н. П. Антипову (1957) для района Вологды в летний период преобладают ветры западного направления. Отметим также, что сплавинообразование происходит на водоемах с относительно постоянным уровнем. Оно, например, не выражено на Кубенском озере, где литораль с сентября по апрель обнажается на значительных площадях. На водоемах системы окраина сплавины со стороны открытой водной поверхности достигает толщины до 2.0-2.5 м. Над поверхностью воды она возвышается на 20-30 см. Внизу сплавина четко отделена от жидкого ила, который уходит на глубину более 1 м. Подробный характер имеет сплавина на озерах шекснинского водораздела — Сиверском,

Покровском и других. От «классической», в понимании В. Н. Сукачева, она отличается резкой границей с открытой водной поверхностью. По-видимому горизонтальное нарастание сплавины на отдельных участках акватории озер прекратилось или замедлилось, чему в немалой степени способствовала антропогенная деятельность, особенно движение моторных лодок, что усиливает водную эрозию и размывание окраины торфяников.

Основу растительного покрова старых сплавин со сформировавшимся горизонтом торфа составляют тростниковые, осоковые или тростниково-осоково-разнотравные сообщества, переходящие в приозерные болота. Растительный покров окраины сплавины со стороны открытой водной поверхности неустановившийся. В его составе преобладают болотные осоки и разнотравье — *Carex pseudocyperus*, *C. inflata*, *C. nigra*, *C. acuta*, *Iris pseudacorus*, *Lysimachia vulgaris*, *Lycopus europaeus*, *Caltha palustris*, *Naumburgia thyrsoiflora*. Непосредственно по окраине обильно разрастаются типичные сплавинообразователи — *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Calla palustris*.

Несмотря на разрушающие антропогенные факторы, сплавинообразование на озерах имеет четко выраженную направленность. Нарастание их происходит за счет развития рогозовых, манниковых и тростниковых группировок, образующих зыбкий плавающий ковер, нередко погруженный в воду. Евтрофирование водоемов системы приводит к ускорению процессов сплавинообразования, что в литературе отмечалось для озер других районов (Смагин, 1984).



## Глава 5. Анализ растительного покрова озер Северо-Двинской водной системы

*Сравнительная оценка систематического разнообразия флоры.* Под систематической структурой подразумевается распределение растений по таксономическим категориям на уровне вида и выше. Таксономический спектр изученной гидрофильной флоры приведен на табл. 4. Непосредственно в водоемах и в полосе разлива их вод нами отмечено 163 вида, относящихся к 46 семействам и 85 родам.

Таблица 4

**Таксономическая структура гидрофильной флоры озер  
Северо-Двинской водной системы**

Семейства	Число родов	Число видов
Equisetaceae	1	3
Polypodiaceae	4	4
Liliopsida		
Typhaceae	1	3
Sparganiaceae	1	2
Potamogetonaceae	1	9
Zannichelliaceae	1	1
Juncaginaceae	1	1
Alismataceae	2	4
Butomaceae	1	1
Hydrocharitaceae	3	3
Poaceae	9	14
Cyperaceae	3	14
Araceae	1	1
Lemnaceae	2	3
Juncaceae	1	3
Iridaceae	1	1
Magnoliopsida		
Salicaceae	1	3
Betulaceae	2	4
Cannabaceae	1	1
Urticaceae	1	1
Polygonaceae	2	10
Caryophyllaceae	2	3
Nymphaeaceae	2	6
Ceratophyllaceae	1	1
Ranunculaceae	4	12
Brassicaceae	2	3
Parnassiaceae	1	1
Grossulariaceae	2	2

Семейства	Число родов	Число видов
Rosaceae	5	6
Fabaceae	1	1
Callitrichaceae	1	2
Elatinaceae	1	1
Lythraceae	1	1
Onagraceae	1	1
Haloragaceae	1	2
Apiaceae	4	4
Primulaceae	2	3
Menyanthaceae	1	1
Boraginaceae	1	2
Lamiaceae	4	4
Solanaceae	1	1
Scrophulariaceae	3	6
Lentibulariaceae	1	2
Rubiaceae	1	3
Dipsacaceae	1	1
Asteraceae	4	7

Как мы отмечали ранее, гидрофильный компонент любой региональной флоры представляет сборную группу, состоящую из нескольких типологических комплексов. Без учета этого обстоятельства предпринимаемый многими авторами анализ флоры во многом носит формальный характер. Тем не менее, избегая повторений, акцентируем внимание на некоторых моментах, часто ускользающих от внимания исследователей.

Из общего числа 163 видов, споровых — 7, что составляет немногим более 4%. Это в 2-3 раза превышает участие этой систематической группы в структуре мировой флоры в целом. Но если принять во внимание, что на изученных озерах только один вид является облигатным гидрофитом, то все становится на свои места. Отметим, что при аналогичном подходе участие споровых в гидрофильных флорах бореальной Евразии также составляет до нескольких процентов. Несколько неожиданно, хотя на это и обращалось внимание, соотношение Liliopsida и Magnoliopsida, участие которых соответственно составляет 38 и 62 %, или 1:1.6. Можно бы этому не придавать большого значения, объяснив региональными особенностями. Однако данное обстоятельство, имеющее характер закономерности, свойственно всем гидрофильным флорам. Высокое участие однодольных в структуре последней представляет ее специфическую черту. Как отмечает А. И. Кузьмичев (1992), подобное характерно и для болотной растительности. Феномен этого явления еще ждет своего объяснения. На наш взгляд здесь могли бы иметь место следующие причины:

1. По-видимому систематический состав гидрофильной флоры фиксирует одну из ранних стадий геологической истории покрытосемянных.

Можно предположить, что подобное или близкое соотношение однодольных и двудольных было и для других экологических вариантов флоры в меловой период. Некоторые гидрофильные в систематическом отношении группы занимают промежуточное положение между однодольными и двудольными, в частности Нимфейные. Предполагается (Тахтаджян, 1954, 1966), что они представляют филогенетическую ветвь, давшую впоследствии класс двудольных.

2. Однодольные экогенетически очевидно являются менее специализированной группой в сравнении с двудольными, что и обеспечило им впоследствии освоение самого широкого набора экотопов, включая и гидрофильные. Что касается двудольных, то водная среда не является для них изначальной зоной жизни. Адаптация к ней обусловлена «давлением жизни», причем в «чистом виде».

Разумеется высказанные соображения — самая общая схема которая, как и любая абстракция, мало приложимая к конкретным наблюдаемым явлениям и приобретающая смысл и звучание при интерпретации более широкого фактологического материала.

Известная флористам и ботанико-географам неравномерность распределения видов по семействам при анализе гидрофильного компонента флоры получает крайнее выражение. Семейств заключающих один род — 30, или 65 %, один род и один вид — 16, или 33 %. С увеличением родового и видового богатства количество семейств уменьшается. Семейств с двумя родами — 9, тремя — 2, четырьмя — 3, пятью — 1. Правда эти показатели не следует переоценивать. В самом деле, совершенно несопоставимы гидро-гигрофильные *Rosaceae*, представленные у нас 9 родами и 14 видами и *Potamogetonaceae* с одним родом и 9 видами. Пожалуй, единственное, что представляет интерес в приводимой нами статистике — близкий к логарифмическому характер распределения семейств по числу родов и видов флоры земного шара. Что касается более детальной количественной оценки таксономической структуры, что предпринимается многими исследователями, то на наш взгляд подобные выкладки мало информативны и носят по большей части формальный характер. У разных авторов они оказываются очень близкими из-за сходства основного состава гидрофильной флоры, повторяя одни и те же выводы. Имеющие место различия объясняются разными подходами авторов к объему гидрофильной флоры. Более интересным является анализ систематической структуры дифференцированно по отношению к типологическим комплексам, но сначала рассмотрим степень репрезентативности флоры изученных озер.

*Репрезентативность флоры озер.* Согласно схемы ботанико-географического районирования, разработанной авторами «Флоры европейской части СССР» (1971), изученные озера относятся к Двинско-Печорскому флористическому району. В последний полностью вхо-

дят Вологодская область, республика Коми, Архангельская область южнее Полярного круга. Сравнительный анализ гидрофильного компонента флоры данного флористического района и изученных нами водоемов показал совпадение по большинству таксонов. Для объективного суждения о репрезентативности рассмотренной нами флоры остановимся на элементах, отсутствующих на озерах. Из Sparganiaceae не отмечен *Sparganium angustifolium* Michx. Этот вид, горноравнинный по происхождению и хорологическим связям, приурочен к бедным олиготрофным водоемам. Подобная стадия развития на озерах системы пройдена и в некоторых случаях несомненно была ускорена их эксплуатацией, когда водоемы оказались на более высоком трофическом уровне. Вполне можно допустить распространение данного вида до постройки системы.

Из рдестовых обращает внимание отсутствие *Potamogeton pectens* L., просмотреть который невозможно. Это еще раз подтверждает вывод о спорадичности распространения гидрофитов в контурах ареалов. Он встречается на расположенном несколько западнее Шексинском водохранилище, но здесь его популяции аллохтонные. Другой вид, также широкой экологии, *P. alpinus* Balb. Отсутствует на наших водоемах по тем же причинам, что и предыдущий. Следующий *P. praelongus* Wulff стенотопный, связанный с чистыми холодными водами. Возможно допустить его существование до постройки системы. Наконец, виды *P. obtusifolius* Mert. et Koch, *P. crispus* L. отличаются широким экологическим диапазоном. Отсутствие на озерах можно объяснить особенностями размещения внутри ареала, прежде всего спорадичностью. Из Роасеae можно указать на отсутствие *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Glyceria plicata* Fries, не относящихся впрочем к облигатным гидрофильным компонентам и распространенные спорадически. Из Сурегасеae обращает внимание отсутствие некоторых видов рода *Eleocharis*. Прежде всего это *E. quinqueflora* (Hartm.) Schwarz — в общем факультативный гидрофит, но иногда растущий в неглубокой воде или по топким заболачивающимся берегам. Вид редкий. Еще более редок сходный по экологии *E. soloniensis* (Dubois) Hara. Несколько чаще по-видимому распространение в ареале *E. mamillata* Lindb., отсутствие которого скорее объясняется тем, что изученные водоемы находятся севернее границы ценофитического оптимума этого вида. Из Ranunculaceae не встречен *Ranunculus gmelinii* DC., но это больше гипоарктический по географическим связям вид, далеко проникающий на юг. Наши озера и прилегающая к ним территория расположены вне основных миграционных путей. Из Haloragaceae обращает внимание отсутствие *Myriophyllum verticillatum* L., довольно редкий на севере европейской России. Вполне можно допустить его распространение в прошлом на обследованных озерах в спокойных, защищенных от ветра и волнения экотопах, которые впоследствии из-за антропогенного фактора оказались нарушенными.

Таким образом, отсутствие указанных видов на водоемах системы объясняется особенностями их распространения внутри контуров

ареалов, либо антропогенным прессом, обусловившим выпадение отдельных элементов флоры, к счастью не принявших на изученных озерах прогрессирующий характер. Мы не исключаем, что какие-то виды могли оказаться просмотренными. Во всяком случае, дальнейшее пополнение возможно лишь за счет раритетов, но это область долговременных флористических наблюдений, что не входило в цели и задачи нашей работы. В целом изученная флора отражает особенности гидрофильного компонента флоры Двинско-Печорского флористического района. В связи с обсуждаемым вопросом, необходимо обратить внимание на следующее. Выводы о таксономической структуре какой-либо региональной флоры исследователь обычно делает на основании выявленных их видов, которые собственно и дают исходную информацию. В то же время смысл имеет и акцент на отсутствующих таксонах, высвечивающих другую сторону изучаемого явления.

**Типологическая структура флоры озер.** В развитие теоретических представлений о разнокачественности гидрофильной флоры, приведенных нами ранее, рассмотрим типологическую структуру флоры озер. Нами выделены следующие типологические комплексы (табл. 5).

Таблица 5

**Типологическая структура гидрофильной флоры озер Северо-Двинской водной системы**

Типологические комплексы	Число видов	%	Соотношение однодольных и двудольных
Гидрофитон Hydrophyton (Hvd.)	32	19	1:1
Гигрофитон Hygrophyton (Hvg.)	26	14	2:1
Палюдофитон Paludophyton (Pal.)	33	20	1:2
Псаммомезогигрофитон Psammomesohygrophyton (Psh.)	19	12	1:3
Пратомезогигрофитон Pratomesohygrophyton (Prmh.)	22	16	1:2.5
Дримофитон Drymophyton (Dr.)	31	19	1:8

Первые из двух комплексов — полные. Остальные четыре представлены гидрофильными фракциями соответствующих типологических вариантов флоры.

**Гидрофитон** Систематическая структура: Potamogetonaceae — Potamogeton lucens, P. gramineus, P. perfoliatus, P. compressus, P. trichoides, P. friesii, P. pusillus, P. filiformis, P. pectinatus; Zannichelliaceae — Zannichellia palustris; Hydrocharitaceae — Hydrocharis morsus-

ranae, *Elodea canadensis*, *Stratiotes aloides*; *Lemnaceae* — *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrriza*; *Polygonaceae* — *Persicaria amphibia*; *Nymphaeaceae* — *Nymphaea alba*, *N. candida*, *N. tetragona*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *N. intermedia*; *Ceratophyllaceae* — *Ceratophyllum demersum*; *Ranunculaceae* — *Batrachium kaufmannii*, *B. circinatum*, *B. trichophyllum*; *Elatinaceae* — *Elatine hydropiper*; *Haloragaceae* — *Myriophyllum spicatum*, *M. sibiricum*; *Lentibulariaceae* — *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia*. Гидрофитон включает 32 вида, относящихся к 11 семействам. По систематическому составу он является характерным для локальных флор севера лесной зоны европейской России. Соотношение однодольных к двудольным — поровну 1:1.

**Гигрофитон** Систематическая структура: *Equisetaceae* — *Equisetum fluviatile*; *Typhaceae* — *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *T. kuzmichovii*; *Sparganiaceae* — *Sparganium emersum*, *S. erectum*; *Alismataceae* — *Alisma plantago-aquatica*, *A. juzepczukii*, *A. lanceolata*, *Sagittaria sagittifolia*; *Butomaceae* — *Butomus umbellatus*; *Poaceae* — *Phragmites australis*, *Scolochloa festuacea*, *Glyceria maxima*; *Cyperaceae* — *Scirpus lacustris*, *Eleocharis palustris*, *Carex aquatilis*; *Ranunculaceae* — *Caltha palustris*; *Brassicaceae* — *Rorippa amphibia*, *R. sylvestris*; *Apiaceae* — *Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*; *Primulaceae* — *Naumburgia thyrsiflora*; *Asteraceae* — *Bidens cernua*, *B. radiata*, *B. tripartita*. К гигрофитону нами отнесено 26 видов из 12 семейств. Как и предыдущий, своеобразен, особенно представителями *Typhaceae*, *Poaceae*, *Alismataceae* и вообще преобладанием однодольных — 16 видов, двудольных — 9, т.е. соотношение примерно 2:1.

**Пальюдофитон** Систематическая структура: *Equisetaceae* — *Equisetum palustre*; *Polypodiaceae* — *Thelypteris palustris*; *Poaceae* — *Alopecurus aequalis*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Glyceria fluitans*; *Cyperaceae* — *Scirpus radicans*, *Carex acuta*, *C. diandra*, *C. nigra*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *C. pseudocyperus*; *Caryophyllaceae* — *Stellaria crassifolia*, *S. palustris*, *Sagina nodosa*; *Ranunculaceae* — *Ranunculus flammula*; *Rosaceae* — *Comarum palustre*; *Onagraceae* — *Epilobium palustre*; *Apiaceae* — *Peucedanum palustre*; *Primulaceae* — *Lysimachia vulgaris*; *Menyanthaceae* — *Menyanthes trifoliata*; *Boraginaceae* — *Myosotis caespitosa*, *M. scorpioides*; *Lamiaceae* — *Stachys palustris*, *Lycopus europaeus*; *Scrophulariaceae* — *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*, *V. scutellata*, *Pedicularis palustris*; *Rubiaceae* — *Galium palustre*, *G. ruprechtii*; *Lythraceae* — *Lythrum salicaria*.

Пальюдофитон включает 17 семейств, относящихся к 33 видам. Как отмечалось, нами учтена наиболее гигрофильная фракция. В действительности этот комплекс по-видимому включает не менее 60-65 видов. В нашей фракции однодольных — 11 видов, двудольных 20, т.е. соотношение почти 1:2.

**Псаммомезогигрофитон** Систематическая структура: *Cyperaceae* — *Eleocharis acicularis*, *Carex vulpina*; *Juncaceae* — *J. articulatus*, *J. bufonius*, *J. compressus*; *Polygonaceae* — *Rumex maritimus*, *R. pseudonatronatus*, *R. ucrainicus*, *Polygonum hydropiper*,

*P. lapathifolium*, *P. persicaria*; Ranunculaceae — *Ranunculus reptans*; Brassicaceae — *Subularia aquatica*; Callitrichaceae — *Callitriche hermaphrodita*, *C. palustris*; Asteraceae — *Ptar mica cartilaginea*, *P. vulgaris*, *Tussilago farfara*.

Псаммомезогигрофитон включает 7 семейств, 19 видов. Однодольных 5 видов, двудольных — 14, т.е. соотношение этих групп 1:3. Комплекс даже с учетом менее гигрофильных видов — небольшой и, по-видимому, состоит из 30-35 видов.

**Пратомезогигрофитон** Систематическая структура: Juncaginaceae — *Triglochin palustre*; Poaceae — *Phalaroides arundinacea*, *Alopecurus geniculatus*, *Agrostis canina*, *A. stolonifera*, *Deschampsia caespitosa*, *Poa palustris*; Polygonaceae — *Polygonum bistorta*; Ranunculaceae — *Ranunculus repens*, *R. sceleratus*, *Thalictrum flavum*; Saxifragaceae — *Parnassia palustris*; Rosaceae — *Filipendula ulmaria*; Fabaceae — *Lathyrus palustris*; Primulaceae — *Lysimachia nummularia*; Lamiaceae — *Mentha arvensis*; Scrophulariaceae — *Veronica longifolia*; Dipsacaceae — *Succisa pratensis*; Asteraceae — *Inula britannica*, *Senecio tataricus*.

Пратомезогигрофитон насчитывает всего 22 вида, относящихся к 12 семействам. У нас гигрофильный вариант этого комплекса, число видов которого очевидно составляет до 80-90. Однодольных — 8 видов, двудольных — 16, соотношение этих групп 1:2.

**Дримофитон** Систематическая структура: Equisetaceae — *Equisetum sylvaticum*; Polypodiaceae — *Matteuccia struthiopteris*, *Dryopteris cristata*, *Athyrium filix-femina*; Cyperaceae — *Scirpus sylvaticus*; Araceae — *Calla palustris*; Iridaceae — *Iris pseudacorus*; Salicaceae — *Salix cinerea*, *S. triandra*, *S. viminalis*; Betulaceae — *Betula humilis*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*; Moraceae — *Humulus lupulus*; Urticaceae — *Urtica dioica*; Ranunculaceae — *Ranunculus lingua*, *Thalictrum aquilegifolium*, *T. simplex*; Saxifragaceae — *Ribes pubescens*, *R. nigrum*; Rosaceae — *Filipendula denudata*, *Geum rivale*, *Padus avium*, *Potentilla erecta*; Lamiaceae — *Scutellaria galericulata*; Solanaceae — *Solanum dulcamara*; Scrophulariaceae — *Scrophularia nodosa*; Valerianaceae — *Valeriana exaltata*; Asteraceae — *Crepis oleraceum*, *C. paludosa*.

Дримофитон насчитывает 31 вид, относящихся к 17 семействам. Однодольных 3 вида, двудольных 24, т.е. соотношение этих групп составляет 1:8. Общее число видов этого типологического комплекса в полном составе по-видимому около 100-110.

Рассмотрим типологические комплексы с точки зрения соотношения в них однодольных и двудольных. Самыми типичными являются первые два — гидрофитон и гигрофитон. Несколько завышена доля двудольных в комплексах палюдофитона и пратомезогигрофитона и особенно псаммомезогигрофитона, но это мы объясняем местными особенностями его проявления на озерах системы. Наконец, дримофитон, является типичным лесным, в котором доля однодольных невелика.

Первые два комплекса — гидрофитон и гигрофитон — профилирующие и основные в составе любой гидрофильной флоры. Комплекс

пальодофитона четко выражен на северо-западных участках многих озер и особенно на Кишемском озере, где он представлен мезоолиготрофным вариантом. Псаммомезогигрофитон больше развит на побережьях озер сухонского водораздела, подверженных сезонным изменениям уровня. Пратомезогигрофитон четко выражен на северо-западном заливаемом побережье Кубенского озера, где распространены знаменитые «Кубенские пожны», которые можно рассматривать в качестве аналога длительно поемных лугов. Наконец, дримофитон характерен для отдельных участков побережий озер, чаще сухонского водораздела. В целом типологическая дифференциация гидрофильной флоры изученных озер является типичной и отражает разнокачественность гидрофильного компонента водоемов центра европейской России.

*Структура парциальных флор.* На методе парциальных флор в этой работе мы останавливались ранее. Указанные 13 их типов кроме озер изученной системы, выделены с учетом экотопологической приуроченности видов других водоемов центра европейской России - Рыбинского и Шекснинского водохранилищ, водораздельных озер Неро и Плещеево, пойменных водоемов Волги в Некрасовском районе Ярославской области, находящихся в зоне инженерной защиты Горьковского водохранилища.

Кратко охарактеризуем названные водоемы с точки зрения существования водной флоры и растительности.

На Рыбинском водохранилище с переменным уровнем на открытых и полужакрытых участках сформировался озерно-речной комплекс с доминированием *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*. В верховьях заливов и обширной полосе временного затопления и верхней ее границы развит водно-болотный комплекс с участием *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *Rorippa amphibia*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Agrostis stolonifera* и других. На относительно более молодом по времени создания Шекснинском водохранилище с постоянным уровнем ценотически флора не сформировалась. Однако наметилась довольно четкая тенденция в направлении преобладающего развития водно-болотного комплекса с доминированием *Typha latifolia*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Potamogeton natans*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides* и других. Четко выражено сплавинообразование с характерным набором для водохранилищ видов - *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *C. pseudocyperus*, *Calla palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre* и других. Озерно - речной комплекс занимает второстепенное положение и в основном развит на Белом озере, входящем в акваторию водохранилища. Названные пойменные озера левобережья Волги в пределах Ярославской области вышли из-под влияния аллювиального режима. На большинстве их развит преимущественно комплекс водно-болотной флоры, где активные ценотические позиции показывают



*Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Stratiotes aloides*. Интенсивное заболачивание этих озер происходит путем нарастания сляпины. На озерах Северо-Двинской водной системы в зависимости от гидрологических, морфометрических особенностей и степени антропогенной нагрузки развиты комплексы озерной флоры с доминированием *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Potamogeton lucens*, или водно-болотной с участием *Carex aquatilis*, *Typha latifolia*, *Scolochloa festucacea* и других. На озере Плещеево развит преимущественно комплекс с доминированием *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Potamogeton perfoliatus*. Комплекс водно-болотных видов приурочен к юго-восточному побережью, где преобладают *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*. На озере Неро с переменным уровнем развит преимущественно комплекс водно-болотной флоры с преобладанием *Typha latifolia*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides*, *Carex acuta*, *Carex vesicaria*. Озерно-речной комплекс развит слабо и представлен в основном *Butomus umbellatus*, *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*.

Флористический состав исследованных нами водоемов приведен на табл. 6.

Таблица 6

Виды	Парциальные флоры												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
<i>Batrachium circinatum</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>B. trichophyllum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Ceratophyllum demersum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Elodea canadensis</i>	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Lemna minor</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>L. trisulca</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Myriophyllum spicatum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>M. verticillatum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nymphaea alba</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>N. candida</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>N. tetragona</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nuphar intermedia</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. lutea</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>N. pumila</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-

Виды	Парциальные флоры												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
<i>Persicaria amphibia</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+
<i>Potamogeton angustifolius</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. compressus</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. filiformis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. fresii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. gramineus</i>	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. lucens</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. natans</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. obtusifolius</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. pectinatus</i>	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>P. perfoliatus</i>	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>P. praelongus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. pusillus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>P. trichoides</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Spirodella polyrhiza</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Stratiotes aloides</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Zannichellia palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Scirpus lacustris</i>	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phragmites australis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+
<i>Typha angustifolia</i>	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Sparganium emersum</i>	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+
<i>S. erectum</i>	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+
<i>Zizania aquatica</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glyceria maxima</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Scolochloa festucaecea</i>	-	+	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+
<i>Butomus umbellatus</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	+
<i>Equisetum fluviale</i>	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+

Виды	Парциальные флоры												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
<i>Eleocharis palustris</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+
<i>Rorippa amphibia</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+
<i>R. palustris</i>	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+
<i>Typha latifolia</i>	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	+	+
<i>Alopecurus aequalis</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	+
<i>Glyceria fluitans</i>	--	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+
<i>Carex aquatilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+
<i>C. acuta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>C. bohemica</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pseudocyperus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>C. rostrata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>C. vesicaria</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>C. limosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>C. vulpina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>C. diandra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>C. caespitosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>C. nigra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>C. rhynchophysa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Cicuta virosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
<i>Oenanthe aquatica</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Iris pseudacorus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Agrostis stolonifera</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+
<i>Leersia oryzoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Acorus calamus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ranunculus reptans</i>	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+
<i>Eleocharis acicularis</i>	-	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+
<i>E. ovata</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Utricularia intermedia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>U. vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-

Виды	Парциальные флоры												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. gramineum</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. lanceolatum</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caltha palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Limosella aquatica</i>	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>Callitriche hermaphrodita</i>	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	+
<i>C. palustris</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elatine hidropiper</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agrostis canina</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+
<i>Hippuris vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Juncus articulatus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>J. bufonius</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>J. compressus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>J. filiformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Rumex aquaticus</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>R. confertus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. maritimus</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. hidrolapathum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>R. ucrainicus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>R. pseudonatronatus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myosoton aquaticum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Persicaria minor</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+
<i>P. lapathifolia</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. hydropiper</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. maculata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Thelypteris palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Stellaria crassifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>S. palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Sagina nodosa</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+
<i>Ranunculus gmelinii</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-

Виды	Парциальные флоры												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
<i>R. flammula</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+
<i>R. lingua</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>R. repens</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	+
<i>R. sceleratus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+
<i>Thalictrum flavum</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+
<i>T. simplex</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Rorippa sylvestris</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+
<i>Comarum palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Potentilla erecta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Lathyrus palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Lythrum salicaria</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>Epilobium adeno- caulon</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>E. palustre</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+
<i>E. roseum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Sium latifolium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Lysimachia num- mularia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>L. vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+
<i>Naumburgia thyrsi- flora</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Menyanthes trifo- liata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Myosotis caespitosa</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+
<i>M. scorpioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Scutellaria galeri- culata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Stachis palustris</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+
<i>Lycopus europaeus</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	+
<i>Mentha arvensis</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+
<i>Solanum dulcamara</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>V. beccabunga</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>V. scutellata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+

Виды	Парциальные флоры												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
<i>Pedicularis palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Triglochin palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Scrophularia nodosa</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Galium palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>G. ruprechtii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>G. uliginosum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Inula britannica</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Bidens cernua</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	+
<i>B. radiata</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>B. tripartita</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Peplis portula</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio tataricus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Peucedanum palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Salix cinerea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Salix triandra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>S. pentandra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>B. humilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Alnus incana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
Число видов	36	41	19	27	44	46	30	15	36	78	47	22	79

Приуроченность видов к парциальным флорам, обозначена римскими цифрами I-XIII. Для редких и мало распространенных видов привлекалась дополнительная информация. Случайные и мало характерные виды не принимались во внимание. Охарактеризуем выделенные парциальные флоры (ПФ) исследованных водоемов.

ПФ I. Прибрежья водоемов со стабильным или незначительно изменяющимся уровнем с глубинами 250-90 см. Здесь создаются оптимальные условия для вегетации погруженных и плавающих на поверхности воды растений. 36 видов.

ПФ II. Прибрежья водоемов со стабильным уровнем и глубинами 90-0(10см). 41 вид.

ПФ III. Залитые прибрежья с переменным уровнем с песчаными грунтами. 19 видов.

ПФ IV. Залитые прибрежья с переменным уровнем и илисто-торфянистыми грунтами. 27 видов.

ПФ V. Осушенные прибрежья после спада уровня с песчаными грунтами. 44 вида.

ПФ VI. Осушенные прибрежья после спада уровня с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами. 46 видов.

ПФ VII. Урезы. 30 видов.

ПФ VIII. Прибойная литораль. 15 видов.

ПФ IX. Заболоченные воды. 36 видов.

ПФ X. Заболоченные прибрежья. 78 видов.

ПФ XI. Старые сплавины. 47 видов.

ПФ XII. Молодые сплавины. 22 вида.

ПФ XIII. Заболачивающиеся прибрежья. 79 видов.

По степени сходства парциальные флоры изученных водоемов образуют 2 класса. Первый в общем соответствует собственно водной флоре в узком понимании, второй - больше болотной (гелофильной). Проанализируем оба класса. В первом наибольшую степень сходства (коэффициент 63.6 %) показывают ПФ прибрежий водоемов со стабильным уровнем с глубинами 250-90 см и заболоченных вод (ПФ I, IX). Число общих видов составляет 28. При этом отличие ПФ I состоит в наличии *Potamogeton filiformis*, *Myriophyllum verticillatum*, *Typha angustifolia*, которые за исключением последнего редки для водоемов и не проявляют ценотической активности. ПФ IX отличается участием некоторых видов, свойственных именно заболоченным водам - *Utricularia intermedia*, *C. vulgaris*, *Oenanthe aquatica*, *Scolochloa festuacea*, *Equisetum fluviatile*. Отличие состоит также в том, что изменяются ценотические позиции *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*. В ПФ IX они часто выступают доминантами и субдоминантами. Рассматриваемая ПФ IX представляет соответственно начало или одну из конечных стадий прогрессивного заболачивания водоемов. Следует также отметить, что экогенетически ПФ IX по-видимому более древняя, так как именно с освоения мочежин, луж, изолированных микроводоемов и началась экологическая экспансия покрытосемянных, по крайней мере из группы воздушно-водных растений. Для полноты картины сравним ПФ I и ПФ II, часто контактирующие и формирующие классический эколого-ценотический ряд растительности. Общих видов - 23. Коэффициент общности - 42.6 %. Ценогенетически экотопы с глубинами 250-(0-10) см с населяющей их растительностью в общем соответствует двум флороценотипам: 1) погруженных и плавающих на поверхности воды растений; 2) гидрофильного высокотравья. Их эволюция проходила сопряженно.

Следующие четыре ПФ III, IV, V, VI связаны с водоемами переменного уровня. Значение последних в экологической и морфобиологической эволюции гидрофитов оценено еще недостаточно. Формирующиеся после спада воды экотопы, несмотря на сходство грунтов, принципиально отличаются от водоемов с постоянным уровнем.

По параметрам среды периодически осушаемая зона первых обладает большим разнообразием. В природе водоемы с переменным уровнем, характеризующиеся чрезвычайной пестротой экологических условий существования растений, распространены гораздо чаще, чем со стабильным. Этим обстоятельством, по-видимому, объясняются широкие экологические ареалы водных и прибрежно-водных растений, пластичность большинства их, на что еще обратил внимание Н. Г. Холодный (1924) и что выработалось в ходе длительного адаптационного процесса.

Рассматриваемые ПФ можно объединить в 2 пары корреспондирующих - III, IV и V, VI. ПФ залитых прибрежий с переменным уровнем с песчаными грунтами (3) и соответствующая ПФ IV с илистыми грунтами имеет 19 общих видов. При этом ПФ III представляет несколько обедненный вариант ПФ IV с коэффициентом общности 70.3%.

ПФ V и VI, формирующиеся после спада воды, богаче и включает соответственно 44 и 46 видов, из которых общих - 38. Большое разнообразие этой пары ПФ по сравнению ПФ III и IV объясняется интенсивным развитием на осушенных грунтах малолетников - *Callitriche hermaphrodita*, *Elatine hydropiper*, *Juncus bufonius*, *Rumex maritimus*, *Ranunculus sceleratus*, *Bidens cernua*, *B. radiata*, *Sagina nodosa*. Особенностью флоры подобных экотопов для Рыбинского водохранилища является распространение *Carex bohemica* и в несколько меньшей степени *Eleocharis ovata*. Кроме того, временно залитым прибрежьям характерны *Potamogeton pectinatus*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Batrachium circinatum*. Коэффициент сходства этих флор высокий и составляет 73.0 %. Грунты Рыбинского водохранилища и озер сухонского водораздела Северо-Двинской водной системы, независимо от типа субстрата, оказываются бедными, чем и объясняется сходство этих ПФ, что представляет региональную особенность водоемов центра и севера европейской части. В южных районах различие может быть значительным. Общим для всех четырех ПФ являются *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Persicaria amphibia*.

ПФ III и IV довольно близки к ПФ II, которая приурочена к стабильным прибрежьям с глубинами 90-0(10) см. Эта ПФ соответствует группе формаций воздушно-водной растительности и включает *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*, *Glyceria maxima* и другие, всего 41 вид. Она достаточно хорошо очерчена от контактирующей ПФ I. Коэффициент сходства составляет 42.6 %.

Более сложная картина в классе ПФ приуроченных к болотным (гелюфильным) экотопам. Четкую связь имеют только ПФ X и XIII. Остальные показывают разную степень автономности.

ПФ X и XIII соответствуют заболоченным и заболачивающимся прибрежьям. Число видов первой составляет - 78, второй - 79. Общих видов - 62, коэффициент сходства составляет 65.2 %. К этим



парциальным флорам близка ПФ XI старых сформировавшихся сплавин, включающая 47 видов. Сходство с ними достигается в основном за счет общих видов парциальных флор XI и XIII, обедненный вариант которых представляет ПФ XI. Сходство однако незначительное и в сравнении с заболоченными побережьями составляет 40.0%. Таким образом ПФ старых сформировавшихся сплавин довольно обособлена. Своеобразна ПФ урезов (7), включающая 30 видов, и примыкающая к ПФ XIII, X. В общем эта ПФ, как и предыдущая, довольно обособлена, хотя и не содержит характерных видов. По-видимому, ее специфика может быть выявлена на большом числе водоемов и на более обширной территории. Следующая достаточно обособленная ПФ XII молодых сплавин включает 22 вида. Она мало оригинальна, гетерогенна, почти не имеет характерных видов.

Наконец, ПФ VIII занимает особое положение. Это прибойная литораль, включающая 15 видов. Специфических видов немного, но они весьма характерны - *Potamogeton pectinatus*, *P. gramineus*, *Eleocharis acicularis*.

Рассмотрим теперь активность видов с точки зрения их участия в сложении парциальных флор. Можно выделить 3 группы видов - высокоактивные, активные и малоактивные.

Первая группа не очень многочисленная и включает виды, встречающиеся в 9 и более ПФ. К ним относятся *Phragmites australis* (в 11 ПФ), *Persicaria amphibia* (10), *Eleocharis palustris* (10), *Equisetum fluviatile* (10), *Sagittaria sagittifolia* (10), *Butomus umbellatus*, (9), *Rorippa amphibia* (9), *R. palustris* (9). Активных видов, встречающихся в 5-7 флорах - 26 - *Scolochloa festucacea* (7), *Eleocharis acicularis* (7), *Potamogeton pectinatus* (6), *P. perfoliatus* (6), *P. lucens* (5) и другие. Малоактивных видов - большинство - 119. При этом число видов встречающихся в 1 - 4 ПФ, достигает 61, в 1 - 2 ПФ - 58. Как видно, наибольшую активность проявляет тростник, встречающийся в 11 из 13 ПФ. Тем не менее, позиции его по сравнению с известным нам водоемами Украинского Полесья, Волынской Лесостепи и другими районами Украины заметно ослаблены. Экологический и ценотический ареал его в Евразии приурочен к степным, полупустынным и лесостепным районам, где вид занимает ряд других экотопов и продуцирует максимальную биомассу (Мяло, 1962). Этот вид занимает обширные площади на так называемых "тростниковых" лугах и минеральных болотах в Украине, южной Сибири и в других районах. Это относится также к *Persicaria amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus* и некоторым другим видам. Вообще через центр европейской России проходит граница, где ценотические позиции ряда гидрофитов меняются. Это выражается в сокращении числа ПФ, где встречаются тот или иной вид, площадей, жизненности и других показателей.

**Биоморфологическая структура.** Одним из сложных и дискуссионных вопросов при анализе флоры является типология жизненных

форм растений. Этой теме посвящена обширная литература, рассмотрение которой выходит за пределы нашей работы. Непростым, зашедшим по-видимому в логический тупик, этот вопрос стал и для группы водных и прибрежно-водных растений, на что указывает обширная, часто запутанная терминология. На это обратил внимание А. М. Барсегян (1982,1990). Недостатком большинства существующих и вновь предлагаемых систем жизненных форм гидрофильных растений является формальный подход, что еще более усложняет решение данной проблемы.

На наш взгляд, выходом может послужить система экобиоморф гидрофитов, предложенная С. Гейны в новейшей её редакции — коллективной монографии «Макрофиты — индикаторы изменений природной среды.» (Киев, 1993). В ее основу положен такой основополагающий фактор в эволюции гидрофитов как динамизм водной среды, что полностью вписывается в развиваемые нами представления о бесконечном однообразном адаптиогенезе этой экологической группы растений в течение всей их геологической истории. Удивительно, что построения этого автора, несмотря на более ранние публикации и активную пропаганду, остались почти незамеченными в бывшем СССР.

Из общего состава изученной нами флоры озер в биоморфологическом аспекте было проанализировано 142 вида, т.е. наиболее гидрогидрофильная фракция. Результаты представлены на табл. 9.

Таблица 9

**Биоморфологическая структура флоры озер Северо-Двинской водной системы**

Группы биоморф	Количество видов	Типы биоморф	Количество видов	%
Гидроморфные	31	Эугидатофиты	14	9.9
		Аэрогидатофиты	11	7.7
		Плейстофиты	6	4.2
Гидрогеломорфные	10	Тенагофиты	6	4.2
		Плейстогелофиты	4	2.8
Геломорфные	36	Гидроохтофиты	14	9.9
		Охтогидрофиты	14	9.9
		Эвохтофиты	8	5.6
Гелогигроморфные	8	Улигинозофиты	8	5.6
Гигроморфные	10	Трихогигрофиты	10	7.1
Гигромезоморфные	47	Пелохтофиты	39	27.5
		Пелокхотерофиты	8	5.6
Всего	142		142	100

Как видно, наибольшее сгущение характерно для групп биоморф гидроморфных, геломорфных и гигромезоморфных видов. Вместе с другими группами они подчеркивают экологическую разнокачественность гидрофильной флоры.

Группа гидромезоморфных видов, полный жизненный цикл которых протекает в водной среде, насчитывает 31 вид. По степени связанности с последней ее можно дифференцировать на общеизвестные типы эугидатофитов (4 вида), аэрогидатофитов (11), плейстофитов (6). Данные типы биоморф общеизвестны в литературе, как и сама терминология, поэтому от примеров воздержимся. Гидроморфные виды соответствуют типологическому комплексу гидрофитона.

Следующая, гидрогеломорфная группа включает виды, связанные с водной и болотной экофазами. В ее составе выделяются тенагофиты — большая часть жизненного цикла которых проходит в прибрежной и болотной экофазах — *Eleocharis acicularis*, *Limosella aquatica*, *Callitriche hermaphroditica* или в болотной и прибрежной экофазах — плейстореофиты — *Calla palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Cicuta virosa*, *Carex pseudocyperus*.

Геломорфная группа жизненных форм — самая многочисленная, включающая 34 вида. Представлена следующими типами. Гидроохтофиты — 14 видов, связанные с болотной и наземной экофазами в первый год жизни, наземно-прибрежной — во второй, прибрежно-болотной — на третий. Представители — *Glyceria fluitans*, *Oenanthe aquatica*, *Scirpus radicans*, *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Hippuris vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Sagittaria sagittifolia*. Охтогидрофиты — 14 видов. В течение вегетационного периода связаны с прибрежной, болотной и наземной экофазами, короткое время — гидрофазой. Представители — *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Rumex hydrolapathum*, *Sparganium erectum*. Эвохтофиты — 8 видов. Связаны почти исключительно с прибрежной и болотной экофазами и очень короткий период — с наземной и водной экофазами. На изученных озерах к ним относятся *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. vesicaria*, *C. rostrata*, *C. vulpina*.

Гелогигроморфная группа биоморф. Представлена улигинозофитами — видами, связанными в основном с болотной и наземной экофазами и очень короткое время — с прибрежной. На озерах 8 видов — *Sium latifolium*, *Lysimachia vulgaris*, *Calestania palustris*, *Ranunculus lingua*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsoflora*.

Группа гигроморфных жизненных форм представлена трихогигрофитами, большая часть жизни которых связана с болотной и наземной экофазами. Переносят кратковременное затопление. 8 видов. Представители — *Agrostis stolonifera*, *Alopecurus geniculatus* и другие.

Группа гигромезоморфных биоморф представлена двумя вариантами — пелохтофитами (39 видов) и пелохтотерофитами (8 видов). К первым относятся формы, связанные почти исключительно с болотной фазой, где проходят полный цикл развития. Заселяют также свободные, после обсыхания грунты. На наших озерах к ним относятся

*Juncus articulatus*, *Myosotis palustris*, *M. caespitosa*, *Scutellaria galericulata*, *Veronica anagallis-aquatica*. К пелохтотерофитам относятся виды, жизненный цикл которых связан преимущественно с болотной и наземной экофазами, причем на последнюю приходится более длительный период вегетации. На озерах Северо-Двинской водной системы к ним относятся *Bidens tripartita*, *B. radiata*, *Rumex maritimus*.

**Ценотическая структура.** Под ценотической структурой подразумевается роль видов в сложении фитоценозов, выраженная в разных показателях. В качестве синонима в работе мы пользуемся также термином активность видов, зависящая от их конкурентных и жизненных способностей. Исследователи давно обратили внимание на довольно высокую долю доминантов в составе погруженной, плавающей и воздушно-водной растительности. Формируемые ими ценозы, как правило одновидовые. По крайней мере в естественных, не затронутых хозяйственной деятельностью, водоемах. По-видимому, в сравнении с другими эколого-ценотическими типами, это объясняется аллелопатическим эффектом. Действительно, некоторые факты заставляют убеждаться в существовании этого или близкого феномена. Так, на озерах отдельные сообщества воздушно-водных растений без видимых изменений могут существовать в течение многих десятилетий. Многократно описанные в литературе эколого-ценотические ряды растительности водоемов с привычной картиной смены ценозов с нарастанием глубин от уреза воды и далее в сторону акватории в действительности представляют всего лишь частный случай их пространственного распределения. Нередко этот ведущий на водоемах экологический фактор почти не играет никакой роли и тогда распределение видов на первый взгляд кажется хаотичным. На самом деле все по-видимому объясняется конкуренцией. Раз заняв место, клон или популяция затем прочно его удерживают, чему способствует также широкие экологические диапазоны водных и прибрежно-водных растений. Это особенно наглядно проявляется на мелководьях вновь созданных водохранилищ, отличающихся удивительной пестротой мозаики растительности, сохраняющейся в течение длительного времени.

Проблема ценотической роли видов в структуре растительного покрова давняя. Её обсуждение не входило в цели нашей работы. Все же взгляд флориста и систематика мы хотели бы высказать. Эволюция растительного мира направлялась в сторону выработки самых разнообразных оттенков и нюансов ценотических стратегий видов. Наибольшее их разнообразие обеспечивает преуспевание последних, участие в сложении многовидовых сообществ, что отражает существующая терминология. В этом отношении водные и прибрежно-водные растения представляют своего рода пример реликтовой группы, где многие обычные понятия как бы не срабатывают. Гидрофиты словно остановились в движении, отражая ранний этап эколого-фито-ценотической эволюции покрытосемянных, в то время как развитие большинства экологических типов растительности шло в направлении формирования многовидовых сообществ, предпосылкой появления

которых был необходимый оперативный простор в смысле многообразия мест обитания и их достаточной пространственной выраженности. Водная среда в качестве ресурса жизни намного беднее и ограниченнее. Как отмечалось выше, цветковыми была освоена всего лишь ее периферия.

В ценотической эволюции гидрофитов по-видимому едва ли не решающую роль сыграл аллелопатический момент. Водные сообщества в сравнении с другими более устойчивы к вселению в них аллохтонных элементов. Исключение пожалуй составляет *Elodea canadensis*. Однако, если проанализировать распространение последнего, то нетрудно заметить, что его экспансия была связана с судоходными реками. В озерах этот вид обычно поселяется на нарушенных участках. Другие заносные виды, например, приводимые для украинской части Дуная *Sagittaria latifolia*, *Lemna minuscula* Hertner, *Azolla caroliniana* Willd., *A. filiculoides* Lam. (Шеляг-Сосонко, Дубына, 1984), распространяются очагами и склонности к массовому заселению водоемов не показывают. Культивируемые на некоторых водоемах европейской России канадский и дальневосточный рис по нашим наблюдениям занимают сходные «параллельные» экотопы, не всегда осваиваемые аборигенными видами — тростником, камышом. По широте эколого-ценотической амплитуды гидрофильная флора озер сложена почти исключительно эвритопными и гемиевритопными видами, четкую границу между которыми однако провести довольно трудно, так как экологические ареалы водных и прибрежно-водных растений в норме перекрываются.

Более интересная картина получается при анализе ценотической активности видов. Л. Г. Раменский (1938) разделял виды на 3 группы: виоленты, пациенты, эксплеренты. К виолентам он относил наиболее мощные по способности виды, образующие сообщества чаще в плакорных условиях («львы растительного мира» — термин Л. Г. Раменского); пациентам («верблюды») — виды, побеждающие в борьбе за существование в экстремальных условиях благодаря своей выносливости; наконец, эксплеренты («шакалы») — имеющие низкую ценотическую мощность, но способные очень быстро захватывать освободившуюся территорию. Схема Л. Г. Раменского при всей внешней старомодности нередко используется современными ботанико-географами (Дидух, 1992). Она вписывается в контекст наших теоретических представлений.

Виоленты в понимании Л. Г. Раменского для гидрофильной растительности не свойственны, хотя бы из-за приуроченности к зональным типам растительности. Пациенты разбиты нами на две группы. Первая включает доминанты в количестве 27 — *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea* и другие. Вторую группу составляют субдоминанты — 25 видов — *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Senecio tataricus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza* и другие. Вместе с доминантами, часто выступающих в роли субдоми-

нантов, их количество составляет 52. Все остальные виды относятся к эксплерентам — 111 видов — *Potamogeton filiformis*, *Iris pseudacorus*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Zannichellia palustris*, *Veronica longifolia*, *Pedicularis palustris*, *Polygonum persicaria*, *Elatine hydropiper*.

**Ареагенетическая структура флоры озер.** Целью анализа ареагенетической структуры флоры является установление дифференцированных групп видов, различающихся по прежним ботанико-географическим связям. Обширный массив соответствующих работ, пути и способы решения этого очень интересного и во многом дискуссионного вопроса основывается преимущественно на степной и лесной флоре, более глубоко проработанной в сравнении с гидрофильной (Бекетов, 1896; Богдановская-Гиенэф, 1946; Вульф, 1944; Гроссгейм, 1936; Зозулин, 1973; Камелин, 1973, 1979; Клеопов, 1941; Клоков, 1960; Коржинский, 1892; Краснов, 1888; Криштофович, 1948; Пачоский, 1910; Попов, 1963 и др.).

Эволюция гидро-гидрофильного компонента флоры, подчиняясь общим закономерностям присущим всему растительному покрову, имела и свои особенности, определяемые ее азональностью. Самая главная ее черта — большая степень устойчивости по отношению к изменяющейся природной обстановке. В процессе исторического развития она более автономна и менее зависит от пульсационных изменений климата.

На изученных озерах Северо-Двинской водной системы по ареагенетическим связям мы выделяем несколько групп ареалов — голарктическую, бореальную, неморальную, древнесубсредиземноморскую и атлантическую (табл. 10).

Таблица 10

**Ареагенетическая структура гидрофильной флоры озер  
Северо-Двинской водной системы**

Ареагенетические группы	Число видов	%
Голарктическая	46	27.7
Бореальная	56	34.6
Неморальная	31	18.9
Древнесубсредиземноморская	18	11.9
Атлантическая	12	7.5
Всего	163	100

Приведенная схема классификации ареалов использована нами и для гидрофильной флоры северной половины европейской России. Принимаем возможный упрек в эклектичности самой схемы, в которой группы ареалов выделены по разным критериям. По-видимому, на данном этапе состояния знаний по истории флоры и растительности выдержать какой-либо один из без натяжек и логических допущений — невозможно, по крайней мере к её гидрофильному варианту.

Голарктическая группа включает 46 видов. Она понимается в широком смысле, с включением в нее так называемых мультирегиональных (космополитных) видов, широко распространенных и вне Евразоамерики. Большинство мультирегиональных видов гидрофильного компонента флоры исходно представляют голарктические или даже евразиатские формы. Отделить эту фракцию от действительных видов мультирегиональных очень трудно. Не вызывает однако сомнений и то обстоятельство, что последние в своем происхождении были связаны с Евразоамерикой, впоследствии расселившиеся в другие регионы. Голарктическая группа видов отражает самые древние связи гидрофильной флоры, когда существовал единый евразоамериканский материк, способствующий широкому расселению видов самой разной экологии, в их числе и гидрофильных растений. Облигатных (плавающих и погруженных) видов — 14. Они же имеют и наибольшие ареалы — *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Potamogeton perfoliatus* и другие. Воздушно-водных форм, связанных с переувлажненными грунтами, вместе насчитывается 30. Почти все они (за немногими исключениями) имеют типичные голарктические ареалы.

Ареагенетически в составе голарктической группы выделяется фракция видов с отдаленными палеотропическими (древнесредиземноморскими) связями — *Ranunculus sceleratus*, *Equisetum fluviatile*, *Matteuseia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Calla palustris*, *Carex vesicaria*, *Phalaroides arundinacea*, *Alisma plantago-aquatica*, *Triglochin palustre*, *Sparganium emersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Persicaria amphibia*.

Бореальная группа самая многочисленная и включает 55 видов, подчеркивая тем самым характер рассматриваемой флоры. Циркумбореальных видов — 23, европейских — 7. Облигатных гидрофильных форм не больше 10-12, остальные являются факультативными.

Связи рассматриваемой группы видов с бореальной флорой не носят, однако, прямой характер и затушованы из-за широких миграций видов и изменений границ природных зон. Исследователю также приходится считаться с азональностью растительного покрова аквальных экосистем, не формирующей самостоятельной зоны и накладывающейся на структуру растительного покрова сразу нескольких природных зон. Гидрофильный бореальный компонент флоры в отношении генезисных связей распадается на две крупные фракции. Первая включает виды гидрофитона (в узком понимании, т.е. плавающие и погруженные формы), исходно флороценогенетически связанный с эволюцией основных типов растительности нынешней бореальной зоны, прежде всего темнохвойной тайги. Входящие в эту группу виды составляют автохтонное ядро — *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Nuphar pumila*, *N. intermedium*, *Batrachium kaufmannii*, *Potamogeton filiformis*, *Callitriche hermaphroditica*, *Myriophyllum sibiricum*, *Ranunculus reptans*, *Utricularia intermedia*. Более многочисленна группа, представляющая автохтонное включение и вошедшая в состав гидрофильной флоры в конце плиоцена. Экологически — это почти исключительно

факультативные гидрофиты, или гигрофиты, приуроченные к избыточно увлажненным местообитаниям. Причины и пути их ассимиляции другими флороцено типами на просторах бореальной Евразии в литературе обсуждались (Богдановская-Гиензф, 1946; Кузьмичев, 1992) и к ним под несколько иным углом зрения еще вернемся. К названной фракции относятся *Carex aquatilis*, *C. rostrata*, *C. acuta*, *Peucedanum palustre*, *Ranunculus lingua*, *Stachys palustris*.

Видов неморальной группы — 30, из них евразийских — 20, европейских — 10. Ареагенетически вся эта группа связана с областью распространения широколиственных лесов и их травянистых спутников, не имеющих однако сплошного распространения в Евразии. Существует огромная по протяженности дизъюнкция между неморальными лесами Европы и более архаичным их вариантом Дальнего Востока. Такого разрыва однако нет для гидрофильного компонента, что объясняется смягчающими особенностями водной среды. Имеется в виду резкая континентальность климата в центральных, удаленных от океанов районах Евразии.

Виды неморальной группы более термофильны в сравнении с таковыми предыдущей, и что четко видно при сопоставлении их ценоотических оптимумов. Так, *Nymphaea alba* более термофильна по отношению к *N. candida*. При этом границы их ценоотических ареалов в пределах юго-запада Восточноевропейской, или Русской равнины, проходят через Украинское Полесье. Правда это не везде так. На юго-востоке европейской части из-за миграций ареалы накладываются и нередко наблюдается странная, на первый взгляд картина, когда в устьевых участках рек Дона, Кубани часто большое распространение имеет *N. candida*. Последний вид на севере таежной зоны сменяется менее термофильным *N. minoriflora*. Подобное наблюдается и у кубышек. *Nuphar lutea* менее термофильный в сравнении с *Nymphaea candida*, хотя оба относятся к неморальной группе, в зоне тайги постепенно сменяется *N. pumilum*. Небезинтересно отметить то обстоятельство, что на внепойменных, не затронутых хозяйственной деятельностью озерах, например на озерах Валдайской возвышенности, эти виды кубышек растут рядом, не образуя гибридных форм.

Древнесубсредиземноморская группа включает 18 видов. Эти связи маскируются мигрантами, обусловленными широкими экологическими диапазонами видов, а также неоднократными смещениями природных зон. В ряде случаев на субсредиземноморскую природу указывает ксероморфность некоторых форм. Однако признак этот выражен далеко не у всех представителей. Более надежным является сравнительная оценка экологического и ценоотического оптимумов видов в разных частях ареала, в нашем случае — бореальных областях Евразии и более южных районах, где они показывают относительно высокую активность. В структуре современного растительного покрова Италии, Греции, Испании, южной Франции, как известно, преобладают формации ксерофильного облика. Однако в доагрикультурный период широкое распространение имели водные и болотные сооб-



щества. Возраст наиболее примечательных торфяников начинается с верхов плиоцена и они без каких-либо значительных перерывов, пережив события плейстоцена, развивались в голоцене, что немыслимо для бореальных болот. Водно-болотные ландшафты сохранялись и в античные времена, на осушение и окультивирование которых по свидетельству авторов тратились большие средства. Аквальные и субаквальные системы Средиземноморья по речным системам и низменностям далее протягивались на север до нынешней Средней Европы, Молдавии, южных районов Украины и Белоруссии. Они были заняты очень большими популяциями *Glyceria maxima*, *Scirpus radicans*, *S. lacustris*, *Potamogeton lucens*, *Butomus umbellatus* и других во всем проявлении их ценотического разнообразия. Древнесубсредиземноморская группа в лице ее гидрофильного варианта имеет более тесные прямые связи с палеотропической флорой, в сравнении с более модернизированной и продвинутой собственно древнесредиземноморской в принятии ее понимания.

Субатлантическая группа ареалов включает 12 видов. Вследствие географического положения изученной территории типичные атлантические виды во флоре озер отсутствуют. Невозможно допустить их существование и в прошлом. Те виды, которые мы относим к субатлантическим, по существу являются псевдо-атлантическими. Дело в том, что вокруг любой четко выраженной географической группы, когда их пространственно-временные связи прерываются, хотя информация о них сохраняется, неизбежно появляется свита сопутствующих видов, хорологически и хронологически гетерогенных по своей природе, эволюция которых сопределяется новой географической ситуацией. Смысл последнего заключается в тенденции формирования гидрофильного компонента флоры с намечающимися субокеаническими связями. В нашем случае к ним относятся *Pedicularis palustris*, *Geum rivale*, *Dryopteris crinata*, *Alisma juzepczukii* и некоторые другие.

Структура флоры озер Северо-Двинской водной системы с точки зрения ареагенетических связей отражает основные черты гидрофильной флоры центральных и северо-восточных районов северной половины европейской России.

*Хорологическая структура флоры озер.* Данный раздел является продолжением следующего, где ареалы растений рассматриваются с точки зрения их отношения к фактору океаничности-континентальности. По сравнению с традиционным, он отличается известным экологизмом и удобен при рассмотрении современной структуры флоры.

Методика хорологического анализа флоры с достаточной полнотой изложена в цитированных работах. Укажем, что по отношению к теплосоларным показателям устанавливаются арктическая, бореальная, температурная, субмеридиональная и меридиональная зоны, которые разбиваются на районы. Количество зон с очертаниями ареалов может быть увеличено. Океаничность-континентальность, как видно из работ немецких исследователей, понимается в смысле, близком к схеме «идеального континента» Брокман-Иероша. Нами выделены

группы мультizonальных, бореальных, бореотемператных, бореосубмеридиональных и температурно-субмеридиональных видов. У Егера (Jager, 1977, 1979) степень океаничности или континентальности выражается ступенями. Количество океаничных видов возрастает при движении от внутренних районов континента на запад или восток. Северный Ледовитый океан (Полярный бассейн — в работах некоторых ботанико-географов) вследствие относительной замкнутости и изоляции от Мирового океана на этот фактор оказывает слабое влияние.

Наиболее сложным при хорологическом анализе является установление отношения видов к фактору океаничности-континентальности. В оценке этого существенного показателя физико-географической среды у разных авторов имеется пока разноречие, что видно из анализов цитированных работ советских исследователей, где один и тот же вид нередко трактуется по-разному. Объясняется это тем, что зарубежными исследователями этот вопрос был разработан преимущественно на материале наземной растительности Западной Европы (леса, луга, болота), в отношении видового состава которых океаничность-континентальность выступает в большинстве случаев четко. Экологические условия водной среды затуманивают влияние этого фактора в географическом распределении гидрофитов и он далеко не для всех видов этого экологического комплекса выступает столь четко. Так, в работе Д. В. Дубыны и Ю. Р. Шеляг-Сосонко из более чем 200 учтенных видов — 74 были отнесены к индифферентным. По-видимому, количество последних по отношению к фактору океаничности-континентальности в природе не очень велико. Несомненно, что за довольно внушительным числом группы индифферентных видов в работах названных авторов скрывается их систематическая и экологическая разнокачественность. При дальнейших исследованиях экологический статус видов по отношению к океаничности-континентальности будет уточняться.

При выяснении хорологической структуры водной флоры исследованных озер мы исходили не только из экологических (возможных) ареалов видов, но и биоценологических (фактических). В границах последнего вид оказывается наиболее приспособленным к условиям среды. Именно здесь реализуются его фитоценологические свойства. В отечественной фитоценологии этот вывод был сделан А. П. Шенниковым (1942).

С целью сравнимости результатов, водная флора нами принимается в несколько суженном объеме. Анализируется 100 видов, принимающих участие в сложении водной и прибрежно-водной растительности исследованных озер. Были учтены также виды сплавины. В процессе работы был уточнен экологический статус ряда видов, для чего были использованы данные предшествующих исследований автора, но главным образом, анализ многочисленной литературы. Это дало возможность прежде всего снизить количество индифферентных видов. Руководствуясь опорной системой ареалов Мейзеля, на которую были наложены данные флористических исследований озер,

нами был получен следующий спектр хронологических групп видов (табл.11).

Таблица 11

Спектр хронологических групп видов озер Северо-Двинской  
водной системы

**I. Мультизональная группа**

**А. эвриконтинентальные**

*Alisma plantago-aquatica*, *Ceratophyllum demersum*,  
*Potamogeton perfoliatus*, *Spirodela polyrhiza*, *Callitriche*  
*palustris*,  
*Phragmites australis*, *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia*  
*palustris*,

**эвриокеанические**

*Lemna minor*, *L. trisulca*

**индифферентные**

*Callitriche palustris*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton*  
*perfoliatus*,  
*Spirodela polyrhiza*

**Б. Европейско-азиатско-североамериканские виды**

**эвриконтинентальные**

*Callitriche hermaphrodica*, *Lathyrus palustris*,  
*Menyanthes trifoliata*, *Typha latifolia*

**эвриокеанические**

*Dryopteris cristata*, *Potamogeton pusillus*, *Sparganium emersum*

**индифферентные**

*Batrachium trichophyllum*, *Eleocharis palustris*, *Lythrum*  
*salicaria*,

*Myriophyllum spicatum*, *Utricularia intermedia*, *U. vulgaris*

**Б. Европейско-азиатские виды**

**эвриконтинентальные**

*Oenanthe aquatica*

**эвриокеанические**

*Hydrocharis morsus-ranae*

**II. Бореальная группа**

**А. Европейско-азиатско-североамериканские**

**эвриконтинентальные**

*Alopecurus aequalis*, *Bidens cernua*, *Caltha palustris*,  
*Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Poa palustris*,  
*Ranunculus flammula*

**Б. Европейско-азиатские виды**

**эуиконтинентальные**

*Nymphaea tetragona*

**эвриконтинентальные**

Carex acuta, Nuphar pumila, Ranunculus repens, Stachys palustris

### **III .Боротемператная группа**

#### **А. Европейско-азиатско-североамериканские виды**

##### **эвриконтинентальные**

Carex vesicaria, Thelypteris palustris

##### **эвриокеанические**

Calla palustris, Carex aquatilis, Juncus articulatus, Potamogeton compressus, P. freisii

##### **индифферентные**

Epilobium palustre, Potamogeton gramineus, Subularia aquatica

#### **Б. Европейско-азиатские виды**

##### **эвриконтинентальные**

Ranunculus lingua, Rumex aquaticus, Stratiotes aloides, Veronica longifolia

##### **эвриокеанические**

Nymphaea candida, Scirpus lacustris

##### **индифферентные**

Agrostis stolonifera

### **IV. Бореосубмеридиональная группа**

#### **А. Европейско-азиатско- североамериканские(голарктические) виды**

##### **эвриконтинентальные**

Equisetum fluviatile, Lycopus europaeus, Phalaroides arundinacea

##### **эвриокеанические**

Eleocharis acicularis

##### **индифферентные**

Juncus bufonius

#### **Б. Европейско-азиатские виды**

##### **эвриконтинентальные**

Alopecurus arundinaceus, Butomus umbellatus, Cicutu virosa, Rorippa amphibia, Sagittaria sagittifolia, Sium latifolium, Veronica scutellata

##### **эвриокеанические**

Carex caespitosa, Iris pseudacorus, Potamogeton lucens

##### **индифферентные**

Lysimachia vulgaris, Nuphar lutea

### **V. Температно-субмеридиональная группа**

#### **А. Европейско-азиатско-североамериканские виды**

##### **эвриконтинентальные**

Scolochloa festucacea

##### **эвриконтинентальные**

Veronica beccabunga

##### **эвриокеанические**

Carex pseudocyperus, Naumburgia thyrsiflora, Typha angustifolia

**индифферентные**

Persicaria amphibia, P. lapathifolium

**Б. Европейско-азиатские виды**

**эвриконтинентальные**

Batrachium circinatum, Bidens radiata, Elatine hydropiper, Glyceria maxima, Rumex maritimus, R. ucrainicus, Scirpus radicans

**эвриокеанические**

Scirpus sylvaticus, Sparganium erectum, Veronica anagallis-aquatica

**индифферентные**

Potamogeton trichoides

**VI. Европейская бореальная группа**

**эвриконтинентальные**

Peucedanum palustre

**субокеанические**

Allisma juzepczukii

**VII. Европейская борео-температная группа**

**эвриокеанические**

Senecio tataricus

**VIII. Европейская борео-субмеридиональная группа**

**эвриокеанические**

Rorippa sylvestris

**IX. Европейская температурно-субмеридиональная группа**

**эвриокеанические**

Alisma lanceolatum, Glyceria fluitans, Nymphaea alba, Rumex obtusifolius, Solanum dulcamara

**X. Адвентивная группа**

**A. Североамериканские виды**

**эвриокеанические**

Elodea canadensis

Спектр хорологических групп видов озер Северо-Двинской системы в общих чертах отражает ботанико-географические закономерности района исследований с учетом длительного антропогенного воздействия на прибрежно-водную флору и растительность. Как видно, на озерах преобладают виды зонального распространения — бореальные, бореотемператные, бореосубмеридиональные и температурно-субмеридиональные, которых вместе насчитывается 63.

Мультизональных видов, которые иногда принимаются в качестве интразональных — 25. Адвентивное включение представляет североамериканский *Elodea canadensis* Michaux. Регионально-зональные особенности исследуемой гидрофильной флоры подчеркивают виды европейского распространения — 9, а также виды непосредственно

связанные в своем распространении с бореальной зоной — 15. В видов распространённых, кроме бореальной, еще и в других зонах, во флоре озер — 34. В целом флора озер Северо-Двинской системы имеет четко выраженный бореальный характер. В ее составе нет, например, субмеридиально-меридиональных видов, отмеченных для флоры водоемов Украины. На нашей территории не представлены также температурные виды. Во флоре Латвии по данным Страздайте и Стяпанавичене (1978) видов бореального распространения — 4. На этой территории нет также видов более южного распространения и совсем ничтожно представлена температурная группа. Из особенностей флоры водоемов севера европейской части бывшего СССР, которые четко выражены на озерах системы, укажем на преобладание европейско-азиатско-североамериканских видов (циркумполярных — по терминологии других авторов) — 39. Географическое положение озер в центральных районах севера европейской России обуславливает преобладание в составе флоры континентальных видов (55) над океаническими и индифферентными (соответственно 28 и 17 видов), что видно из таблицы 12. Обратное соотношение наблюдается во флоре Литвы и Украины, где преобладают океанические виды. При этом континентальность флоры исследованных нами озер выступает не за счет участия настоящих эукоинентальных видов (их всего 2), а видов с более широким диапазоном к этому экологическому фактору — так называемых эквикоинентальных, то-есть более пластичных. Это обстоятельство, а также значительный удельный вес видов океанического распространения указывает на имевшие место связи нашей флоры с флорой северных атлантических районов.

Таблица 12

**Показатели хорологических групп видов (ХГВ) озер Северо-Двинской водной системы. Количество видов**

ХГВ	Континентальных	Океанических	Индифферентных	Всего
<b>I. Мультизональная</b>	9	6	10	25
<b>II. Бореальная</b>	12	-	-	12
<b>III. Борео-температная</b>	6	7	5	18
<b>IV. Бореосубмеридиональная</b>	10	4	3	17
<b>V. Температно-субмеридиональная</b>	9	6	3	18
<b>VI. Европейская бореальная</b>	1	1	-	2
<b>VII. Европейская борео-температная</b>	-	1	-	1
<b>VIII. Европейская борео-субмеридиональная</b>	-	1	-	1
<b>IX. Европейская температурно-субмеридиональная</b>	-	5	-	5
<b>X. Адвентивная</b>	-	1	-	1
<b>Всего</b>	47	32	21	100

## Глава 6. Ботанико-географическое районирование гидрофильной флоры и растительности Восточно-европейской равнины

*Общие положения.* Вопросы ботанико-географического районирования гидрофильной флоры в литературе специально, за редким исключением, не поднимались. Пожалуй единственной попыткой в этом была работа Клинковой (1992), где приводится схема районирования сравнительно небольшой территории, ограниченной Нижним Поволжьем, в основу которого положены особенности распространения гидрофильных видов и границы ареалов. К настоящему времени накопилось значительное количество региональных исследований по флоре и растительности водоемов, представляющих необходимую фактологическую основу районирования этого экологического типа. Следует однако отметить, что пользоваться этими данными необходимо с известной долей коррекции, так как многочисленные водохранилища, каналы, пруды, коллекторные сети и другие искусственные водоемы искажают первоначальную картину географического распространения гидрофитов.

Основы общего и частного ботанико-географического районирования в отечественной литературе разработаны довольно детально (Александрова, 1977; Билык, Брадис, 1962; Горчаковский, 1975; Кац, 1948, 1971; Клоков, Дубовик, Краснова, 1975; Сочава, 1952; Тахтаджян, 1978; Цинзерлинг, 1932; Юркевич, Гельтман, 1965; Юрцев и др., 1978; и др.). Большой интерес представляют коллективные монографии "Геоботаническое районирование СССР" (1947), "Геоботаническое районирование УССР" (1977), "Растительность европейской части СССР" (1980), а также схемы флористического районирования, принятые во "Флоре СССР", "Флоре европейской части СССР", "Флоре северо-востока европейской части СССР", "Сосудистых растениях Советского Дальнего Востока" и другие региональные сводки.

Предлагаемое районирование гидрофильной флоры и растительности предпринимается впервые и охватывает европейскую часть бывшего СССР. Это Восточноевропейская, или Русская равнина. Фактологической основой послужил свод и обобщение литературных источников по водной флоре и растительности бывшего СССР (Кузьмичев, Краснова, Карасева, 1992) и зарубежных стран, а также личные исследования. Районирование является ботанико-географическим в том смысле, что данный экологический тип рассматривается нами в тесной связи с географией всего растительного покрова европейской части бывшего СССР.

Ботанико-географическое районирование гидрофильной флоры и растительности основывается на следующих флористических и ценологических критериях:

- 1) Состав и соотношение видов, относящихся к разным типам геоэлементов

2) Ценобитические позиции видов, их активность в структуре гидрофильной растительности

3) Роль основных формаций в сложении гидрофильной растительности

4) Генетические типы водоемов (пойменные, водораздельные низменностей, водораздельные возвышенностей и т. д.) и особенностей их растительного покрова с акцентом на озера внепойменного залегания.

*Схема районирования растительного покрова вод и прибрежий Восточноевропейской равнины:*

**Группа провинций зоны полярных пустынь и тундр**

Арктическая Восточноевропейская провинция

Тундровая Восточноевропейская провинция

Новоземельская подпровинция

Кольская (Лапландская) подпровинция

Канинская подпровинция

Малоземельская подпровинция

Большеземельская подпровинция

**Группа провинций лесной зоны**

Кольско-Карельская провинция

Прибалтийская провинция

Ладожско-Ильменская провинция

Северо-Двинская провинция

Печорско-Североуральская провинция

Верхневолжская провинция

Полесская провинция

Волжско-Камская провинция

**Группа провинций лесостепи и степной зоны**

Южноукраинско-Бессарабская провинция

Заволжская провинция

Нижневолжская провинция

Волжско-Донская провинция

Нижне-Донская провинция

Основной хорологической единицей предлагаемого районирования является провинция. В границах Тундровой провинции выделены подпровинция. Несомненно, региональные различия в структуре гидрофильной флоры и растительности могут иметь место и для других провинций и они нами интуитивно улавливаются, однако для обоснования выделов на уровне подпровинций пока нет достаточного материала. По этой причине районирование оказалось возможным провести только для европейской части бывшего Союза, наиболее изученной в сравнении с азиатской. По-видимому подпровинция может быть последней хорологической единицей при районировании гидрофильной флоры и растительности. Территориальные единицы более низкого ранга для данного типа растительности не выражены. По крайней мере, для этого необходима разработка специфических подходов и методов.



## Группа провинций зоны полярных пустынь и тундр

Арктическая Восточноевропейская провинция

Источники: Александрова, 1969, 1977, 1980; Говоруха, 1970; Толмачев, Шухтина, 1974.

К этой провинции относятся архипелаг Земли Франца-Иосифа и северная оконечность северного острова Новой Земли. В. Д. Александрова (1980) эти районы относит к полярным пустыням с крайне скудной флорой (несколько десятков видов) и растительностью. В структуре растительности доминируют лишайники, мхи и печеночники. Участие цветковых незначительное. В составе последних полностью отсутствуют настоящие (облигатные) водные и прибрежно-водные формы. Они встречаются единичными экземплярами или маленькими группами и имеют почти миниатюрные размеры, едва приподнимаясь над покровом лишайников и мхов. Гидрофильная растительность, о которой можно говорить с известной долей условности, развивается вдоль временных ручьев, вытекающих в короткий вегетационный период из-под тающих снежников и представлена мхами *Campyllum stellatum* Hedw. et Jens, *Hydrohypnum polare* (Lindb.) Broth., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum., *Bryum tortifolium* Brid., из сосудистых - стерильными дернинками *Cochlearia groenlandica* L., *Deschampsia borealis* Roschev., *Cerastium arcticum* Lange, *Phippsia algida* (Soland.) A.Br., *Saxifraga cernua* L.

Тундровая восточноевропейская провинция

*Новоземельская подпровинция*

Источники: Александрова, 1956; Вехов, 1994, 1995, 1997; Вехов, Кулиев, 1995; Городков, 1935; Зубков, 1932; Кац, 1948.

Подпровинция занимает почти все западное побережье Новой Земли и южную часть Южного острова, а также остров Вайгач. В структуре растительности преобладают сообщества травяно-кустарничковых моховых и лишайниковых тундр с доминированием *Salix polaris* Wahl., *S. reptans* Rupr., *Dryas octopetala* L. Флора представлена преимущественно арктическими, аркто-альпийскими и бореальными видами. Водная растительность приурочена к приморской низменности и внутренним озерным котловинам на вечной мерзлоте и выступает в комплексе с болотами. На мокрых ровных пространствах распространены *Arctagrostis latifolia* (R.Br.) Griseb., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Carex aquatilis* ssp. *stans* (Drej.) Hult., *Carex misandra* R.Br., *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Nardosmia frigida* (L.) Hook., *Dupontia fischeri* R. Br., *Caltha arctica* R.Br., образующие более или менее сомкнутый покров, который можно рассматривать как одну из начальных стадий заболачивания. Характерно отсутствие плавающих и погруженных форм, что скорее объясняется не столько особенностями климата, в целом сурового и крайне неблагоприятного, а относительной молодостью территории и не сложившейся флорой, продолжающей формироваться.

*Кольская (Лапландская) подпровинция*

Источники: Александрова, 1981, 1983; Кац, 1971; Раменская, 1983; Цинзерлинг, 1935

Подпровинция занимает северные и северо-восточные, в основном прибрежные районы Кольского полуострова. Господствующим типом растительности являются кустарниковые и кустарничковые тундры в сочетании с болотами.

Водная растительность из-за короткого вегетационного периода и слабой трофии развита скудно. Характерны два экологических комплекса - континентальных пресных вод и приморский литоральный. В составе первого преобладают воздушно-водные в общем факультативные формы с заметным участием циркумполярных арктических видов - *Equisetum fluviatile* L., *Carex maritima* Gunn., *C. rostrata* Stokes, *C. saxatilis* L., *C. rariflora* (Wahl.) Smith, *C. media* R.Br., *C. aquatilis* subsp. *stans* (Drej.) Hult., *C. vesicaria* L., *Eriophorum polystachion* L., *Eleocharis acicularis* Roem. et Schult., *E. uniglumis* (Link) Schult., *Juncus biglumis* L., *J. triglumis* L., *J. trifidus* L., *J. filiformis* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Arctagrostis latifolia*, *Agrostis gigantea* Roth, *A. stolonifera* L., *A. mertensii* ssp. *borealis* (Hartm.) Tzvel., *Phippsia algida* (Soland.) B.Br., *Arctophila fulva*, *Alopecurus aequalis* Sobol., *Caltha palustris* L., *Sagina saginoides* (L.) Karst., *Rorippa islandica* (Oed.ex Murr.) Borb., *Castilleja lapponica* Gand., *Ranunculus samojedorum* Rupr., *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Cochlearia groenlandica*, *Nardosmia frigida*, *N. laevigata* (Willd.) DC.

Количество погруженных и полупогруженных форм невелико - *Isoetes lacustris* L., *I. echinospora* Durieu, *Sparganium hyperboreum* Laest., *Hippuris melanocarpa* N.Semenova-Tjan-Schanskaja, *Potamogeton filiformis* Pers., *P. pectinatus* L., *Subularia aquatica* L., *Myriophyllum alterniflorum* DC., *Montia fontana* L., *Utricularia minor* L., *Batrachium peltatum* (Schränk) C. Presl, *B. maritimum* (Arrhen. et Fries) Fries, *Ranunculus pallasii* Schlecht., *Callitriche verna* L.

Перечисленные виды этой группы в большинстве едва заходят в пределы подпровинции, имеют единичные местонахождения и находятся на пределе географического ареала. Сколько-нибудь заметной ценотической активности они не проявляют. Исключение составляет *Carex aquatilis*, формирующий моноценозы, к которым иногда примешивается *Equisetum fluviatile*.

Своеобразен приморский песчаный галомезогигрофильный комплекс, представляющий региональный бореальный субокеанический вариант соответствующего макрокомплекса, распространенного в пределах Евразии на сырых приморских песках и мелководьях прибрежной зоны. Экологически и систематически он неоднородный. По отношению к фактору засоления преобладают факультативные галофитные формы. Типичных галофитов немного. К сырым засоленным пескам приурочены *Alopecurus aequalis*, *Agrostis stolonifera* subsp. *straminea* (Hartm.) Tzvel., *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl., *P. phryganoides* ssp. *asiatica* (Hadac et A. Love) Tzvel., *P. capillaris* (Liljeb.) Jans., *P. coarcta* Fern. et Weath., *Elytrigia repens* (L.) Nevskij, *Calamagrostis deshampsioides* Trin., *Bolboschoenus maritimus* L., *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Carex mackenziei* V. Krecz., *C. lapponica* O.

*Lang, C. glareosa* Wahl., *C. paleacea* Whal., *C. aquatilis* ssp. *stans*, *S. salina* Wahl., *Juncus castaneus* Smith, *J. balticus* Willd., *J. arcticus* Willd., *Rumex aquaticus* ssp. *protractus* (Rch. fil.) Rech. fil., *R. acetosella* L., *Polygonum oxyspermum* C.A. Mey., *Atriplex nudicaulis* Bogusl., *Spergularia marina* (L.) Grieseb., *Oberna uniflora* (Roth) Ikonn., *Dianthus superbus* L., *Cakile lapponica* Pobed., *Hippuris lanceolata* Retz., *Armeria labradorica* Wallr., *Plantago maritima* L., *Tripolium vulgare* Ness. В морских водах развиваются *Zostera marina* L., *Ruppia maritima* L.

#### *Канинская подпровинция*

Источники: Андреев, 1931; Арктическая флора СССР; С.Г. Григорьев, 1929; А.А. Григорьев, 1946; Кац, 1971; Перфильев, 1934-1936.

Подпровинция занимает полуостров Канин, расположенный между Баренцевым и Белым морями. В растительном покрове основная роль принадлежит южному (канинско-печорскому) варианту тундр. Последние представлены ивняково-мелкоерниковыми, осоково-кустарничковыми зеленомошными и мелкоерниковыми травяно-кустарничковыми зеленомошно-сфагновыми ценозами. В западной и центральной части полуострова распространены крупноивняковые травяно-кустарничковые зеленомошно-долгомошные тундры. Болот больше всего в южной части полуострова.

Водная растительность представлена двумя экологическими вариантами: периодически заливаемых во время приливов участков побережий и озерно-речным.

В приморской полосе, особенно в дельтовых участках рек, называемых лайдами, распространены сообщества с участием *Triglochin maritima* L., *T. palustre* L., *Carex norvegica* Retz., *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Alopecurus arundinaceus* Poir. s.l., *Atropis distans* Grieseb., *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia europaea* L., *Plantago maritima* L., *Tripolium vulgare*, *Hippuris tetraphylla* L.

Континентальный вариант связан с реками и озерами. Последних особенно много в южной половине полуострова. Погруженных и плавающих видов немного - *Myriophyllum spicatum* L., *M. verticillatum* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *P. alpinus* Balb., *P. praelongus* Wulf., *P. pectinatus*. Обилие последних заметно увеличивается к югу. Из воздушно-водных для зарастающих водоемов характерны *Equisetum fluviatile*, арктический циркумполярный *Arctophila fulva*, *Caltha palustris*. Во временных водоемах и лужах встречаются *Hippuris vulgaris* L., *Cicuta virosa* L., *Sparganium minimum* Wallr., *S. hyperboreum*, *Ranunculus sceleratus* L., *Callitriche autumnalis* L., *Nardosmia frigida*, *N. laevigata*.

#### *Малоземельская подпровинция*

Источники: Арктическая флора СССР; Грибова, 1980; Кац, 1948, 1971; Корчагин, 1937; Лесков, 1936; Постовалова, 1969; Юрковская, 1980.

Подпровинция расположена между Горлом Белого моря и р. Печорой. Доминирующее положение в растительном покрове принадлежит тундрам и болотам. В полосе северных тундр преобладают кус-

тарничково-моховые и кустарничково-лишайниковые, реже ивняковые ценозы. Более разнообразны южные тундры, представленные несколькими вариантами. Далее на юг они постепенно переходят в березовые предтундровые редколесья. Флора не отличается богатством и включает 377 видов (Ребристая, 1977). Специальных работ по водной флоре и растительности этого района нет, что по-видимому объясняется отсутствием значительных по площади водоемов. Однако из имеющихся флористических сводок можно допустить что состав гидрофильной флоры не отличается многообразием и включает около двух десятков видов. Воздушно-водная растительность представлена преимущественно разреженными группировками *Equisetum fluviatile*, *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis*, к которым примешиваются *Nardosmia frigida*, *Caltha palustris*, *Ranunculus hyperboreum*, *R. pallassii*, *Hippuris vulgaris*. Столь же небогата и однообразна погруженная растительность, в сложении которой несколько заметна роль рдестов, прежде всего *P. pectinatus* (чаще в водоемах с песчаными и супесчаными грунтами), *P. praelongus* (глубокие проточные водоемы), *P. gramineus*, *Lemna trisulca* L., *Callitriche verna*, *C. autumnalis*.

Более исследованным является вариант, связанный с морскими водами, изученный А.А.Корчагиным (1937), хотя и под несколько иным углом зрения. Самые низкие уровни, заливаемые дважды в сутки, заняты группировками *Triglochin maritima*, *T. palustre*, *Agrostis stolonifera* ssp. *straminea*, *Alopecurus arundinaceus*, *Dupontia fischeri*, *Eleocharis uniglumis*, *Carex salina* Wahl., *C. subspathacea*, *Juncus gerardii* ssp. *atrofuscus* (Rupr.) Tolm., *Hippuris tetraphylla*, *Plantago maritima*, *Tripolium vulgare*, *Puccinella maritima*, *P. capillaris* (Liljeb.) Jans. s.l.

#### *Большеземельская подпровинция*

Источники: Вехов, 1980, 1984; Гецен, 1964; 1970; Постовалова, 1969; Ребристая, 1977; Ребристая, Токаревских, 1967.

Подпровинция занимает обширную территорию, расположенную к востоку от р. Печоры до Северного Урала. Наибольшее участие в сложении растительного покрова имеют варианты ерниковых, ивняковых и кустарниковых тундр в сочетании с плоскобугристыми болотами на вечной мерзлоте. Реже встречаются дриадовые и осоково-разнотравные тундры. Флора территории отличается по сравнению с предыдущей подпровинцией относительно высоким флористическим богатством - 475 видов (Ребристая, 1977).

Состав гидрофильной флоры в таксономическом отношении беден. М.В. Гецен (1964) и О.В. Ребристая и С.А. Токаревских (1967) для Вашуткиных озер отмечают 18 видов. Преобладают широкоареальные эвритопные бореальные виды, в основном проникающие по рекам из таежной зоны. Гипоарктические формы представлены единственным *Sparganium hyperboreum*. К арктическим по происхождению относятся *Ranunculus pallassii*, *R. hyperboreus* (Ребристая, Токаревских, 1967; Ребристая, 1977).

Водная флора и растительность связана с многочисленными водоемами, в основном с озерами. Последних в районе больше, чем

в Малоземельской тундре. На водоразделах расположены обширные по площади реликтовые озерные системы (Вашуткины, Падимейские, Харбейские). По данным Н.В. Вехова (1984) в них отмечено наибольшее видовое разнообразие и в каждом из них встретится от 21 до 30 видов. Исключительно в реликтовых озерах встречаются *Potamogeton pectinatus* f. *interruptus* (Kit.) Aschers., *Batrachium foeniculaceum*, *B. kaufmannii* (Clerc.) V.Krecz., *Ceratophyllum demersum*. Наиболее насыщены гидрофитами хорошо прогреваемые участки мелководий на глубинах до 3.3 м. Воздушно-водная растительность вдоль берегов сплошного пояса не образует.

Флора ледниковых озер менее разнообразна. Хорошо выражен пояс прибрежной растительности с преобладанием *Arctophila fulva*, *Equisetum fluviatile*, *Carex aquatilis*. Погруженная растительность состоит из *Potamogeton lucens*, *P. praelongus*, *P. alpinus*, *P. berchtoldii* Fieb., *Myriophyllum spicatum*. На обсыхающих грунтах распространены *Ranunculus hyperboreus*, *Caltha palustris*, *Callitriche autumnalis*. Очень беден видовой состав водоемов, глубины которых обычно не превышают 1.5 м, хотя они и прогреваются до 22-23° С. Здесь отмечены *Potamogeton perfoliatus*, *P. berchtoldii*, *P. alpinus*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*. Вдоль берегов распространены *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis*, *Ranunculus hyperboreum*. В реках водная флора непостоянна и ее развитие зависит от наличия экотопов. Чаще всего они связаны с полностью или частично изолированными пойменными озерами, где отмечены *Potamogeton berchtoldii*, *P. gramineus*, *Myriophyllum verticillatum*. Прибрежно-водная растительность сформирована *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis*, *Nardosmia frigida*, *Menyanthes trifoliata*.

Приморский галогидрофильный вариант, как и в Малоземельской тундре, приурочен к периодически заливаемым во время морских приливов побережьям. В его составе преобладают циркумполярные галофильные виды. Специально этот вариант гидрофитона не исследовался, однако судя по отрывочным данным, он близок к малоземельскому.

### **Группа провинций лесной зоны**

#### **Кольско-Карельская провинция**

Источники: Абрамова, 1971; Вехов, Богданова, 1971; Вислоух, 1930; Лепилова, 1930; Лепилова, Чернов, 1930; Клюкина, 1965, 1974, 1977; Победимова, 1964; Раменская, 1938; Чернов, 1947; Чернов, Чернова, 1949; Личные данные.

Провинция расположена в пределах восточной окраины Фенно-Скандинавского кристаллического щита и отличается необычайно большим количеством озер, численность которых составляет около 44 тысяч, без учета повсеместно распространенных малых по площади лесных, по-местному называемых "ламбами". Из-за молодости территории речная сеть в обычном понимании не развита. Долины не выражены. Существующие реки представляют водно-ледниковые протоки, связывающие цепочки озер. Карелия и Кольский полуостров

представляют молодую область, лишь недавно в геологическом исчислении освободившуюся от последнего оледенения. Почти все озера, за исключением больших по площади, связаны с деятельностью ледника и его талых вод. Особенностью озер является их олиготрофия. Лесные ламбы в большинстве дистрофные. Климат территории слабо континентальный с четкими проявлениями атлантического, то-есть носит переходной характер, с прохладным летом, относительно теплой осенью и сравнительно мягкой зимой.

Зональный тип растительности представлен еловыми лесами, занимающими однако небольшие площади. В подзоне северной тайги распространены ельники воронично-черничные, сменяемые в средне-таежной подзоне группой ассоциаций ельников-черничников, ельников-кисличников, ельников-зеленомошников и некоторых других. Наибольшие площади заняты сосновыми лесами с преобладанием в почвенном покрове *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaeodaphne calyculata* и других. На юге среднетаежной зоны леса обогащены неморальными включениями - *Tilia cordata*, *Acer platanoides* L., *Alnus glutinosa*, *Ulmus glabra* Huds., *Asarum europaeum*, *Carex digitata*, *Viola mirabilis*, *Paris quadrifolia* и другие. Болотами занято более 20% территории. Сфагновые торфяники тяготеют к Прибеломорской низменности, травяно-сфагново-гипновые более характерны для западных районов рассматриваемой провинции.

Состав и ботанико-географические особенности гидрофильной флоры и растительности имеют ряд особенностей. Прежде всего, необходимо отметить довольно резко выраженное, вследствие близкого расположения природных зон, обеднение видового состава водных и прибрежно-водных растений при движении на север. Наиболее интересным в систематическом отношении является состав гидрофильной флоры в полосе средней тайги. По нашим исследованиям и данным цитированных выше источников здесь встречается почти весь набор видов, что и в центре европейской России, исключая *Trapa*, *Nymphoides*, *Salvinia*. Вместе с тем, для описываемой провинции чрезвычайно характерны виды субатлантического и близких гео-элементов - *Potamogeton filiformis*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Sparganium angustifolium*, *S. gramineum*, *Alisma juzepczukii* Tzvel., *A. gramineum*, *A. wahlenbergii* (Holmb. ex Sam.) Juz., *Sagittaria natans* Pall., *Nymphaea fennica* Mela, *Ranunculus reptanbundus* Rupr., *Hippuris tetraphylla*, *H. lanceolata*, *Littorella uniflora* (L.) Aschers., *Lobelia dortmanna* L.

Представлены оба варианта гидрофильной флоры - пресноводный и солоноватых вод. Пресноводный дифференцирован на олиго-мезотрофный и евтрофный субкомплексы. Первый приурочен к бедным или слегка евтрофируемым водоемам с песчаными и каменисто-песчаными грунтами. Руководящими видами являются *Lobelia dortmanna*, *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Myriophyllum alterniflorum* и по-видимому, специфическими популяциями *Equisetum fluviatile*, адаптированными к бедным водам. Развитые ценозы указанных

видов образуют типичный для севера Ленинградской области, Южной Карелии и соседней озерной Финляндии характерный лобелиево-полушниково-хвощевый тип озер. К перечисленным видам вследствие прогрессирующей евтрофикации, обусловленной чаще антропогенной деятельностью, примешиваются кувшинковые *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *N. pumila* и их гибридные формы, некоторые рдесты - *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. gramineus*, *P. filiformis*. Для подобных водоемов характерна изреженность травостоя. Общее проективное покрытие его обычно не превышает 15-20%. Отметим еще, что гидрофильная растительность вследствие высокой прозрачности, что вообще характерно для карельских озер, заходит на глубины превышающие 2.5-3.0 м. Еще более ограничен видовой состав лесных ламб, в большинстве расположенных среди торфяников или по их окраинам. Грунты илистые или илисто-торфянистые, сильно разжиженные. Почти единственным их компонентом являются кувшинковые. Эти водоемы представляют одну из последних стадий их заболачивания и заторфывания.

Богаче и разнообразнее состав гидрофильной флоры и растительности евтрофных водоемов. Хорошо развиты ценозы погруженных растений. Кроме перечисленных видов к ним примешиваются *Ceratophyllum demersum*, *Stratiotes aloides*, *Myriophyllum spicatum*, образующие подобие подводных лугов. Характерные для олигомезотрофного субкомплекса виды как правило отсутствуют или встречаются единично. Ценозы плавающей и погруженной растительности, кроме кувшинковых, сложены также *Persicaria amphibia*, *Potamogeton perfoliatus*, рясковыми. В целом прибрежно-водная растительность при наличии соответствующих условий развита достаточно хорошо, хотя мощных зарослей, подобных среднерусским или украинским, здесь почти не увидишь. Непременным компонентом их являются *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, реже *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Carex aquatilis*.

Растительность солоновато-водных водоемов приурочена к Финскому заливу. Частично изолированные водоемы или протоки по характеру растительности приближаются к описанным евтрофным, физиономически отличаясь нередко мощно развитыми зарослями. Видовой состав погруженной растительности обогащен *Zannichellia palustris* L., *Z. pedunculata* (в прибрежной зоне у Выборга), *Caulinia flexilis*, *C. tenuissima*. Отметим еще распространенные в полосе прибрежья Финского залива *Alisma juzepczukii*, *A. gramineum*, *A. wahlenbergii*. В защищенной литорали Белого моря на глубинах до 2.5 м развиты подводные луга из *Zostera marina*, *Ruppia maritima*.

Прибалтийская провинция

Источники: Балявичене, 1990, 1991; Бируля, 1890; Страздайте, Стяпанавичене, 1978; Стяпанавичене, 1979, 1983, 1986; Трайнаускайте, 1978; Шаркинене, 1964, 1988.

Провинция занимает крайние западные районы Восточноевропейской равнины, включая Литву, Латвию, Эстонию, Калининградскую

область, частично Псковскую и Новгородскую области. Территория характеризуется переходным климатом от морского к континентальному. Нарастание морских черт усиливается в направлении к Балтийскому морю, где выпадает наибольшее количество осадков - до 850 мм. В восточных районах их количество не превышает 550 мм. Территория характеризуется развитой речной сетью и большим распространением озер. Наибольшее по площади Чудское озеро по размерам сравнимо с Рыбинским водохранилищем. Большинство озер ледникового происхождения с максимальным сгущением в междуречье Нерис, Швентон и Западной Двины. Непосредственно на приморской низменной террасе довольно обычны мелководные озера, представляющие остатки бывших морских лагун, связанных с краевой зоной литориновых трансгрессий. Озера евтрофные и олигомезотрофные. Зональный тип растительности представлен широколиственно-еловыми лесами. На островах Хийума и Саарема распространены лесолуга.

Структуру флоры и растительности вод и прибрежий провинции определяют широкоареальные эвритопные виды с заметным участием атлантических и субатлантических элементов, связанных большей частью с олигомезотрофными водоемами. Своеобразие флоры определяют *Isoetes lacustris*, *Lobellia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Cladium mariscus*, *Hydrilla verticillata*, *Najas marina*, *Nymphaea alba*, *Nuphar pumila*, *Leersia oryzoides*, *Glyceria plicata*, *Potamogeton acutifolius*, *P. mucronatus*, *P. obtusifolius*, *P. filiformis*, *Lemna gibba*, *Catabrosa aquatica*, *Scolochloa festucacea*, выступающие доминантами и субдоминантами. В отдельных водоемах отмечены *Mimulus guttatus*, *Potamogeton rutilus*, *P. densus*, *Ranunculus fluitans*, *Caldesia parnassifolia*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Nymphoides peltata*, *Sparganium microcarpum*, *Utricularia ochroleuca*. Несомненно, что Прибалтийская провинция среди остальных рассматриваемых европейской части бывшего Союза отличается наибольшим разнообразием водных и прибрежно-водных растений, что сближает ее со Средней Европой, прежде всего Польшей. Причем сходство это подчеркивается близостью систематического состава. В растительном покрове евтрофных водоемов преобладают формации *Phragmiteta australis*, *Scirpeta lacustris*, *Nymphaeta candidae*, *Nuphareteta luteae*, *Persicarieta amphibiae*, олигомезотрофных - *Lobelieteta dortmannianae*, *Sparganieta angustifoliae*, *Isoeteta lacustris*. В приморской полосе отмечены сообщества *Zannichellieteta pedunculata*, *Najadeta minoris*, *Bolboschoeneteta maritimi* и ряд других.

Ладожско-Ильменская провинция

Источники: Белавская, Серафимович, 1973, 1977; Недоспасова, 1974; Распопов, 1961, 1971, 1985; Тувикене, 1966; Личные данные.

Провинция занимает низменную территорию, расположенную между Валдайской и Вепсовской возвышенностями в области последнего оледенения, выполненную главным образом озерно-ледниковыми отложениями. Территория дренируется реками Волхов, Полисть,



Мста, Вишера и другими, впадающими в озера Ладожское и Ильмень. Климат отличается ярко выраженной умеренностью с чертами суббореального ("ладожский" тип). Среднегодовое количество осадков составляет 750-800 мм. Плакорный тип растительности представлен еловыми лесами на слабоподзолистых и слегка торфянистых почвах. Наиболее распространенными являются долгомошные, сфагновые и долгомошно-сфагновые типы. В травостое доминирует гибридная форма европейской и сибирской ели. В травяном покрове часто встречаются неморальные включения. Территория отличается сильной заболоченностью. Здесь находится большой Полистово-Ловатский массив, сложенный преимущественно торфяниками верхового типа.

Водная растительность связана с озерами, крупнейшими из которых являются Ладожское и Ильмень. Степень зарастаемости первого составляет 0.2 %, второго - 8.5 %. В структуре гидрофильной флоры и растительности заметна роль субатлантических элементов: *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*. Наибольшую ценотическую активность проявляет первый из указанных видов. Особенность гидрофильному компоненту флоры придают *Sagittaria natans*, *Sparganium angustifolium*, *Nymphaea alba*, *Nuphar pumila*. Последний вид в связи с евтрофированием водоемов имеет склонность к расширению популяций. Укажем еще редкие *Potamogeton nodosus* Poir., *P. carinatus* Kupffer, *Alisma lanceolatum* With. В зарастании Ладожского озера доминирует тростник. Высокую активность также проявляют камыш озерный, рдест пронзеннолистный, местами тростянка овсяницевая. Иная картина наблюдается на озере Ильмень, гидрологически представляющем смешанную озерно-речную систему. Тростник совершенно отсутствует. Довольно велика роль рдеста блестящего, горца земноводного, сусака зонтичного. Остаточные незаторфованные водоемы (ламбы) по характеру растительности можно отнести к кувшинково-кубышковому (нимфейному) типу. Последний характерен также и для прибрежий аллювиально недейательных рек. Провинция отличается широким распространением многочисленных небольших по площади озер водораздельного залегания. Здесь можно выделить следующие типы по особенностям зарастания: тростниковый, хвощово-камышовый, рдестовый (с вариантами - рдестово-блестящий, рдестово-плавающий, рдестово-пронзеннолистный), смешанный.

#### Северо-Двинская провинция

Источники: Краснова, Кузьмичев, 1989; Краснова, 1988, 1992; Перфильев, 1934, 1936; Постовалова, 1969; Распопов, 1975, 1978, 1985; Симачева, 1985; Флора Северо-Востока европейской части СССР, 1974-1977.

Провинция занимает большую часть бассейна Северной Двины и орографически представляет низменную равнину, ограниченную с запада и юга системой возвышенностей - Андомской, Коношской, Тихвинско-Вепсовской с абсолютными отметками 250-265 м над уровнем

моря. Южную границу провинции можно условно провести по линии Череповец-Вологда. Климат умеренно-континентальный с нарастанием континентальности в северо-восточных районах. Слишком значительной разницы среднемесячных температур в северных и южных районах не наблюдается. Провинция расположена в основном в полосе среднетаежных и северотаежных лесов, представленных вариантами ладожско-северодвинских еловых зеленомошных кустарничковых лесов, сменяемых к северу карело-северо-двинскими разреженными еловыми с сосной и березой. В пределах провинции проходят восточные границы распространения *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb. В южных районах распространены широколиственные *Quercus robur* L., *Ulmus laevis* Pall., *Tilia cordata* Mill. и их травянистые спутники. В структуре болотной растительности преобладают сфагновые верховые торфяники. Специфический вариант представляют вересково-воронично-лишайниковые болота с вторичными озерами.

Водная растительность, кроме пойменных водоемов, связана с озерами. Самыми крупными из них являются Белое, Кубенское, Воже и Лача. Структуру гидрофильной флоры определяют широкоареальные эвритопные виды, имеющие тенденцию в сторону снижения активности. Это заметно по роли в сложении растительности рясковых, *Eleocharis acicularis*, *Batrachium circinatum*, *Sium latifolium*, *Peucedanum palustre*, *Limosella aquatica*, *Veronica beccabunga*, *Bidens tripartita*, *Glyceria maxima*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*. Своеобразие придают редкие или малораспространенные *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*, *Potamogeton filiformis*, *Nymphoides peltatum* (S.G.Gmel.) Kuntze, *Utricularia minor*, *Senecio tataricus* Less., *Sagittaria natans* Pall. Высокой активности достигает *Carex aquatilis*. Своеобразие также придают заходящие из области тундры высокобореальные *Sparganium hyperboreum*, *Potamogeton borealis* Rafin., *P. filiformis* Pers. var. *borealis* Rafin. Наиболее распространенными формациями являются *Phragmiteta*, *Scirpeta*, *Potamogetoneta lucentis*, *Persicarieta amphibiae*. В пределах провинции может быть выделена Белозерско-Сухонская подпровинция, в которую входят и озера Северо-Двинской водной системы. Ее отличает значительное участие неморальных включений в составе гидрофильной флоры - *Scolochloa festuacea*, *Iris pseudacorus*, *Senecio tataricus*, *Typha angustifolia*.

Печорско-Североуральская провинция

Источники: Болотова, 1954; Бутырина, 1977; Гецен, 1964, 1968; Гецен, Попова, 1976; Флора Северо-Востока европейской части СССР, 1974-1977.

Провинция расположена к востоку от предыдущей и занимает неоднородную в геоморфологическом отношении территорию, представляющую систему возвышенностей (Тиманский кряж, Каменноугольная гряда, кряж Чернышова, Малоковжинская возвышенность и другие с абсолютными отметками высот от 210 до 364 м над ур. м.), прерываемых низменными заболоченными пространствами. Восточ-

ная граница проходит по предгорьям Уральского хребта. Территория прорезана долинами многочисленных рек, крупнейшей из которых является Печора. Озер водораздельного залегания очень мало. Крупные из них Синдор, Ямозеро, Донты. Климат характеризуется резким нарастанием к востоку континентальности. Среднегодовое количество осадков в районе Сыктывкара составляет около 500 мм. Провинция расположена в пределах северной и частично средней тайги с преобладанием темнохвойных лесов, сменяемых на депрессиях олиготрофными и олигомезотрофными болотами. В структуре болотной растительности преобладают группы ельников-зеленомошников, ельников-черничников и других близких ассоциаций. Гидрофильная флора сложена в основном бореальными видами - *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Sparganium microcarpum*, *S. gramineum*, *S. glomeratum*, *Potamogeton trichoides*, *P. friesii*, *P. alpinus*, *Sagittaria natans*. Некоторые из них выступают доминантами. Роль *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis* ослаблена и они не часто образуют мощные густые заросли. Комплекс погруженных и плавающих растений хотя и представлен почти тем же набором видов, что и в предыдущей провинции, но физиономически он выражен слабо, что связано с невысокой трофностью вод. Комплекс гелофитов сложен *Carex aquatilis*, *C. acuta*, *Agrostis stolonifera*, формирующими чаще монодоминантные или маловидовые ценозы. Наибольшим флористическим и ценотическим разнообразием отличаются районы, обогащенные *Glyceria plicata*, *G. fluitans*, *Scolochloa festuacea*, *Catabrosa aquatica*.

#### Верхне-Волжская провинция

Источники: Белавская, 1967; Кузьмичев и др., 1990; Лисицына, 1979, 1990; Щербakov, 1991; Личные данные.

Провинция расположена в пределах верхней части бассейна Волги и геоморфологически представляет чередование низменностей и возвышенностей. Из последних наиболее значительны Валдайская, Чухломская, Смоленско-Московская, Клинско-Дмитровская гряды. Ботанико-географически территория расположена в пределах южной тайги и северной полосы широколиственных лесов. Преобладающими в структуре плакорной растительности являются ельники-черничники, ельники-зеленомошники, ельники-кисличники. Значительные площади заняты производными насаждениями - березняками, осинниками и сероольшаниками. Болота представлены всеми типами питания. Роль и значение верховых торфяников возрастает к северу. В южных районах преобладают низинные евтрофные болота.

Гидрофильная растительность, кроме пойменных водоемов, приурочена к озерам водораздельного залегания. Наибольшим их развитием отличается Валдайская возвышенность. Озера разного происхождения. Преобладают ледниковые и карстовые. Озеро Неро в Ярославской области представляет прогрессивно заболачивающийся водоем. Почти со всех сторон он окружен болотами. Большие площади заняты водохранилищами. Самое крупное из них Рыбинское.

Растительный покров прибрежий и мелководий составляет широкоареальные эвритопные виды, причем в их распределении по естественным водоемам наблюдается известная чересполосица, что очевидно объясняется неравномерностью расселения в начале голоцена. Без сомнения это относится к группе погруженных и плавающих - *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *M. sibiricum*, *Persicaria amphibia*, *Stratiotes aloides*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *P. natans*, часто выступающие ценозообразователями. При этом ценотические потенции четко проявляются также на водохранилищах, фиксируя одну из стадий сукцессий, связанных с их заселением.

Разнообразие вносят спорадически встречающиеся широкоареальные *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton crispus*, *P. praelongus*, *P. alpinus*, *P. pusillus*, *P. filiformis*, атлантический *Isoetes lacustris* (западные и северо-западные районы), высокобореальные *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*. В ценозах воздушно-водной растительности высокую активность проявляют *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Glyceria maxima* и немногие другие. Реже встречаются неморальные (в широком смысле) *Scolochloa festuacea*, *Leersia oryzoides*, *Sparganium minimum*, *Carex riparia*, со степным типом ареала - *Cyperus fuscus*, *Bolboschoenus maritimus*, *B. compactus*, *Rumex pseudonatronatus*, арктическо-бореальные - *Sparganium gramineum*, *S. angustifolium*. На вновь образованных водохранилищах на начальных стадиях сукцессий массового развития достигают *Alisma plantago-aquatica*, *Bidens radiata*, *Agrostis stolonifera*, *Typha latifolia*, *Rorippa amphibia*, *Butomus umbellatus*.

Большую степень самобытности флоры показывают озера ледникового происхождения. Особенности проявляются не только в составе видов, но и их распределении по отдельным водоемам. Карстовые и расположенные среди торфяников остаточные водоемы менее оригинальны. Последние в условиях усиленного антропогенного евтрофирования отличаются интенсивным развитием растительности, подверженной резким колебаниям, особенно погруженной. Примером может быть упоминавшееся озеро Неро. Самые большие площади гидрофильной растительности ранее были приурочены к пойменным водоемам крупных рек, в основном Волги, где многие виды были представлены очень большими популяциями *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Persicaria amphibia* и других, уничтоженных после создания водохранилищ. Представление о их ценотической и флористической структуре дают пойменные озера, находящиеся в зоне инженерной защиты в левобережной пойме Волги ниже Ярославля.

Полесская провинция

Источники: Семенихина, 1982; Андриенко, Попович, Шёляг-Сосонко, 1986; Зеров, 1939; Кузьмичев, 1992; Личные данные.

Провинция занимает Полесскую низменность в бассейнах Припяти и Днепра. Территория представляет крупное понижение, что обусло-

вило её значительное заболачивание и обводнение. Среднегодовое количество осадков достигает 550-650 мм. Зональный тип растительности представлен дубово-грабовыми (в западных районах) и дубовыми лесами. Однако вследствие геолого-морфологических условий, прежде всего широкого распространения песчаных и супесчаных грунтов, преобладающими являются сосновые и дубово-сосновые леса. Большие площади заняты болотами, преимущественно евтрофными и в меньшей степени мезотрофными.

Гидрофильная растительность связана с водоёмами водораздельного и пойменного залегания. Первых больше в западных районах.

Гидрофильная флора сложена в основном широкоареальными эвритопными видами. Своеобразие придают *Trapa natans* L. s.l., *Salvinia natans* L., встречающиеся однако не во всех водоемах, *Nymphaea minoriflora* (Simonk.) Wissjul., *Lobelia dortmanna* L., *Isoetes lacustris* L. (отдельные озера на западе Белорусского Полесья). Ценотическую структуру растительности вод и прибрежий отличает широкое распространение сообществ *Phragmiteta australis*, *Scirpeta lacustris*, *Nymphaeta candidae*, *Nupharetta luteae*, *Stratioteta aloidis*. При этом соответствующие виды отмечены в составе многих парциальных флор, включая классы экотопов сильно обводненных болот. Наибольшие площади гидрофильной растительности связаны с пойменными водоемами Припяти, Десны и их притоков. Олигомезотрофный вариант представлен фрагментарно и отмечен в западных районах Белорусского Полесья. К указанным выше полушнику озерному и лобелии Дортманна, по-видимому, следует отнести распространенные на этих озерах популяции *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*. Залитый водами Киевского водохранилища участок Днепра занят вторичной растительностью, в составе которой отмечаются вспышки отдельных видов, считающихся редкими, например, *Aldrovanda vesiculosa*. В многочисленных торфяных карьерах и мелиоративных каналах второго - третьего порядка интенсивно развиваются *Stratiotes aloides*, *Potamogeton nodosus*, *Nuphar luteum*, *Sparganium minimum*.

Волжско-Камская провинция

Источники: Богдановская-Гиензф, 1950; Лисицына, 1990; Лукина, 1970, 1982; Лукина, Никитина, 1977; Лукина, Смирнова, 1988; Петрова, Прилепский и др., 1991; Личные данные.

Физико-географически территория представляет систему местных возвышенностей, к которым относятся Галичско-Чухломская, Верхне-Камская, Вятский вал и другие с абсолютными высотами от 262 до 294 м над уровнем моря, дренируемые большей частью притоками Волги и Камы. Озер водораздельного залегания мало и распределены они неравномерно. К наиболее крупным из них относятся Галичское и Чухломское в Костромской области. В Горьковской области встречаются озера карстового и эолового происхождения.

Климат в целом умеренно-континентальный с нарастанием континентальности в восточных и юго-восточных районах. В почвенном

покрове на водоразделах преобладают серые лесные и оподзоленные почвы. Провинция расположена в области распространения преимущественно южнотаежных лесов, переходящих в широколиственно-еловые (подтаежные), причем наложение таежных и неморальных элементов порой поражает. Болот немного, преобладают евтрофные.

Водная растительность связана с пойменными водоемами, большинство которых залито большими и малыми водохранилищами. Систематическую и ценотическую структуру растительного покрова прибрежий и мелководий естественных водоемов отличает пестрота и неустойчивость, что по-видимому объясняется их сравнительной молодостью и переходным характером к азиатской России. Систематический состав гидрофильной флоры наряду с широкоареальными формами в отдельных районах в разной степени "разбавлен" *Isoetes lacustris*, *Nymphaea alba*, *N. tetragona*, *Potamogeton praelongus*, *P. acutifolius*, *P. alpinus*, *Salvinia natans*, *Trapa natans*, *Najas marina*, *Caulinia minor*, *Ceratophyllum pentacanthum*, *Utricularia minor*, *Sparganium glomeratum* и другими, выступающими иногда доминантами и субдоминантами.

На водораздельных озерах ценотический строй растительности определяют сообщества *Phragmiteta australis*, *Scirpeta lacustris*, *Typheta angustifoliae*, *Nymphaeta candidae* и другие. Состав растительности водохранилищ зависит от их уровня режима. Так на Чебоксарском водохранилище со стабильным уровнем на отдельных участках большие площади заняты кувшинковыми, практически отсутствующими на водоемах с переменным режимом. Часто встречаются *Butomus umbellatus*, формирующий большие заросли и индицирующий начальную стадию сукцессий водной растительности искусственных водоемов. В глухих заливах обычны *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, рясковые, часто образующие "подводные луга". В водохранилищах с переменным режимом (Камский плес Куйбышевского водохранилища) развивается типичный комплекс с преобладанием тростника, камыша озерного, некоторых рдестов.

### **Группа провинций степной зоны и лесостепи**

#### **Южноукраинско-Бессарабская**

Провинция Источники: Афанасьев, 1951, 1966; Кузьмичев, 1992; Краснова, 1977; Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989; Клоков, 1978; Пидопличко, Макаревич, 1937; Шеляг-Сосонко, Дубына, 1986; Личные данные.

Провинция занимает лесостепные и степные районы Украины и всю Молдову и орографически представляет чередование возвышенностей и низменностей. Климат характеризуется нарастанием континентальности с запада на восток. Среднее годовое количество осадков колеблется от 350 до 500-550 мм. Зональный тип растительности представлен широколиственными лесами с участием дуба с примесью граба и бука - в западных районах, липы - в восточных. Далее на юг из-за дефицита осадков леса сменяются степями разных типов.

Водная и сопутствующая ей растительность связана с пойменными водоемами, а на крайнем юге - дельтами рек и лиманами. В провинции много водохранилищ и прудов. Водная флора в узком понимании включает до 75 видов. Воздушно-водных форм около 60. Обе эти группы приурочены к континентальным водоемам. Особенностью провинции является эндемизм, открытый в родах *Trapa* L. и *Typha* L. Эндемическими являются *Trapa macrorhiza* Dobroc., *T. ucrainica* V. Vassil., *T. vilkoviensis* V. Vassil., *T. pseudocolchica* V. Vassil., *T. danubialis* Dobroc., *T. maeotica* Woronov, *T. borysthena* V. Vassil. Из видов с другими географическими связями отметим *Batrachium gilibertii* V. Krecz., *B. rionii* (Lagget) Nym., *Ceratophyllum tanaiticum* Sapieg., *Damasonium alisma* Mill., *Sagittaria trifolia* L., *Caldesia parnassifolia* (Bassi) Parl., *Potamogeton sarmaticus* Maemets, *Typha zerovii* Klok. fil. et Krasnova, *T. foveolata* Pobed., *T. pontica* Klok. fil. et Krasnova, *Wolfia arrhiza* (L.) Wimm. Синтаксономическая структура гидрофильной растительности следующая. Сообщества *Nymphaeta albae*, *Salvinia natantis*, *Trapa s.l.*, *Butometa umbellata*, *Nymphoides peltatae*, *Typheta angustifoliae*, *Phragmites australis*, *Potamogeton perfoliatus*, составляют основу растительности континентальных водоемов, включая и многочисленные искусственные, особенно водохранилища Днепра. Более разнообразна, в флористическом и ценобиотическом отношении, водная растительность Причерноморья Украины, связанная с плавнями Днепра, Днестра и Дуная. Наряду с пресноводным (континентальным) вариантом четко выражен гало-гидрофильный, представленный формациями *Bolboschoeneta maritima*, *Scirpus tabernaemontani*, *Najas maritima*, *Ruppia maritima*, *Zostera maritima*, *Zostera minoris*.

#### Заволжская провинция

Источники: Голубева, Шпак, 1977; Матвеев, Зотов, 1977; Определитель растений Башкирской АССР, 1966; Личные данные.

Орографически территория сложена Бугульминско-Белебеевской возвышенностью со средними высотами 250-400 м над уровнем моря и Общим Сыртом с высотами 200-380 м. Почвенный покров представлен черноземами разных типов. Климат - мягкий, континентальный. Среднегодовое количество осадков колеблется в пределах 500-600 мм. Зональный тип растительности представлен широколиственными липово-дубовыми лесами, которые к югу сменяются насаждениями байрачного типа.

Озер внепойменного залегания мало (Аслы-Куль, Кандры-Куль и немногие другие), поэтому гидрофильная растительность приурочена почти исключительно к речным водоемам. Основу флоры составляют, как и в других провинциях, широкоареальные эвритопные виды. Своеобразие заключается прежде всего в особо высокой активности тростника, телореза, хвоща приречного, камыша озерного, рясковых. Обычными в составе флоры становятся спорадически или не часто встречающиеся *Potamogeton crispus*, *Scirpus tabernaemontani*, *Carex riparia*, *Glyceria plicata*, *C. lithuanica*. Провинциальные особенности

подчеркивают виды в общем со средиземноморскими или субсредиземноморскими связями - *Crypsis schoenoides*, *C. alopecuroides*, *Bolboschoenus maritimus*, *Alisma loeselii*, *A. lanceolata*, *Eleocharis scythica*, *E. ovata*, *Cladium mariscus*. В зарастании водоемов доминантами, кроме вышеназванных особоактивных, выступают также *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Carex acutiformis*, *Batrachium trichophyllum*, *B. eradicatum*, *Rorippa amphibia*, *Ceratophyllum demersum*. В малых и средних реках интенсивного развития достигают нимфейные.

Нижеволжская провинция

Источники: Доброхотова, 1940; Живогляд, 1974, 1984; Клинова, 1991, 1992; Сагалаев, 1988; Сафонов, 1980; Скворцов, 1971; Фурсаев, 1928; Флора юго-Востока, 1927-1936; Личные данные.

Провинция находится почти полностью в пределах Прикаспийской низменности, расположенной частично ниже уровня Мирового океана и с абсолютными отметками высот от 28 м до 50 м. Территория характеризуется развитием соляно-купольной тектоники, орографически нашедшей выражение в виде низкогорий (Большой и малый Богдо, Чапчаги, Улаган), песчаных бугров, бессточных впадин, занятых солеными озерами (Эльтон, Баскунчак), лиманами. Значительное образование представляет Волго-Ахтубинская пойма шириной до 30 км, заканчивающаяся на северном Каспии грандиозной веерной дельтой, изобилующей озерами, протоками, островами и косами. Климат провинции на фоне других отличается наибольшей континентальностью и засушливостью. Зима холодная и ветреная с температурой в январе -10-5°. Лето жаркое с температурой в июле + 25.5°. Среднегодовое количество осадков достигает 70-150 мм. Почвы характеризуется облегченным механическим составом. Плакорный тип растительности представлен вариантом северо-туранских белополынных пустынных сообществ. Кустарниковые пустыни представлены сообществами с доминированием *Tamarix ramosissima*, *Calligonum aphyllum*.

Состав флоры и растительности водоемов провинции довольно своеобразен и четко дифференцирован на две экологических разновидности - пресных вод и сильно минерализованных водоемов. Первый связан преимущественно с системой Волго-Ахтубинской поймы и частично дельты; второй - с материковыми засоленными озерами и приморскими лагунами. Особый смешанный тип представляет растительный покров авандельты Волги.

Пресноводный вариант сложен *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Butomus umbellatus*, *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *Nymphaea alba*, часто выступающие доминантами. Своеобразие придают также ценотически активные *Salvinia natans*, *Trapa natans*, а также обычные, но не обильные *Marsilea quadrifolia* L., *M. strigosa* Willd., *M. aegyptiaca* Willd., *Pilularia globulifera* L., *Damasonium alisma* Mill., *Sagittaria trifolia* L., *Vallisneria spiralis* L., *Potamogeton sarmaticus* Maemets, *Ceratophyllum kossinskyi* Kuzen., *Aldrovanda vesiculosa* L.

Солоноватоводный (гликофильный) вариант включает как широкоареальные - тростник, рдест гребенчатый (представляющий



по-видимому экологическую форму или даже близкий вид) и другие, а также *Najas marina* ssp. *aculeata* Tzvel., *Caulinia minor*, *Bolboschoenus maritimus*, *B. compactus*, *Scirpus tabernaemontani*, *S. supinus*, *Cyperus glomeratus*, *Typha laxmannii*, *Zannichellia pedunculata*, *Callitriche transvolgensis* Tzvel.

Самого пышного развития по площадям и биомассе гидрофильная растительность достигает в дельте Волги, своеобразной ботанической эмблемой которой может быть величественный *Nelumbo caspicum* (DC.) Fisch., нередко формирующий большие заросли. Однако этот вид, по-видимому представляет элемент древней садовой культуры, впоследствии одичавший. Флороценогенетически его трудно связать с каким-либо флористическим комплексом. Кроме лотоса, массового развития достигают нимфейные, водяной орех, болотоцветник и некоторые обычные виды высокотравья.

Волжско-Донская провинция

Источники: Печенюк, 1982; Посохова, 1968; Титов, Печенюк, 1990; Самарина, 1974.

Провинция занимает центральные районы европейской России и орографически приурочена к Приволжской возвышенности и восточным отрогам Средне-Русской, между которыми расположена система местных равнин и низменностей. В общих границах провинция соответствует примерно району "Флоры Средней России" П. Ф. Маевского.

Зональный тип растительности представлен широколиственными лесами с преобладанием дуба и липы. Южнее, в степных районах, лесная растительность носит байрачный характер. Степная растительность представлена на севере луговыми степями и остепненными лугами, сменяемыми далее на юг богато - разнотравно-типчаково-ковыльными и разнотравно-типчаково-ковыльными степями. Болота евтрофные, в редких случаях мезотрофные, связанные с отрицательными формами рельефа. Преобладают травяные болота. Довольно характерны, хотя и занимают небольшие площади, черноольховые болота, приуроченные к притерасьям.

Гидрофильная растительность связана в основном с пойменными водоемами Волги и Дона и их притоков и в меньшей степени с водоемами водораздельного залегания, среди которых в отдельных районах значительное распространение имеют озера карстового происхождения.

Структуру растительного покрова вод и побережий определяют наряду с широкоареальными эвритопными видами также водяной орех, сальвиния, болотоцветник, некоторые редкие виды рдестов. И те и другие в пределах провинции проявляют максимум ценотической активности. Однако провинциальные особенности гидрофитона сглажены из-за необычайно сильного антропогенного влияния, прежде всего гидротехнического строительства. До создания каскада водохранилищ на Волге, Дону и их притоках многочисленные пойменные водоемы были заняты очень большими (по площадям) популяциями кувшинковых, телореза, сальвинии, рдестов и других. Для

водоемов с замедленным течением весьма характерным компонентом был водяной орех, отличавшийся необычайным разнообразием изменчивости плодов. Некоторые представления о структуре гидрофильной растительности дают малые и средние реки - Хопер, Сосница, Усмань, Битюг и другие.

Своеобразие гидрофильной флоры провинции придают редкие *Marsilea strigosa*, *M. quadrifolia*, *Caldesia parnassifolia*, *Zannichellia palustris*, *Typha laxmannii*, *Potamogeton sarmaticus*, *Wolfia arriza*, *Ceratophyllum tanaiticum*, *C. pentacanthum*, *Alisma gramineum*, *A. bjoerkqvistii* Tzvel., *Bolboschoenus maritimus*, *B. planiculmis*, *Caulinia minor*, *Najas major*.

Нижне-Донская провинция

Источники: Гринталь, 1983, 1984; Жудова, 1948; Захаров, 1933; Крашенинников, Горшкова, Иванова, 1928; Матюк, 1964; Флеров, 1930; Шехов, 1971, 1977; Шифферс-Рафалович, 1928; Растительный мир Калмыкии, 1977.

Провинция включает южные сниженные районы Среднерусской, Калачской и Приволжской возвышенностей и низменное Придонуе. Среднегодовое количество осадков составляет 250-350 мм. Плакородная растительность представлена разнотравно-типчаково-ковыльными и типчаково-ковыльными степями.

Гидрофильная растительность связана с водоемами, которые четко разделяются на три типа. Это собственно пойменные аллювиально-деятельных рек; водоемы плавнево-литоральных ландшафтов низовий Дона, Кубани и более малых рек; водоемы пересыхающих рек (в основном связанных с продолиной Маныча и Сарапупольской низменности).

В пределах провинции наблюдается вся гамма проявлений ценотической активности гидрофильных видов с оптимумом в эстуарных участках. В последних сосредоточены основные площади гидрофильной растительности с доминированием тростника, собственно определяющим плавневый ландшафт. Несколько меньшее участие принимают камыш озерный, рогоз узколистый. Последний образует чистые или смешанные сообщества с участием *Typha minima*, *T. laxmannii*. Указанные рогозы встречаются также небольшими пятнами. Обычны, хотя и не занимают больших площадей, сообщества *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*. На сплавинах отмечены *Iris pseudacorus*, *Thelypteris palustris*, *Sparganium erectum*, *Carex riparia*, *C. pseudocyperus*, *C. acuta*, *C. acutiformis*, *Lathyrus palustris*, *Lythrum salicaria*. Сообщества плавающих на поверхности воды растений представлены *Nymphaea candida*, *Nuphar luteum*, *Nymphoides peltata*, *Trapa natans* L. s.l., *Stratiotes aloides*, *Salvinia natans*, *Potamogeton natans*, погруженных - *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Vallisneria spiralis*. На участках авандельты в солоноватых или опресненных водоемах довольно обычны сообщества *Scirpeta litoralis*, *Bolboschoeneta maritimi*, *Najadeta maritimi*, *Zostereta maritimi*. В пойменных водоемах развитие

получает реофильный комплекс, однако несколько ценотически обедненный. Воздушно-водная растительность имеет ограниченное распространение.

Своеобразный галогидрофильный комплекс с элементами евтрофного развивается в сильно минерализованных внутренних континентальных водоемах провинции. Комплекс флористически беден: в отдельных водоемах встречается не более 8-10 видов. Воздушно-водная растительность здесь представлена сообществами *Phragmiteta australis*, *Scirpeta litoralis*, *S. kasachstanica*, *S. lacustris*, *Bolboschoeneta maritimi*, *B. planiculmis*, порывуженной - *Ceratoiphyllata demersi*, *Myriophylleta spicati*, *Potamogetoneta crispis*, *P. pectinati*, *Ruppieta maritimae*. Растительность с плавающими на поверхности воды листьями четко не выражена.

В флористическом отношении для провинции необходимо отметить следующие особенности. Прежде всего, нахождение в Сарпинских озерах замечательного эндемика *Zannichellia clausii* Tzvel. Там же обнаружен *Najas aculeata* Tzvel. Характерным видом горькосоленых озер, связанных с Манычем, является *Ruppia drepanensis* Tineo с несколько расширенным древнесредиземноморским ареалом. В провинцию заходят *Altenia filiformis* F.Petit, *Scirpus kasachstanicus* Dobroch. Последний показывает высокую ценотическую активность. В структуре воздушно-водной растительности, окаймляющих прибрежную зону, заметное участие принимает *Tamarix ramosissima* Ledeb., по-видимому представляющий элемент гигрофильного варианта саваноидного флористического палеокомплекса. Нельзя также не отметить высокую активность в дельтах рек в общем бореального *Nymphaea candida*.

## Глава 7. Основные черты истории и становления флоры озер Северо-Двинской водной системы и гидрофильного компонента флоры европейской России

Многообразие подходов и методов познания живого можно разделить на две группы — структурный и исторический. В ботанике (флористика, систематика, ботаническая география) начиная со второй половины 19 столетия большое внимание уделяется истории флоры и растительности, особенно в работах А. Энглера (Engler, 1877), Й. К. Пачоского (1910), А. Н. Краснова (1888, 1894), М. Г. Попова (1963) и других исследователей, заложивших основы исторической географии растений. Эволюция флоры и растительности представляет сложный непрерывный процесс, совершающийся на разных перекрещивающихся и взаимосвязанных направлениях. Р. В. Камелин (1973, 1987) развивает представления об уровнях организации живого — популяционно-видового, биоценотического, биотопологического. Им соответствуют три стороны непосредственно самого процесса эволюции — филогенез, филоценогенез, флоро — и фауногенез. Однако, как отмечает Р. В. Камелин, мы не знаем механизмов ни одной из этих сторон эволюции, объединяемых Ч. Дарвиным общей идеей естественного отбора наиболее приспособленных особей. С последним флористы и ботанико-географы сталкиваются постоянно. Это дает возможность рассматривать флору как результат видообразовательных процессов, сопровождавшихся в ходе расселения и многочисленных контактов между видами, появлением форм гибридогенного происхождения.

В этом разделе историю гидрофильной флоры изученных озер мы даем на фоне истории гидрофильного компонента флоры европейской России, привлекая при необходимости более обширные территории. Для выяснения этих вопросов нами использован метод флористических комплексов, на обосновании которых мы остановимся специально.

*Роль флористических комплексов в генезисе флоры.* В этой работе и в более ранних (Краснова, 1974; Дубовик, Клоков, Краснова, 1975) при реконструкциях истории флоры мы используем флористические комплексы. В литературе под флористическими комплексами подразумеваются группы видов, характеризующиеся какими-либо связями — систематическими, географическими, экологическими, историческими. Чаще однако в данное понятие вкладывается генетический смысл, то-есть флористический комплекс рассматривается как группа видов, объединенных с какого-либо момента времени общей историей их последующего развития. Именно так понимал их М. В. Клоков (1981). Существуют и другие понятия флористических комплексов, содержание которых рассмотрено Б. А. Юрцевым и Р. В. Камелиным (1991). В совместной с М. В. Клоковым и О. Н. Дубовик указанной выше

работе мы отмечали, что флора любого района представлена различными флористическими комплексами, в разной степени связанными с современными природными условиями. В то же время комплексы исторически обусловлены. Они гетерогенны в том смысле, что каждый из них имеет свою предисторию. Таким образом, флористический комплекс представляет сложное образование. В развитие этих представлений М. В. Клоков (1980) писал, что в общие комплексы объединяются виды различного происхождения и возраста, образуя с какого-то определенного момента их истории естественные коадаптированные группы. Древние виды, прежде чем войти в современные комплексы, до этого принимали участие в каких-то предыдущих и отличных от них флористических палеокомплексах. Мы почти дословно привели мысль своего учителя (Клоков, 1980:81).

Тем не менее, сущность флористических комплексов до сих пор остается нераскрытой, хотя к ним довольно часто обращаются исследователи, причем нередко в интуитивной форме при интерпретации конкретного материала. Между тем флористика, как и любая наука, нуждается в логической стройности методологического аппарата. Это обстоятельство побуждает нас предпринять анализ содержательной стороны самого явления — флористического комплекса.

Основу комплексов составляют виды. Как мы писали во «Введении», единицей учета флоры в флористических исследованиях должна быть географическая раса, исторически возникающая на определенной территории и развивающаяся далее в пространственно-временных координатах, под которыми в данном случае подразумевается непрерывно изменяющаяся (в геологическом исчислении) природная обстановка. В таксономическом отношении раса соответствует виду. Последний на языке метанауки представляет логическую категорию.

По степени близости географические расы различаются следующим образом:

1. Близкородственные, ареалы которых частично перекрываются, причем в зоне наложения встречаются расы гибридогенного происхождения. 2. Изолированные, не имеющие непосредственного контакта филогенетически близкие расы. М. В. Клоков (1973, 1974) называет их совидиями. Они включают как самые древние, архаичные расы, так и более молодые, продвинутые. 3. Географические расы, имеющие родственные формы, но не обнаруживающие филогенетической близости. 4. Географические расы, не имеющие близкого родства и рассматриваемые в качестве единичных представителей отдельных родов. 5. Географические расы с еще большей степенью изоляции (на уровне подсекций и секций).

Приведенная типология графических рас разработана украинскими флористами, прежде всего М. В. Клоковым, преимущественно на материале степной флоры с дифференциацией на экологические варианты — собственно степной черноземный, псаммофильный, петрофильный (кальцефильный, силикофильный и другие разности) и кри-

тико-систематическом изучении всего состава украинской флоры. Отметим, что в этом отношении степень изученности гидрофильной флоры не идет ни в какое сравнение. Причины здесь разные. Одна из них заключается в особенностях самой структуры гидрофильного компонента флоры, прежде всего, ограниченности таксономического разнообразия.

Флористический комплекс под углом зрения слагающих его рас представляет сложную мозаику, лишенную однако случайности. Безусловно, его ядро составляют географические расы, близкие в филогенетическом отношении. Это характерно для комплексов, развивающихся длительное время, и преемственно связанных с исходными палео- и протокомплексами, например петростеппофитона Украины, который содержит в своем составе ряд филогенетически близких рас. В противоположность ему черноземный степной флористический комплекс молодой, по-видимому четвертичный, или по крайней мере захватывающий верхи плиоцена. Он является гетерогенным, флорогенетически мало оригинальным, на что неоднократно обращал внимание Й. К. Пачоский (1910), А. Н. Краснов (1894) и более поздние исследователи. Черноземы представляют новейшее образование в структуре почвенного покрова Земли. Их флора носит сборный характер. Филогенетические ряды не успели выработаться из-за ограниченности времени.

Систематически близкие расы отмечаются для степпофитона в целом, включая в него все экологические варианты. Тем самым создается впечатление некоторой их автономности. На самом деле все обстоит иначе. В природе они часто контактируют. Имеющая место пространственная изоляция не препятствует обмену отдельными популяциями. Любая процветающая географическая раса вследствие «давления жизни» неизбежно стремится к экологической экспансии, занимая биологически равноценные или близкие экотопы. «Верными» к определенному типу субстрата остаются только, пожалуй, архаичные, с сокращающимся ареалом расы, называемые в ботанической географии реликтовыми. Зоны жизни чаще соответствуют не одному флористическому комплексу, а обычно группе родственных, интегрированных, то-есть с невысокой степенью целостности, что создает для исследователя дополнительные трудности в их выявлении и типологии.

Комплексы неравноценны во многих отношениях, прежде всего по их роли в структуре современного растительного покрова. Ценологически активными, занимающими доминирующее положение, нередко оказываются молодые, порой не сформировавшиеся комплексы. Примером может быть упоминавшийся черноземный (степпофитон). Близким аналогом может быть явно конгломеративный комплекс — палюдофитон. Как отмечает А. И. Кузьмичев (1992), оба они, по-видимому, представляют синхронное образование, и сформировались из готового материала, хлынувшего на равнины Евразии в конце плиоцена — начале четвертичного периода. Конечно, для реализации

ценотических потенций мигрантов необходимы свободные, достаточно обширные, по занимаемым площадям экотопы, чтобы на них могли развиваться соответствующие типы растительности. Подобные условия под влиянием направленного развития природной среды имелись к началу плейстоцена вследствие выпадения термофильных видов и целых сообществ. Освободившиеся экотопы были освоены пришельцами других флор, вступившими в контакт с местными микро-мезотермными формами. В природе всегда имеется материал для формирования неоконплексов, на что с геологической точки зрения обращал внимание А. Н. Криштофович (1946).

В ходе непрерывного процесса флороценогенезиса предпосылки формирования флористических комплексов всегда имеют место. Однако из-за отсутствия необходимой арены жизни они почти сразу же переходят в реликтовое состояние. Исследователи обращают на них внимание в случаях резкого контрастирования экотопов и специфичности поселяющейся на них растительности. Некоторые из них действительно являются реликтовыми, сократившими свой ареал. К ним безусловно относится комплекс меловой флоры, хотя это, может быть, и не совсем типичный пример. Более часты случаи, когда начавшие формироваться комплексы через какое-то время прекращают свое развитие, едва выйдя из состояния экогенетической группы видов. Впоследствии они поглощаются близкими по экологии родственными комплексами. Примером может быть открытый нами в Северном Приазовье сублиторальный флористический комплекс, ограниченный по распространению и носящий глубоко реликтовый характер, отличаясь резко изолированными в системе родов эндемическими видами, на которых считаем уместным остановиться. *Gagea maeotica* Krasnova является представителем монотипной секции *Maeoticae* Krasnova. Другой вид *G. artemczukii* Krasnova, занимает обособленное положение в широком и сборном ряде *Dibulbosae* (Краснова, 1972). Первый из видов следует признать как явление глубоко реликтовое, второй можно считать представителем отдельного монотипного узкоэндемичного и реликтового ряда (в обычном для отечественной флористики понимании). Комплекс приурочен к древней литорали Азовского моря, впоследствии вышедшей из-под его влияния и вступившей в континентальную фазу, что и прервало его развитие. Другим примером может служить олигомезотрофный вариант гидрофильного флористического комплекса, представленный видами *Lobelia dortmanna*, *Isoetes lacustris* и немногими другими. В качестве самостоятельного комплекса он начинал формироваться неоднократно в плейстоцене, каждый раз прерываясь ледниковыми эпохами. Последняя своего рода попытка связана с голоценом. Сейчас комплекс приурочен к олигомезотрофным водоемам Северо-Запада России, в области последнего оледенения. Можно ожидать его дальнейшего развития, для чего необходимо время и наличие слабо минерализованных водоемов, имеющих однако тенденцию, независимо от антропогенной деятельности к евтрофированию. В данном случае перед нами экогенетиче-

ская группа видов, не имеющая возможностей полностью трансформироваться в флористический комплекс. На междуречье Днепра и Молочной (бывшая долина Пра-Днепра) на крайнем юге степной зоны Украины в западинах — подах сформировался специфический подовый флористический комплекс, гидрофильный вариант которого был рассмотрен А. И. Кузьмичевым (1992) под несколько иным углом зрения. Комплекс молодой, начавший свое развитие с конца плиоцена, хотя и не очень многочисленный. Ряд видов по отношению к подам являются факультативными (*Damasonium alisma*).

Флористические комплексы имеют ареал и приурочены к определенным естественно-историческим районам. В этом отношении их типизация должна основываться на схеме природного районирования Земли. Сложность однако заключается в том, что полного соответствия ареалов комплексов и природного районирования обычно не наблюдается. Флористические комплексы несут на себе отпечаток прошлых связей с прежней географической средой.

Флористические комплексы не изолированы и находятся в постоянном взаимодействии с другими комплексами. Главная и основная форма связей это, конечно, обмен популяциями. При этом расселению способствует сам строй комплекса, подразумевающая складывающиеся ценоотические отношения между видами. В очень старой работе Е. П. Коровина (1934), не потерявшей однако своего значения, различаются сукцессионные и автономные миграции. По мысли этого автора первые не сопровождаются видообразованием, вторые, наоборот, связаны с формообразовательными процессами. Правда, Е. Н. Синская (1948) подвергает сомнению сам факт существования сукцессионных миграций в чистом виде. В случае с флористическими комплексами какие-то популяции выходят за пределы комплексов, неизбежно изменяясь, в том смысле, что трансформируются в другие или выпадают. Отдельные популяции ассимилируются близкими по экологии комплексами и в этом случае формообразование носит замедленный характер, как бы находясь в скрытом виде. Причина обмена популяционным материалом объясняется межвидовой и внутривидовой конкуренцией. Однако проецировать в прошлое фактор конкуренции при объяснении истории флоры не всегда представляется возможным. По крайней мере, об этом можно говорить крупными мазками, например, при объяснении экологической экспансии цветковых (Голенкин, 1947; Тахтаджян, 1970).

Методики выделения флористических комплексов вследствие их уникальности, неповторимости с точки зрения происхождения и развития, современной структуры, на сегодняшний день не существует. Вряд ли она возможна в ближайшем будущем. Исследователь обычно оперирует обширным массивом данных, из которого он отбирает необходимый материал, созвучный его представлениям об этапах и факторах развития флоры. По-видимому, следует иметь в виду и неизбежные расхождения авторов в решении сложных вопросов истории флоры и растительности. Теория эволюции во многом строится



на логических допущениях, что объясняется неполнотой геологической летописи и в большинстве случаев — огромными hiatusами между современными и ранее существовавшими видами, по которым имеется очень скудный ископаемый материал, особенно из миоценовой системы. Использование принципов и подходов актуализма ограничено большими временными рамками. Все это никоим образом не снимает ответственности с исполнителя в изложении собственных подходов выделения флористических комплексов, что мы и делаем.

Как мы уже отмечали, в комплексы объединяются виды по признаку ведущего экологического фактора, характеризующего определенную зону жизни, которую они занимают. Однако исследователь неизбежно впадает в дуализм, сущность которого сводится к следующему. С точки зрения генезисных связей и стратегии жизни виды в своем историческом развитии в каждый определенный отрезок времени связаны с какой-либо одной зоной жизни, и соответственно одним флористическим комплексом. В действительности такой строгой связи нет и, по-видимому, быть не может. В любом флористическом комплексе находится группа видов других флористических комплексов. Это объясняется экспансией видов, тем, что отдельные их популяции вследствие всюдности, растекания жизни внедряются в экологически близкие комплексы, где некоторые из них со временем ассимилируются. Это само собой и разумеется, так как флористические комплексы не являются застывшими образованиями, они постепенно развиваются, модернизируются. Поэтому методически приемлемый выход в подобной ситуации заключается в дифференциации таксономического состава комплексов по крайней мере на две группы. К первой относятся виды, составляющие автохтонное ядро комплекса, исторически с ним связанные с момента его образования, то-есть с определенного отрезка времени. Другую группу составляют последующие включения других комплексов. Очевидно, что в любом комплексе можно выделить еще и третью, промежуточную группу. К ней относятся более молодые виды (не в смысле возраста), ассимилированные сравнительно недавно.

Формирование флористических комплексов с точки зрения обычных представлений о времени — растянутый процесс. Однако в геологическом исчислении начальные этапы зарождения комплексов часто совпадают с переломными периодами смены природных условий. После этого начинается непрерывный во времени процесс ассимиляции других видов, только часть которых оказывается адаптированной к самому строю комплекса.

Выявление и типизация флористических комплексов любой естественно-исторической территории представляет самостоятельное исследование. В работе рассматриваются комплексы, составляющие основу гидрофильной флоры изученной территории — гидрофильный, амфифильный, гелофильный, уремный, псаммомезогигрофильный, пратомезогигрофильный.

*Гидрофильный флористический комплекс.* На изученных озерах автохтонное ядро этого комплекса включает 32 вида, представленные:

г. погруженными и плавающими формами. Аллохтонные (факультативные) элементы в количестве 20 представлены полупогруженными формами других флористических комплексов, в большинстве амфифильного. При характеристике этого и других флористических комплексов внимание акцентируется на автохтонных элементах.

Гидрофильный флористический макрокомплекс в общей структуре растительного покрова любой ботанико-географической области является самым древнейшим, дифференцированным в пределах Голарктики на региональные варианты.

В Евразии четко выделяется восточноазиатский гидрофильный флористический комплекс, наиболее архаичный, специфику которому придают субтропические роды *Euryale* Salisb., *Ottelia* Pers., *Trapella* Oliv., *Brasenia* Schreb., *Nelumbium* Juss., *Barclaya* Wallich, а также эндемические для этой территории виды родов *Nymphaea* L., *Trapa* L., *Isoetes* L., *Hydrilla* Pers., *Blyxa* Noronha ex Thouars.

Центрально-западноевропейский гидрофильный флористический комплекс более продвинутый со значительным участием видов океанической природы. Эндемических родов нет. Своеобразие придают немногие виды широко распространенных родов — *Batrachium hederaceum* (L.) S.F.Gray, *B. tripartitum* (DC.) S.F.Gray, *Potamogeton oblongifolius* Pour., *P. coloratus* Hornem., *P. siculus* Tineo ex Guss., *P. helveticus* (G.Fisch.) W.Koch и другие.

Бореальный гидрофильный комплекс, распространенный в холодно-умеренных областях Евразии, представляет сильно обедненный вариант. Эндемических родов, как и у предшествующего комплекса, нет. Своеобразие придают, особенно в северной полосе, гипербореализированные *Nymphaea tetragona* Georgi, *Nuphar pumila* (Timm) DC. (северные популяции), восточноевропейские виды рода *Trapa* L. (в основном по южной периферии ареала комплекса), *Potamogeton subretusus* Hagstr., *P. sibiricus* Hagstr., *P. sibiricus* A.Benn. и немногие другие.

Провизорно может быть намечен комплекс, охватывающий области Древнего Средиземноморья и Субсредиземноморья, формировавшийся в условиях внутриматериковых фитоградиентов. Специфика его еще далеко не раскрыта. Можно отметить эндемические *Potamogeton sarmaticus* Maemets, *P. biformis* Hagstr., *P. tubulatus* Hagstr., *Ruppia drepanensis* Tineo, *Trapa kasachstanica* V.Vassil., впрочем более характерные для северной полосы ареала комплекса.

Указанные комплексы представляют дериват палеогенового протокомплекса, по-видимому полностью состоявшего из тропических и субтропических форм. Он развивался в условиях океанических фитоградиентов ( по терминологии Д. И. Сакало, 1963), под мощным влиянием Тетиса. На границе между палеогеном и неогеном, в связи с редукцией этого бассейна, поддерживающего равномерным теплом и влагой всю растительность Евразии, началась перестройка общего состава флоры, сопровождавшаяся у ксерофильных и мезоксерофильных типов вспышкой видообразовательных процессов, что особенно

проявилось в области Древнего Средиземноморья. Наметившаяся в миоцене тенденция бореализации и континентализации природных условий Евразии вследствие прогрессирующего охлаждения Полярного бассейна обусловила дифференциацию гидрофильного комплекса на неоконкомплекс. Последние представляют в разной степени обедненные модернизированные региональные варианты предшествующего палеокомплекса. Процесс вычленения неоконкомплексов из-за специфичности экологических условий водной и прибрежно-водной среды («консервирующий» эффект) по времени оказался сильно растянутым и был нарушен событиями плейстоцена. По этой причине комплексы не смогли сформироваться окончательно. Вообще выработка каких-либо новых структур на материале гидрофильной флоры протекает бесконечно долгое время, что еще раз указывает на эволюционный тупик гидрофильной линии развития. Систематический состав бореального гидрофильного флористического комплекса в конце плиоцена — в начале плейстоцена, по сравнению с современным голоценовым, отличался значительным участием термофильных форм, позднее выпавших или сократившим свой ареал. Перед началом плейстоцена и даже в межледниковья на равнинах бореальной Евразии в водоемах встречались как современные, так и вымершие *Salvinia natans* (L.) All., *S. glabra* Nikit. foss., *S. tuberculata* Nikit., *Azolla pseudopinnata* Nikit., *Najas bogoljubovii* Sukacz., *N. flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt, *N. foveolata* A.Br., *N. graminea* Del., *N. marina* L., *N. minor* All., *N. tenuissima* A.Br., *Stratiotes intermedius* (Hartz.) Chandl. foss., *Nelumbium nuciferum* Gaertn., *Brasenia schreberi* Gmel., *Euryale europaea* C.A. Web. foss., *E. ferox* Salisb., *Nymphaea alba* L., *Ceratophyllum tanaiticum* Sapieg., *Aldrovanda dokturowskyi* Dorof. foss., *A. vesiculosa* L., *Trapa natans* L. s.l., *Myriophyllum verticillatum* L. Приведенный список, далеко не полный, составленный на основании сводных данных Н.Я. Кац, С. В. Кац, М. Г. Кипиани (1965), П. И. Дорофеева (1986) и других источников. Как видно, связи рассматриваемого бореального комплекса с предшествующим протокомплексом, ареал которого охватывал большую часть Евразии, несомненны. Однако они уходят еще дальше, к прагидрофильному палеокомплексу с евразеоамериканским распространением. В этом убеждает анализ ареагенетических и филогенетических связей, к которому мы и обратимся, используя для этого группу покрытосемянных.

Центральное положение в любом региональном варианте гидрофильного комплекса безусловно занимает род *Potamogeton* L. Это многолетние травы с ползучим корневищем. В составе мировой флоры род насчитывает около 100 видов, распространенных преимущественно в областях с умеренным климатом. Можно предположить, что именно с последними он связан ареагенетически. К этому выводу склоняется известный палеокарполог П.И. Дорофеев, который пишет следующее: «... может быть, в прошлом род *Potamogeton* был распространен только в умеренной зоне и развивался где-нибудь в средних широтах Европы, Сибири и Северной Америки, где сформировал-

ся в раннем палеогене или даже в мелу» (1986: 13). На это обстоятельство косвенно указывают не очень крупные листовые пластинки, особенно у представителей секции *Graminifolii* Fries, подрода *Coleogeton* Reichenb. Вообще широкие листовые пластинки — признак, указывающий на микротермную природу, хотя какая-то часть видов ареагенетически связана с тропическими и околотропическими районами, где они занимали экониши крупнолистственного воднотравья и экотопы постоянно текущих вод. На озерах Северо-Двинской системы виды этого рода в большинстве широкоареальные, эвритопные. Пожалуй исключение составляет *Potamogeton filiformis* Pers. Имеем в виду европейскую часть ареала этого в общем циркумбореального вида. К сожалению интереснейший род *Potamogeton* L. для исторических реконструкций из-за недостаточной систематической изученности во многом остается «вещью в себе». Однако палеокарпологическая проработка его, предпринятая П. И. Дорофеевым (1986), дает ряд интереснейших фактов, из которых он делает вывод, что становлению рода предшествовала длительная эпоха возникновения и оформления его из каких-то предковых форм. «И очень вероятно, — пишет автор, — что истоки рода уходят в далекий мезозой, где *Potamogeton* или исходные для него формы были очень редкими и не очень разнообразными растениями.» (1986: 14). Современные рдесты почти все молодые — плиоценовые или даже позднплиоценово — раннеплейстоценовые. Можно предположить, что наиболее оптимальные условия для видообразовательных процессов имели место в четвертичный период, но по каким-то причинам остались нереализованными. На это указывает в общем однообразный состав рдестов почти всей Восточной Европы. Региональные различия рдестовой флоры хотя и имеют место, незначительны.

Другие филогенетически близкие семейства *Zosteraceae*, *Ruppia-ceae*, *Zannicheliaceae*, *Najadaceae* развивались параллельно с *Potamogetonaceae* и вполне возможно имели с ним общего предка. Обособление и дифференцирование указанных семейств связано с развитием природной среды, прежде всего с имевшей место аридизацией климата и вследствие этого повышенной минерализацией внутриконтинентальных водоемов, что происходило в низких широтах, с которыми они ареагенетически связаны. Зостеровые, Рупиевые, и Дзанникеллиевые не очень многочисленны и содержат по 8-15 видов, что объясняется ограниченностью зоны жизни. Напротив, Наядовы, осваивающие побережья морей и океанов, более многочисленны и включают около 50 видов. В сравнении с этими семействами экологическая специализация Рдестовых происходила в чистых водоемах со слабой минерализацией в более высоких широтах. Экологически современные Рдестовые разнородны. В их составе имеются виды или отдельные популяции, приуроченные к водоемам с избытком солей, но их численность невелика. Можно допустить также наличие у них преадаптационных возможностей, позволяющих переносить антропогенные нагрузки на аквальные экосистемы.

Непрерывным компонентом гидрофильного комплекса и практически любого регионального варианта являются Кувшинковые. История семейства неясная. Эта группа сближается с однодольными и двудольными, занимая как бы промежуточное положение. Например, Heines (1975) на основании изучения проростков относит их к порядку Helobiae однодольных. Семейство с четкими тропическими связями, что показывает прежде всего род *Nymphaea*, насчитывающий около 40 видов, распространенными преимущественно в теплых и теплоумеренных областях. Только 3-4 вида представляют бореализированные элементы. Более бореализирован род *Nuphar* с 10-12 видами, встречающимися в основном во внетропических областях, с которыми они также ареагенетически связаны. Во всяком случае, трудно предположить совместную эволюцию обоих родов в сходных экологических условиях и на одной территории. Фактор конкуренции «развел» эти роды в разные области. То обстоятельство, что сейчас они часто растут вместе — имеет другое объяснение. В восточноевропейской флоре Нимфейные представлены парами замещающих видов, о чем мы писали.

Систематически близкое к Нимфейным семейство *Ceratophyllaceae* включает один род и около 10 видов. Проследить ареагенетические связи из-за обширных современных ареалов невозможно, однако, по-видимому, оно имеет политопное происхождение (Lowden, 1978), появившееся, очевидно, после расселения Кувшинковых. Трудно отрешиться от мысли, что его становление во многом подталкивалось самой средой, создаваемой крупнолистным воднотравьем, где образуемые микроэкоотопы осваивались «мелкими» растениями. В восточноевропейской флоре кроме обычных *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum* встречаются *C. kossinskyi* Kuzen., *C. komarovii* Kuzen., *C. tanaiticum* Sapjeg.

Род *Batrachium* и гидрофильные виды *Ranunculus* вместе насчитывают не более 20-30 видов. Некоторые систематики объединяют их в род *Ranunculus*, как это предлагает Кук (Cook, 1966). Ареагенетически все водяные лютики связаны с высокими широтами, отсюда их сравнительное разнообразие в составе европейской флоры. Род *Myriophyllum*, относящийся к семейству *Haloragaceae*, включает до 40 видов, распространенных преимущественно почти во всех областях, однако с наибольшим разнообразием в тропиках и субтропиках. В европейской России встречаются в разной степени бореализированные *M. alterniflorum*, *M. spicatum*, *M. sibiricum*, *M. verticillatum*.

Представителей *Trapa* на изученных озерах нет, но обойти это замечательное семейство невозможно. Наибольшее разнообразие водяных орехов наблюдается в субтропических районах Юго-Восточной Азии. В Средней и Южной России, юге Западной Сибири имеются вторичные центры видообразования. Систематика водяных орехов, которыми очень много занимался В. Н. Васильев (1947, 1973), исследована еще не полностью. Сложность по-видимому, заключается в том, что какие-то популяции в действительности исход-

но представляют очень древние культурные формы, впоследствии одичавшие.

Наконец, Lemnaceae, включающие 6 родов и около 30 видов с почти космополитным распространением. Семейство с политопным происхождением. В составе нашей флоры наиболее отмечены бореализованные виды.

Таким образом, бореальный гидрофильный флористический комплекс — самый модернизированный в структуре обсуждаемого макрокомплекса, формировавшийся в экстремальных условиях. Последнее обстоятельство объясняет незначительное участие в его составе адвентивных включений. Исключение составляет *Elodea canadensis* Michx., распространению которого на европейском континенте посвящена обширная литература. Вид этот чаще заселяет нарушенные водные экотопы. Не случайно его расселение связано с судоходными реками. В Средней Европе адвентивный элемент гидрофильной флоры многочисленный, хотя видов, ценотически сравнимых с *Elodea canadensis*, нет. Их распространение большей частью носит локальный неустойчивый характер (Casper, Krausch, 1980-1981).

**Амфифильный флористический комплекс.** Основу данного комплекса составляет воздушно-водные, или полупогруженные (амфифильные) формы. На изученных озерах их 33 вида, вместе с включениями экологически близких комплексов — гидрофильного и гелофильного — 58. История его формирования в общих чертах повторяет историю предыдущего комплекса, с которым он в отдельные периоды развивался синхронно, однако с существенными различиями, накладываемыми специфическими экологическими условиями, прежде всего переменным режимом обводнения и его непостоянством. Этим обстоятельством объясняется слабая степень его автономности, «размытость» и непрекращающиеся связи через обмен популяционным материалом с другими комплексами. В общей структуре гидрофильного компонента флоры данный комплекс представляет как бы «проходной двор», мало оригинальный с точки зрения морфологической эволюции, что было отмечено Н. Г. Холодным (1924).

В Евразии амфифильный флористический макрокомплекс дифференцирован на несколько региональных комплексов, приуроченных к крупным областям — бореальный евразийский, неморальный европейский, древнесредиземноморский, восточноазиатский, оформившиеся на основе предшествующего «евразийского» палеокомплекса. Наибольшие связи с последним имеет восточноазиатский вариант, включающий *Tenagocharis* Hochst., *Zizania* L., *Torreyochloa* Church, *Monochoria* Presl, а также *Phragmites japonicus* Steud., *Typha orientalis* C. Presl, *T. przewalskii* B. Skvortz., *Alisma canaliculatum* A. Br. et Bouche, *A. orientalis* (Sam.) Juz., *Caldesia reniformis* (D. Don.) Makino, *Sagittaria aginashii* Makino, *Scirpus ehrenbergii* Boeck., *Glyceria depauperata* Ohri, *Sparganium glehnii* Meinsh., *S. japonicum* Rothert, *S. kawaakamii* Hara, *S. rothertii* Tzvel., *S. stenophyllum* Maxim. et Meinsh.

Древнесредиземноморский амфифильный флористический комплекс формировался в условиях континентализации и аридизации климата по причине регрессии Тетиса. Экологически он отличается преобладанием форм с признаками ксерофилии, наложенных на изначальную их гигрофильную природу — восковой налет, кожистые листовые пластинки, высокорослость и некоторые другие. Это *Saccharum spontaneum* L., *Typha elephantina* Roxb., *T. dagestanica* A. Krasnova n.n., *T. minima* Funk-Hoppe, *T. martinii* Jordan, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Cladium martii* (Roem. et Schult.) K. Richter, *Scirpus littoralis* Schrad., *S. tabernaemontani* C.C.Gmel., *Butomus junceus* Turcz., *Phragmites altissimus* (Bent.) Nabile, специфические («региональные») популяции *Butomus umbellatus* L., *Scirpus lacustris* L.

Неморальный амфифильный флористический комплекс охватывает Среднюю, Центральную и Западную Европу и южные районы Русской (Восточноевропейской) равнины. Примечательным компонентом, пожалуй, является *Lobelia dortmanna* L., впрочем больше характеризующий субатлантический вариант и связывающий его с аналогичным северо-американским (приатлантическим) комплексом. Комплекс также характеризуют *Typha domingensis* Persson, *T. schuttleworthii* Koch et Sonder, *Alisma plantago-aquatica* L., *A. gramineum* Lej., *Luronium natans* (L.) Rafin, *Sagittaria sagittifolia* L., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Sparganium erectum* L. и другие, проявляющие максимум ценотической активности. Эволюция данного комплекса, как и предыдущего, происходила на основе исходного палеокомплекса и сопровождалась выпадением микротермных форм.

Бореальный амфифильный комплекс имеет ареал, охватывающий северную половину Русской равнины и почти всю Сибирь, за исключением южных районов. Типичных бореальных форм не очень много — *Carex aquatilis* Wahl., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Sparganium angustifolium* Mich., *S. glomeratum* Laest., *S. hyperboreum* Laest., *S. gramineum* Georgi. Указанные виды ежеголовника активно поглощаются гидрофильным комплексом. Систематически комплекс очень близок к неморальному, послужившего основным «вкладчиком». До активных видообразовательных процессов дело не дошло, так как для этого требуется более длительное время, однако необходимый материал для формообразования имеется, что мы и показали на примере рода *Typha* L. В течение четвертичного периода (точнее событий плейстоцена) произошел отбор популяций, адаптированных к континентальным условиям севера Восточной Европы и севера Азии.

**Гелофильный флористический комплекс.** Этот комплекс понимается нами в широком смысле с включением в него видов, распространенных на болотах, заболоченных землях и избыточно увлажненных экотопах. На озерах системы в него входят 35 видов, ценотически связанных с приозерными торфяниками и сплавинами. Вообще гелофильный комплекс более многочисленный. Например, на болотах Северо-Запада европейской России отмечено 357 видов (Боч, Смагин, 1993). Однако по нашим подсчетам «верхних» видов насчитывающих не более 100.

Обсуждаемый комплекс конгломеративный. Его история в общих чертах для болот бореальной Евразии рассмотрена И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946), а региональный вариант (юго-запад Русской равнины) — А. И. Кузьмичевым (1992). Общий вывод авторов — современная флора болот ценогенетически представляет очень молодое сборное образование. Это виды сырых и переувлажненных местообитаний, мигрировавшие на равнины Евразии в конце плиоцена, перед началом событий плейстоцена. В своей массе они сформировали биогеоценозы болот, продуцентом, жизнедеятельности которых явились торфяные залежи. В этом смысле и следует понимать молодость болотной флоры, где видообразовательные процессы из-за ограниченности во времени не успели проявиться. Филогенетически болотная флора представлена видами с далекими родственными связями. Однако монографические обработки отдельных родов, например, очень характерного для этого комплекса рода *Carex* L. (Егорова, 1966, 1976) дают несколько иную картину. Приведем наиболее «болотные» секции этого рода (гигрофильные, в широком смысле), не связывая их с какими-либо типологическими структурами. Секция *Paludosae* Fries et Kuk. — *Carex riparia* Curt., *C. lasiocarpa* Ehrh.; секция *Pseudocypereae* Tuck. ex Kuk. — *C. pseudocyperus* L.; секция *Vesicariae* Fries ex Rouy — *C. rhynchophysa* C.A. Mey., *C. rostrata* Stokes, *C. rotundata* Wahl., *C. vesicaria* L., *C. saxatilis* L., *C. stenolepis* Less., *C. molissima* Christ; секция *Paniceae* (Carey) Christ — *C. vaginata* Tausch, *C. panicea* L., *C. livida* (Wahl.) Willd., *C. laxa* Wahl.; секция *Limosae* Tuck. ex Kuk., — *C. magellanica* Lam., *C. limosa* L., *C. rariflora* (Wahl.) Smith; секция *Atratae* Fries ex Pax — *C. atrata* L., *C. buxbaumii* Wahl., *C. media* R. Br., *C. norvegica* Retz., *C. bicolor* All.; секция *Temnemis* Raf. — *C. paleacea* Wahl., *C. recta* Boott, *C. salina* Wahl., *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem; секция *Acutae* (Carey) Christ — *Carex acuta* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. aquatilis* Wahl., *C. omskiana* Meinsh., *C. juncella* (Fries) Fries, *C. caespitosa* L., *C. bigelovii* Torr. ex Schwein s.l.; секция *Paniculatae* (Carey) Christ — *C. paniculata* L., *C. appropinquata* Schum., *C. diandra* Schrank; секция *Dioicae* (Tuckerm.) Pax — *C. dioica* L., *C. davalliana* Smith, *C. parallela* (Laest.) Sommerf.; секция *Canescentes* (Fries) Christ — *C. elongata* L., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. cinerea* Poll., *C. lapponica* O. Lang, *C. liliacea* L., *C. mackenziei* V. Krecz., *C. heleonastes* Ehrh., *C. marina* Dew., *C. glareosa* Wahl., *C. ursina* Daw., *C. tripartita* All.

Тем не менее современную флору болот бореальной Евразии мы не склонны рассматривать как исключительно миграционное образование. Становление, по крайней мере, части видов происходило путем переработки макротермных форм в мезомикротермные *in situ*. Из приведенного списка к таковым относятся, например, *Carex riparia*, *C. pseudocyperus*, *C. vulpina*, *C. nigra*, *C. vesicaria*, *C. panicea*, *C. flava*, *C. diandra*, *C. elongata*, *C. disticha*. По-видимому в условиях крайнего севера в очень высоких широтах сформировались *Carex saxatilis* subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela, *C. vaginata* subsp. *quasivaginata* (Clarke)



Malysch., *C. aquatilis* subsp. *stans* (Drej.) Hult., *C. bigelovii* subsp. *bigelovii*. Миграционное происхождение имеют *Carex limosa*, *C. buxhamii*, *C. appropinquata*, *C. chordorrhiza*, *C. dioica*.

По мнению Т. В. Егоровой (1966), род *Carex* существовал в мелу, на что косвенно указывает современная систематическая дифференциация (около 2000 видов). Он имеет тропическое происхождение. Т. В. Егорова эволюционно молодым считает подрод *Vigneia*, предковые формы которого представляли термомезофильные лесные, луговые, болотно-лесные и лугово-болотные растения, входившие в состав тургайской флоры. Филогенетически более древними и «примитивными» признаками автор считает крупные размеры габитуса, высоко и обильно олиственные побеги с высоко расположенными узлами и некоторые другие. Сразу отметим, что при таком подходе болотные виды, связанные с открытыми травянистыми и травяно-моховыми ценозами биоморфологически оказываются более продвинутыми в сравнении с лесными гигрофильного облика. Это, правда, выдерживается не всегда. Не все лесные осоки в сравнении с болотными оказываются более архаичными, и примеры порой поразительные. Такова осока береговая *C. riparia* и вообще виды секции *Paludosae* Fries ex Kuk. На основании изучения сезонного развития болотных растений И. Г. Серебряков и Т. М. Галицкая (1951) обнаружили у большинства исследованных видов болотных растений довольно раннее положение максимума кривой цветения, высокий процент с заранее заложенными соцветиями и другие признаки, исторически развивавшиеся в экологических условиях, близких к современным, в северной части таежной зоны и лесотундры. Аналогами последних могут быть высокогорья, откуда в конце плиоцена мигрировала часть видов, вошедших в состав флоры бореальных болот Евразии.

**Уре́мный флористический комплекс.** На изученных озерах он представлен наиболее гигрофильным его вариантом, включающем до 30 видов. В полном составе в него входит до 50-60 видов, вместе с включениями других комплексов, прежде всего гелофильного. Историю этого комплекса следует рассматривать в контексте эволюции альнетального флористического комплекса, представляющим гигрофильный вариант древненеморального палеокомплекса. Уре́мный комплекс формировался по периферии ареала последнего параллельно с альнетальным. Собственно он представляет бореальный обедненный вариант альнетального. В условных границах ареал альнетального комплекса охватывает юго-запад Русской равнины, часть Польши, восточные районы Германии. В Средиземноморье (включая горные районы северо-запада Африки), может быть намечен очень близкий комплекс, обогащенный средиземноморскими элементами, главным образом из числа кустарниковых форм (*Nerium*, *Crataegus*, *Tamarix*, *Vitex*, *Myrtus*, *Fraxinus ornus*), приуроченный к ущельям и долинам небольших рек и ручьев, прорезающих горные массивы.

Уре́мный и альнетальный комплексы имеют ряд общих элементов. Из древесно-кустарниковых — это *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Humulus*

*J. lupulus* L., *Ribes nigrum* L., *R. spicatum* Robson, *Padus avium* Mill., *Frangula alnus* Mill. и некоторые другие. Имеется и ряд общих травянистых спутников. Однако различия более глубокие и касаются даже общих видов. Так, *Alnus glutinosa* в умерном комплексе представлен нетипичными, по-видимому, гибридогенными популяциями. Ценоотические позиции этого вида ослаблены и он значительно уступает *A. incana* (L.) Moench, с которым он вступил в контакт. Почти полностью отсутствуют пойменные экотопы (и вообще гигрофильные) *Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., столь характерные в структуре альнетального комплекса. Самое существенное различие состоит в ослаблении роли неморальных включений и увеличения бореальных.

Умерный комплекс в период оптимума голоцена (атлантический период) обогащался неморальными спутниками. Исторически он представляет молодое образование, по-видимому не старше антропогена. Еще раньше к аналогичным выводам пришел А. А. Ниценко (1972), разобравший формацию ольхи серой с точки зрения типологии и ее исторических связей.

**Псаммомезогигрофильный флористический комплекс.** Автохтонное ядро комплекса образуют 20 видов, вместе с аллохтонными включениями — 34. В комплекс входят виды экогенетически связанные с постоянными или периодически влажными песками. Он соответствует псаммокомплексам мезофильных, гигрофильных и аллювиально-гигрофильных растений, очерченных М. В. Клоковым (1981). Выделяемый нами комплекс сложен почти исключительно широкоареальными видами, среди которых много низкорослых эфемероидных форм. В систематической структуре центральное место занимают роды *Juncus* L., *Eleocharis* L. Экологическая и систематическая дифференциация их полностью связана с сырыми и влажными песками. Обсуждаемый комплекс имеет длительную историю развития. Его формирование происходило в относительно однотипных условиях на всем евразоамериканском континенте преимущественно в условиях аллювиального режима. Это способствовало выработке широких преадапционных возможностей. Остановимся на некоторых примерах.

*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. Экологически пластичный вид. Образует подводную и наземную формы. Очень вариабельный. Каспар и Крауш (Casper, Krausch, 1980) для Средней Европы приводят несколько форм и вариететов. На юго-востоке европейской России Д. Е. Янишевским описана ксерофитная форма, характерная для низин, высыхающих к осени — *f. desertorum* Janisch. Ю. Д. Цинзерлинг и Т. В. Егорова (1976) этот вид относят к секции *Aciculares* Clarke, в основном распространенной преимущественно в Северной и Южной Америке. На Дальнем Востоке в сходных условиях встречается близкий вид *E. svenssonii* Zinserl. В роде это пожалуй самая адаптированная секция. Аналогом последней в роде *Juncus* L. является секция *Paephylli* Roy, объединяющая однолетние формы. В пределах севера европейской России (в обработке В.С. Новикова, 1976) распространен *J. minutulus* V.Krecz., *J. bufonius* L., *J. ranarius* Song. et Perr., *J. nastanthus* V.Krecz.

Обсуждаемый комплекс эволюционно древний, формирование которого происходило на аллювиальных песках Евразоамерики. Однако из-за ограниченности зоны жизни и однотипности условий существования региональные особенности не смогли проявиться достаточно четко.

*Пратомезогигрофильный флористический комплекс.* На озерах системы включает 25 видов, вместе с видами других комплексов, в основном гелофильного и амфифильного — до 50.

В литературе сложилось представление о вторичности лугов как типа растительности, связанного с хозяйственной деятельностью, прежде всего вырубкой лесов. Однако широкий экологический диапазон травянистых луговых растений, растущих вне полога леса, дает основание для предположения о существовании в прошлом открытых мезо- и мезогигрофильных травянистых группировок. Они не были связаны с современными открытыми травянистыми группировками в поймах рек или с постоянно появляющимися "окнами" в лесах. Это слишком узкая зона жизни. Для выработки столь широкого диапазона приспособлений луговых растений необходим более разнообразный набор сходных экотопов. Они могли иметь место в составе лесо-лугового флористического палеокомплекса. Аналогом (и по-видимому фрагментом) последнего могут быть современные альвары Эстонии. Лесо-луговой комплекс существовал в несколько иных природных условиях, отличных от современных. Можно предположить, что его развитие определялось больше фактором океаничности. В конце плицена в связи с прогрессирующей континентализацией этот палеокомплекс трансформировался в лесной (в широком смысле), под пологом которого оказались и травянистые формы. Следует отметить, что поймы рек, особенно экотопы приустьевой части, благоприятствуют жизни луговых растений. Отсюда их роль в структуре флоры прибрежных водоемов.

## Глава 8. Род *Typha* L. в аспекте эволюции и систематической дифференциации гидрофильной флоры

*История изучения рода Typha L.* Как отмечает М. Kronfeld (1889), растения, относимые к роду *Typha* L., знали Теофраст и Диоскорид. Позднее Табернемонтан, Баугин, Лобель, Клюзиус, Турнефор и другие отличали *T. latifolia*, *T. angustifolia*, *T. minima*, из которых К. Линней в "Species plantarum" (1753) привел только первые два вида. В 1845 году А. Schnizlein (1845) впервые систематизировал 5 видов (из 10, приведенных в работе), сгруппировав их в две группы: а) *Species ebracteatae* - бесприцветниковые виды, и б) *bracteatae* - с прицветником. Таксономический ранг этих групп не был указан. Объем их был очень широк и соответствовал скорее рангу секций. Позднее эти группы получили статус триб (Kronfeld, 1889). Используя систему Шницлайна, он привел 10 видов, 8 подвидов и 7 форм, а также гибриды и разновидности, упорядочил синонимику, установил генетические связи. Через 11 лет после выхода этой работы вышла сводка Р. Graebner (1900), где он приводил для Европы 2 секции с 9 видами, указав также и гибриды. По существу он вернулся к системе Шницлайна, придав группам новый таксономический статус. В самом начале системы он поместил секцию бесприцветниковых видов. Подсекции отсутствуют. Виды он понимал широко - в смысле *species collectiva*. Система рода Гребнера, как наиболее современная, была принята Б. А. Федченко (1934) при обработке видов рода во "Флоре СССР", где он привел малоизученный - *T. vereschaginii* Kryl. et Schischk., совершенно не упоминая о гибридах. В модификации Б. А. Федченко система Гребнера впоследствии вошла во все отечественные "Флоры" и "Определители" с небольшими изменениями в сторону исключения или упоминания малоизученных видов. В 1970 году Х. Riedl (1970), обрабатывая род для "Flora Iranica", сделал попытку пересмотра системы. Он указал 2 секции, ставшие традиционными, в секциях выделил по 2 подсекции. Всего он приводит описания 11 видов. В 1972 году В. М. Клоков и А. Н. Краснова выделили новую секцию *Foveolatae*, в которую вошли виды с ячеистой пестичной поверхностью, описанные Е. Г. Победимовой - *T. foveolata*, *T. grossheimii*, *T. turcomanica*. Авторы впервые после долгого перерыва привели ряд гибридов для флоры Украины. В 1976 году Т. Г. Леонова, обрабатывая род для "Флоры европейской части СССР", в "Новостях систематики высших растений" опубликовала новую систему. Ею была учтена обработка Ридля и приведена новая подсекция *Engleria* для видов родства *T. laxmannii*. В 1979 году она повторила эту обработку в цитированном выше издании. В 1984 году Н. Н. Цвелев в "Новостях систематики высших растений" повысил ранг подсекции *Engleria* до секции и привел новый вид *T. przewalskii* Skvorts. В 1996 году им была опубликована обработка рода *Typha* L. в "Сосудистых растениях

советского Дальнего Востока" и приведен еще один новый вид для России - *T. domingensis* Pers. Таким образом, как видно из краткого обзора истории изучения рода *Turpha*, наиболее полной монографической обработкой остается сводка М. Кронфельда. Весь остальной пласт публикаций касался сужения или расширения объема видов, описания новых, восстановления забытых, "косметического" ремонта системы. Объем секций и подсекций также оставался широким и не отражал современного состояния изученности рода. Поэтому назрела необходимость ревизии рода с учетом переосмысления традиционных и новых морфологических признаков, что мы и предлагаем в нашей работе.

Перечислим изученные гербарные коллекции, на основании которых была развернута ревизия рода: С.-Петербург (LE), Москва (MW, МНА), Киев (KW), Ужгород (UU), Черновцы (CERN, Сыктывкар (SYKO), Донецкий ботанический сад, Борок (гербарий Института биологии внутренних вод РАН), а также полученные путем обмена гербарных материалов из Минска (MSK), Тбилиси (TB), Еревана (ERE), Иркутска (IRK гербарий им. М. Г. Попова), Томска (TK гербарий им. П. Ф. Крылова), Алма-Аты (AA), Душанбе (TAD). Собственные сборы охватывают многие районы европейской части, а также приморскую полосу Болгарии и Румынии. Личные материалы были получены от М. Ф. Бойко, А. И. Бабушкина, М. Азовского, Т. Ф. Волковой. Посадочный материал прислала Р. П. Манохина. Всем им выражаем нашу благодарность. Для выяснения некоторых деталей морфологии, почерпнутых из работ Smith S.G (1967; 1984), проводились исследования в экспериментальных условиях в оранжерее и открытых водоемах.

В работе рассматриваются 23 вида, входящие в 4 секции, 9 подсекций. При описании мы использовали как традиционные, так и новые морфологические признаки - форму, цвет и консистенцию корневищ, форму и размеры ушек влагалища стеблевых листьев, наличие рафидов, железистого опушения. Более подробно нами рассмотрена тычиночная часть соцветия и тычиночный цветок, пестичная часть соцветия, пестичный плодущий и бесплодный цветок (карподий), околоцветные волоски, или волоски гинофора, околоплодник и плод. Для всех секций, подсекций и видов указаны основные синонимы и сведения о типе, данные об экологии и географическом распространении. Последнее дается в основном по районам "Флоры СССР" (1964).

*Анализ морфологических признаков и их таксономическое значение.* Виды рода *Turpha* L. мезофильные, с чертами гигрофилии, многолетние, прямостоячие, неветвящиеся травянистые растения. Корневище специально в роде не изучалось. В гербарных коллекциях в большинстве экземпляров отсутствует. Монографами этот признак в качестве диагностического никогда не принимался во внимание и в литературе о нем имеются самые общие сведения. Корневища у розгов толстые, длинные, до 1.5-2.0 м, горизонтальные, ползучие, обильно симподиально ветвящиеся, покрытые двумя рядами кататиллов, впоследствии спадающими (Леонова, 1982). Указанные мор-

фологические признаки характерны для секции *Turpha*, особенно под-секции *Turpha*. Несколько короче корневища у видов секции *Bracteolatae*. У видов секции *Engleria* корневище небольшое (редко достигающее длины 100 см), разветвления слабо развиты, плотные, грязно-коричневые. Своеобразные корневища у видов секции *Minimae*. Они напоминают воздушные корни-ходули *Pandanus* - короткие, деревянистые, веревковидные, красно-коричневые, иногда приподнятые над землей.

Стебли, или побеги. В роде *Turpha* L. различают два типа побегов: генеративные и вегетативные. Генеративные стебли в качестве диагностического признака известны давно и принимаются во внимание при делении рода на секции. Чаще в литературе используют термин "стебель", имея ввиду генеративный, или цветоносный побег. Стебель вначале зеленый, затем в сентябре-октябре буреет и в таком состоянии сохраняется до поздней осени и даже до весны следующего года. Стебли отличаются по высоте. Толстые, мощные стебли 250-400 см у рогоза широколистного, рогоза слоновьего - до 600 см. У рогоза узколистного стебли - 250-350 см. Тонкие, невысокие стебли у рогоза маленького - до 75 см. Обычно стебли гладкие, несколько блестящие; у растений из Дагестана замечен восковой налет. Наличие этого специфического признака было использовано нами при отождествлении кавказских рогозов от европейских. Однако хороших гербарных образцов мы не имели и не видели в коллекциях, поэтому согласились с утверждением З.Т. Артюшенко (1966), что наличие воскового налета связано с проявлением экологических условий, прежде всего сухого климата с большим числом солнечных дней. Вегетативные побеги, в отличие от генеративных, несут только листья в количестве от 8 до 11. Вегетативных побегов, как правило, в клоне значительно больше, чем генеративных. Например, на водоемах в окрестностях заповедника "Михайловская целина" (на Украине в Сумской области), в Карелии на озерах Кондопожской группы и в других местах приходилось встречать клоны почти исключительно с вегетативными побегами. Часто такое состояние клона сохраняется много лет подряд, особенно в годы с холодным летом. Вегетативные побеги отмирают с наступлением холодов, они мало исследованы и в качестве диагностического признака не используются.

Стеблевые листья. Стеблевые листья располагаются у основания побега и четко дифференцированы на листовую пластинку и влагалище. Листовая пластинка линейная, цельнокрайняя, постепенно суживающаяся к верхушке. В ранних работах и современных "Определителях" и "Флорах", учитывается ширина листовой пластинки. У представителей секции *Turpha* она составляет 0.7-2 см, секции *Engleria* - 0.4 - 0.7 см, секции *Bracteolatae* - 0.7-1 см. Исключение составляет рогоз слоновый, где ширина листовой пластинки достигает 3-4 см. В секции *Minimae* листовая пластинка отсутствует у видов *T. minima* и *T. pallida*, где она редуцирована до острия. Рудимент ее до 2 мм отмечен у [*T. varsobica*]. Диагностическим признаком является

окраска стеблевых листьев. Этот признак играет определенную таксономическую роль при делении рода на секции и подсекции. Например, для видов секции *Turpha* более характерна темнозеленая или зеленая окраска; зеленая с желтизной и сизоватым налетом - для секции *Engleria*; серозеленая с сизым налетом - секций *Bracteolatae* и *Minimae*. Наличие этого налета на стеблевых листьях больше характерно для видов с прицветничками. Этот признак распространен шире, чем восковой налет и отличается устойчивостью. Он сохраняется при расселении видов в более северные широты и наблюдается, в частности, у растений на водохранилищах Днепра и Волги.

Степень выпуклости основания листовой пластинки может служить четким признаком при разделении видов на секции. Например, плоское и слабоутолщенное основание листовой пластинки характерно для всех видов секции *Turpha*, кроме *T. orientalis*; желобчатое - у видов секции *Engleria*, округлоутолщенное - у видов секции *Bracteolatae*. Исключение составляет *T. elephantina* с килевидным основанием, что дает нам возможность, принимая во внимание и другие признаки, выделить его в отдельную подсекцию.

Листовое влагалище. Этот признак малоизученный. Иногда влагалище плотно обхватывает стебель, производя впечатление стеблевого листа. Плотнo сомкнутые влагалища отмечены у представителей секции *Turpha*; раскрытые до основания у *T. laxmannii*, растущих в причерноморской части ареала; до половины раскрыты они у видов секции *Bracteolatae*. Листовые влагалища бывают снаружи гладкими - *T. latifolia* и перепончатыми - *T. caspica*. Внутри они белые, бледно-желтые, розовые, часто с кристаллами карминно-красных рафидов или без них. Последние встречаются у видов секций *Bracteolatae*, *Minimae*. Гален Смит (Smith, 1967) отмечает на влагалищах и листьях слизистые железы. Нас они также интересовали в связи с полиморфностью *T. latifolia* на территории Евразии. Сидячие, многоклеточные секретирующие слизь железы внутреннего (адаксиального) эпидермиса листовых влагалищ *Turpha* прежде никогда не использовалась в идентификации видов. Признак интересен тем, что сорвав лист у роза, со стороны стебля можно увидеть невооруженным глазом небольшие коричневые удлинения в продольном направлении, особенно в конце лета. На свежих же листьях у всех видов в начале вегетационного периода железы почти бесцветны и трудно различимы, если их предварительно не окрасить сафранином в воде или спирте. Не следует их по ошибке путать с коричневыми точками некроза, что вызывается, вероятно, сосущими сок клещами или другими беспозвоночными, иногда очень обильно развивающиеся во влагалище. Распределение слизистых желез может быть использовано для отличия *T. domingensis* от других видов и особенно ценно при исследовании вегетативных органов. У *T. domingensis*, как отмечает Гален Смит, из Старого и Нового Света железы встречаются по всей поверхности влагалища и переходят на 1-10 см на основание листовой пластинки.

По указанию этого автора у *T. latifolia* и *T. angustifolia* желез нет на листовой пластинке и на центральной части верхушки влагалища.

Ушки влагалища. В верхней части листового влагалища, в месте перехода его в листовую пластинку, находятся пленчатые выросты, которые называют ушками. Этот признак мало употребляемый и малоизученный. Однако форма ушек специфична и в природе, еще задолго до образования соцветия, по ним можно определить вид до секции. Например, широкопленчатые ушки, на одном уровне составляющие по отношению к листовой пластинке угол в  $90^\circ$  характерны для видов секции *Turpha*; узкопленчатые, и как бы косые ушки (угол  $45^\circ$ ) - секции *Bracteolatae*. Отсутствуют ушки у видов секции *Minimae* - *T. minima*, *T. pallida*, кроме [*T. varsobica*], где они очень хорошо развиты. Этот признак, наряду с другими признаками стеблевых листьев, был использован для четкого распознавания естественных и экспериментальных гибридов у северо-американских рогозов (Smith, 1967). По-видимому, он имеет и эволюционное значение, поскольку у видов и гибридов прогрессивных секций ушки хорошо развиты. Отсутствуют они или слабо развиты у видов и гибридов архаичных секций.

Соцветие. У представителей рода *Turpha* L. соцветие - початок, состоящий из двух частей: тычиночной, или мужской, и пестичной, или женской. Рассмотрим тычиночную часть соцветия, или мужское соцветие, как оно обычно называется в литературе. Эта часть соцветия рано отмирает и в гербарных коллекциях представлена редко. Форма его не обсуждалась. Есть сведения, что оно рыхлое и узкое, может быть короче или длиннее пестичных. По нашим наблюдениям в природе и изучения свежих гербарных сборов был накоплен оригинальный материал. Например, можно утверждать, что короткие мужские соцветия характерны для секции *Turpha*, а равные по длине пестичным - секции *Bracteolatae*, длиннее пестичных - в секциях *Engleria* и *Minimae*.

В тычиночном цветке обычно различают тычиночную нить, пыльник, связник, надсвязник, разного рода волоски. Пыльников обычно 2, сидячих по бокам связника, то-есть прикрепленных к нему своим основанием. Они вскрываются продольной щелью и обычно остаются прямыми и после высыпания пыльцы. Исключение составляет *T. caspica*, у которого они перекручены. Количество тычинок в тычиночном цветке секций и видов варьирует от 1 до 8. Однотычинковые цветки отмечены у [*T. varsobica*]. В остальных случаях тычиночные нити срастаясь образуют тычиночный цветок в основном из 2-3 тычинок, реже 5-8. Например, у видов секции *Turpha* тычиночный цветок состоит из 2-3 тычинок. Исключение составляют *T. rossica*, где их 1-5, *T. sibirica* и *T. caspica* - по 1-4. Пыльники линейные, голые, 2-3 мм длиной, у *T. caspica* 3-5 мм. Е. Г. Победимова (1951) отмечала у *T. caspica* 4 пыльника, но их чаще 2. Этот очень интересный признак, на наш взгляд, остается малоизученным. На поверхности пыльника мы отмечаем следующие образования: черные и белые волоски, белые бугорчатые и игольчатые железки, карминно-красные рафиды у [*T. varsobica*].



Надсвязник. Цвет и форма его могут быть хорошим таксономическим признаком при разграничении на секции и подсекции. Однако этот признак мало изучен. Отметим, что у *T. latifolia* надсвязник вытянуто-ромбовидный; грибовидный - у [*T. biarmica* и *T. sinantropica*]; широко-грибовидный, заполненный карминно-красными рафидами - у *T. varsobica*.

Подсоцветный лист тычиночной части соцветия рано опадает, оставляя рубец на оси соцветия. По расположению его на оси можно судить о секции. Например, в "бесприцветничковых" секциях и подсекциях *Turpha*, *Komarovia* он находится рядом с женским соцветием. Если же имеется промежуток между рубцом и женским соцветием, то привлекая для определения другие морфологические признаки, можно выяснить и "прицветничковые" секции, подсекции.

Пестичная часть соцветия, или женское соцветие, как оно больше известно в литературе, представлено во всех гербарных коллекциях. Имеет большое значение при выявлении секций, подсекций, видов. Его кажущееся формовое разнообразие не является таковым на самом деле. Более примитивными, или архаичными, являются виды с "головчатой" или округлой (эллипсоидальной) формой - *T. minima*, *T. pallida*. По-видимому, где-то очень близко к ней стала появляться и "цилиндрическая" форма - *T. varsobica*. Эта зародившаяся форма оказалась прогрессивной. Она характерна для большинства видов рода, например, в секции *Turpha*, кроме подсекции *Komarovia*, в секции *Engleria*, кроме видов *T. laxmannii* и *T. stenophylla*, в секции *Bracteolatae*. Таким образом, форма женского соцветия представляет эволюционно важный диагностический признак. Не менее важным признаком выступают морфометрические особенности початка - его длина и диаметр. Наиболее короткие початки у архаичных видов - *T. minima*, *T. pallida*, [*T. varsobica*], а самые длинные у более продвинутых *T. rossica*, [*T. sinantropica*].

В роде *Turpha* пестичные цветки трех типов - плодущие, стерильные, бесплодные. У основания цветков имеется прицветник (или его нет) и околоцветник, состоящий из многочисленных волосков. Плодущие и стерильные пестичные цветки внешне похожи и состоят из ножки гинофора, завязи, столбика, рыльца. Рассмотрим ниже строение плодущего цветка.

Ножка гинофора Малоизученный таксономический признак. Высота колеблется от 0.5 до 2.5 мм. Короткая ножка (0.1 - 0.2 мм) отмечена у *T. zerovii*, [*T. varsobica*] и полностью отсутствует у *T. vereszaginii*.

Завязь. Признак малоизученный. Для рода в целом характерны три формы завязи - широкоэллипсовидная, продолговато-вальковатая, вальковатая. Первая свойственна видам секции *Turpha*, кроме *T. caspica* завязь у которой удлинено-веретеновидная. Для секции *Engleria* характерна эллипсовидная форма, *Bracteolatae* - продолговато-вальковатая, *Minimae* - вальковатая.

Столбик. Прежде не использовался в качестве диагностического признака. Т. Г. Леонова (1982) характеризует его как длинный с одно-

боким лопатковидным или линейным рыльцем. В действительности он не у всех видов длинный, а только у *T. caspica*. У видов с узкоцилиндрическим початком столбик очень короткий - до 1 мм или отсутствует.

Рыльце. Форма его - важный диагностический признак, используемый при выделении секций и видов. Продолговато-ромбовидное рыльце характерно видам секции *Turpha*. У большинства видов секции *Engleria* рыльце узколепестковидное, кроме *T. laxmannii*, где оно широколепестковидное с городчатым краем. Нечеткий городчатый или слабоволнистый край рыльца можно наблюдать у видов подсекции *Komarovia* - *T. orientalis*, *T. sibirica*, *T. komarovii*. Продолговато-линейное рыльце отмечено у большинства представителей секции *Bracteolatae*.

Бесплодные пестичные цветки, или карподии. Диагностически малоизученный таксономический признак. Представлены в соцветиях следующими формами: булавовидная с крышечкой и острячком по центру; булавовидная с острячком по центру (четко выраженной крышечки нет, есть интенсивно окрашенное пятнышко); булавовидная; обратно-конусовидная с крышечкой и острячком; обратно-конусовидная с острячком; обратноконусовидная; вздуто-булавовидная (с теми же элементами или же без них); вздуто-обратно-конусовидная (с теми же элементами или же без них). Количество и размещение карподиев в соцветии разное. Одиночные равномерно размещенные по соцветной оси карподии отмечены у видов подсекции *Turpha*, кроме *T. caspica* (обратно-конусовидные с острячком); в секции *Bracteolatae* они одиночные, кроме подсекции *Foveolatae*, где 2-3 карподия срастаются вместе (вздуто-булавовидные и вздуто-обратно-конусовидные). Виды секции *Minimae*, особенно у *T. pallida*, отличаются большим количеством карподиев. Есть мнение, что это свидетельствует об угасании жизнеспособности в связи с сокращением процесса воспроизводства (Победимова, 1949). В качестве диагностического признака карподии можно использовать при внутривидовой дифференциации.

Околоцветник. Состоит из многочисленных тонких, длинных, членистых, неветвящихся волосков гинофора (Т. Г. Леонова, 1982). Признак малоизученный. Наши исследования дают возможность дополнить сведения о них. Действительно, у *T. latifolia* волоски гинофора тонкие, длинные, но короче рылец, свободные до основания ножки гинофора. У *T. schuttleworthii* и *T. orientalis* они длиннее рылец, членистые, многоклеточные, у *T. rossica* с бугорчатыми железками, но скорее всего ветвистые. У представителей подсекции *Foveolatae* секции *Bracteolatae* волоски на вершине расширены и часто пигментированы под прицветничек. У *T. pontica* волоски не свободны, образуют как бы "ложные мутовки" в три яруса. Нельзя сказать, что волоски гинофора в количественном отношении выдержаны у всех видов. Например, у архаичных видов секции *Minimae* их не больше 15- у *T. pallida* - 13, у *[T. varsobica]* - 6-8 .

Плод. Плоды ореховидные, мелкие, до 1.5 мм. Околоплодник свободный, пленчатый, вскрывающийся или же сросшийся, не вскрывающийся. Буасье (1844) по этому признаку делит род на 2 группы: 1. Dehiscentes (вскрывающиеся). В орешке семя с перикарпием не срастаются вместе, плоды удлинённые с продольными полосами - *T. latifolia*, *T. angustifolia*, *T. angustata*; 2. Indehiscentes (невскрывающиеся). В орешке семя срастается с перикарпием. Плод без бороздок отмечен у *T. stenophylla*, *T. laxmannii*, *T. Haussknechtii*.

Изучая род *Turpha* L. с территории Евразии, мы у *T. orientalis* из коллекции Н. С. Турчанинова выявили продолговато-ячеистую структуру плода. Подобной структуры мы не наблюдали у европейских розгозов. Объяснение этому нашли в работе П. И. Дорофеева (1966). Подробнее об этом далее.

Пыльца. В классических монографиях указывается, что пыльца одиночная или собрана в тетрады. Подробнее о пыльце находим у Т. Г. Леоновой. "Пыльцевые зерна одиночные или собраны в тетрады; оболочка их с поровидной апертурой, сетчатая, со скульптурной мембраной. ... Пыльцевые зерна одиночные или с анастомозами скульптурного слоя эскины соединены в квадратные или линейные тетрады." (Леонова, 1982: 461).

Специальных исследований по пыльце мы не проводили. Сделанные нами фотографии подтверждают и дополняют высказанное выше Т. Г. Леоновой.

Филогенетическая реконструкция. Гидрофильный род *Turpha* L. имеет довольно четкие тропические корни и известен уже с мела (Дорофеев, 1966). Предковые меловые формы экогенетически были, по-видимому, связаны с периодически заболачивающимися грунтами окраин водоемов. Основные секции сформировались еще в палеогене. Тогда же произошла и экологическая экспансия рода, когда его представители освоили довольно широкий набор эконих по литорали пресноводных и солоновато-водных внутриконтинентальных водоемов.

Наиболее молодая в роде секция *Turpha* эволюционно возникла, очевидно, на границе между палеогеном и неогеном в связи с перестройкой общего систематического состава флоры северного полушария. Секция была менее термофильной и более адаптированной к наметившейся тенденции бореализации и континентализации природных условий, начавшейся в высоких широтах в связи с изоляцией Полярного бассейна. Морфологическая эволюция этой секции шла в направлении редукции генеративных органов, прежде всего в отсутствии прицветничков и скоплении карподиев ( бесплодных пестичных цветков), неясным характере пестичной части соцветия, что особенно заметно осенью, развитию широких и плоских или продолговато-яйцевидных рылец. Пестичная часть соцветия бурая, буро-черная или черная. Черный или буро-черный цвет пестичной части соцветия придают как-бы обугленные кончики рылец.

Исходные предковые формы секции *Turpha* входили в состав арктотретичной флоры и были связаны с палеокомплексом гигрофильно-

го высокотравья. Последующие изменения климата в сторону охлаждения вызвали сложные процессы перестройки арктиотретичной флоры. Это, однако, в секции *Turpha*, как и в роде в целом, не сопровождалось вспышкой видообразования, но привело к интенсивной интрогрессивной гибридизации.

Распадение арктиотретичной растительности обусловило освобождение для расцвета гигрофильного высокотравья в северном полушарии обширную зону жизни, которую быстро освоили формы гибридного происхождения рассматриваемой секции. Последние настолько распространены в секции и вообще в роде, что довольно часто затрудняют работу исследователя по выделению "хороших" видов. Интрогрессантов, как и гибридантов, отличают мощные пестичные части соцветия, хорошая олиственность, большой рост, высокая семенная продуктивность. Виды негибридного происхождения, за исключением *T. elephantina*, который сохраняет примитивные признаки, имеют менее крупные пестичные соцветия, умеренную олиственность и рост, среднюю семенную продуктивность, часто неплодущую, стекловидную, низкоопущенную и даже сидячую, как у *T. veresczaginii*, завязь.

Интрогрессивная гибридизация в роде *Turpha*, как правило, происходит между видами, относящимися к одной секции. Причинами этого могут быть архаичность и географическая обособленность секции, которая ранее была выражена более четко. Большинство видов рассматриваемой секции *Turpha* представляют очень древние гибридные наследственно закрепленные формы, длительному сохранению которых благоприятствует специфическая водная и околородная среда с ее консервирующим эффектом.

Архаичной и термофильной в роде *Turpha* является секция *Minimae*. Для неё характерно наличие большой группы древних признаков, например, отсутствие листовой пластинки (*T. minima* и *T. pallida*), наличие ее рудимента у [*T. varsobica*], короткие, плотные корневища у *T. minima* и своеобразных корневищ, напоминающих воздушные корни ходоули *Pandanaceae*, приподнятые над землей [*T. varsobica*]. Наличие большого количества отличительных признаков у последнего, позволило выделить его в самостоятельную подсекцию *Gracillissima*, предковые, или анцестральные формы которой, как и секции, возможно были связаны с побережьями временно пересыхающих тропических водоемов. В сходных условиях возникли, очевидно, не только примитивные *Typhales*, но и *Alismatales*, если вспомнить *Damasonium alisma* Mill.

По-видимому развитие секции *Minimae* шло в трех направлениях. В западном, в связи с регрессией Тетиса, развивалась подсекция *Rohrbachia*. Ее представители не испытывали, очевидно, водного дефицита (*defectus hydricus*) и выработали ряд широколистных форм, характерных для современных растений секции *Bracteolatae*. Подсекции последней очень разные и объединены по наличию такого важного диагностического признака, как прицветничек. Представители

восточной части ареала этой секции развились скорее всего из каких-то анцесторов подсекции *Gracillissima*. На пути расселения у нее были "ксерофильные экотопы", то-есть местообитания более жесткие в климатическом и экологическом отношении, чем у западной. Это привело к потере прицветничка, развитию узколистных форм, характерных для современных растений секции *Engleria*.

Южную ветвь секции *Minimae* представляет подсекция *Mongolica* помен *provi-sorium*, растения которой при расселении к Индийскому океану, по-видимому, сохранили большое количество примитивных признаков. И еще одна характерная деталь. В западной, или атлантической, ветви ареала развитие получила цилиндрическая форма пестичной части соцветия. В восточной, или сибирско-тихоокеанской, коротко-овальная, коротко-эллиптическая, эллиптическая, овальная формы. То-есть в восточной ветви ареала закрепляются наиболее примитивные габитуальные признаки, нашедшие выражение в узколистности и короткой части пестичного соцветия. Несколько в стороне оказались сибирские представители рода, расселившиеся на берегах балтийско-сибирского залива. Здесь, по-видимому, выработались широколистные формы (дефицита воды нет) с короткой пестичной частью соцветия, присущей всем видам с сибирско-тихоокеанским ареалом. Наши выводы подтверждаются палеокарпологическими исследованиями П. И. Дорофеева (1966). Из верхнетретичных отложений Сибири им был описан рогоз, у которого орешки (зерновки) имели клетчато-сетчатую поверхность. Аналогичное мы обнаружили, у рогоза восточного - *T. orientalis* из коллекции Н. С. Турчанинова. Возможно предковые виды - *T. orientalis* сформировались на берегах балтийско-сибирского залива, где он был, по-видимому, представлен очень широко. С регрессом последнего в конце миоцена выпали наиболее примитивные формы. Оставшиеся дали предковые формы, сходные с современными *T. sibirica* и *T. komarovii*. Расселение их на побережьях северных морей Азии и Америки сыграло значительную роль в формировании североамериканского *T. latifolia*.

Рассмотрим секцию *Bracteolatae*. Для нее характерно наличие прицветничков: буроокрашенные у *T. angustifolia*, *T. turcomanica* и их гибридов; белые - у *T. foveolata*, *T. grossheimii*. Поверхность пестичных частей соцветия также отличается от таковых. В секции *Turpha* она сплошь шерстистая от выступающих рылец и волосков гинофора или же, как в подсекции *Foveolatae*, ячеистая из-за выступающих плоских верхушек карподиев (бесплодных женских цветков) расположенных по несколько на одной оси. У большинства представителей секции волоски гинофора часто на концах расширены, пигментированы подобно настоящим прицветничкам. Иногда там находятся и кармино-красные рафиды. Окраска пестичных початков у многих растений из этой секции варьирует от коричневой до палевой и песчано-белой у *T. albida* Riedl. Наличие большого количества отличительных признаков дало возможность Е.Г. Победимовой разграничить южноукра-

инские, кавказские и среднеазиатские виды от западноевропейских. Морфологическая эволюция секции *Bracteolatae* шла также в направлении редукции генеративных органов. Это выразилось в сокращении числа прицветничков и их пигментации, карподиев, в постепенном вымывании карминно-красных рафидов и исчезновении железистого опушения.

Таким образом, исходным материалом для дифференциации рода явились виды секции *Minimae*, о чем свидетельствует наличие перечисленных выше примитивных признаков. Очевидно анцестральные формы секции экогенетически были связаны с пересыхающими берегами рек и озер аридных и субаридных районов. Впоследствии в теплых лагунах Тетиса начались интенсивные процессы видообразования. На этот период приходится расцвет рода и его секций, широкое расселение в Евразии.

Системы рода *Typha* L.

A. Schnizlein, 1845

a) *Species ebracteatae* 1. *Typha latifolia* L. 2. *T. schutteworthii* Koch

b) *bracteatae* 3. *T. angustifolia* L. 4. *T. aequalis* Schnizl. 5. *T. minima* Fk.

*T. domingensis* Pers., *T. elephantina* Roxb. *T. Brownii*, *T. truxillensis* Humb. et K.

M. Kronfeld, 1889

Tribus I *Bracteolatae* Schnizl. emend.

Subtribus A.: *Rorbachia* Kronfeld

1. *T. minima* Funk-Hoppe

2. *T. martinii* Jord.

3. *T. haussknechtii* Rohrb.

Subtribus B.: *Schnizleinia* Kronfeld

4. *T. angustifolia* L.

5. *T. australis* Schum. et Thonn

6. *T. javanica* Schnizl.

7. *T. mulleri* Rohrb.

8. *T. aethiopica* (Rohrb.) Kronfeld

9. *T. domingensis* Pers.

10. *T. elephantina* Roxb.

11. *T. schimperi* Rohrb.

Tribus II. *Bracteolatae* Schnizl. emend.

Subtribus C.: *Engleria* Kronfeld

12. *T. glauca* Godr.

13. *T. laxmanii* Lepechin

Subtribus D.: *Schuria* Kronfeld

14. *T. schuttleworthii* Koch et Sond.

15. *T. orientalis* Presl

16. *T. latifolia* L.

17. *T. capensis* Rohrb.

P.Graebner, 1900

Sectio I. Ebracteolatae

- 1.T. latifolia L.
- 2.T. schuttleworthii Koch et Sond.
- 3.T. laxmannii Lepechin

Sectio II.Bracteolatae

- 4.T. elephantina Roxb.
- 5.T. angustifolia L.
- 6.T. angustata Bory et Chaub.
- 7.T. domingensis Pers
- 8.T. minima Funk
- 9.T. gracilis Jord.

Hybridae T. latifolia x Schuttleworthii = T. agroviensis Hausskn.

T.latifolia x angustifolia = T. glauca Godr.

T.Schuttleworthii x angustifolia = T. bavarica Graebner

Б. А. Федченко, 1934

Секция 1.Ebracteolatae

- 1.T. latifolia L.
- 2.T. orientalis Presl
- 3.T. veresvzagini Kryl. et Schisk.
- 4.T. laxmannii Lepechin

Секция 2.Bracteolatae

- 5.T. elephantina Roxb.
- 6.T. angustifolia L.
- 7.T. angustata Bory et Chaub.
- 8.T. minima Funk in Hoppe

H.Riedl, 1970

Sect. Typha

- 1.T. latifolia L.
- 2.T. laxmannii Lepech.
- 3.T. caspica Pobed.
- 4.T. albida H.Riedl

Sect. Bracteatae Schnizlein

*Subsect.. Bracteatae*

- 5.T. elephantina Roxb.
- 6.T. angustifolia L.
- 7.T. australis Schum. et Thonn.
- 8.T. grossheimii Pobed.
- 9.T. turcomanica Pobed.

*Subsect.. Rohrbachia Kronf.*

- 10.T. minima Funk nomen, Hoppe
- 11.T. martinii Jordan

Т. Г. Леонова, 1979

Секция 1. Typha

*Подсекция 1. Typha*

- 1.T. latifolia L.

2. *T. schuttleworthii* Koch et Sond.  
 Подсекция 2. *Engleria Leonova*  
 3. *T. laxmannii* Lepech.  
 4. *T. caspica* Pobed.  
 Секция 2. *Bracteatae Graebner*  
 Подсекция 1. *Bracteatae H. Riedl*  
 5. *T. angustifolia* L.  
 6. *T. australis* Schum. et Thonn.  
 7. *T. grossheimii* Pobed.  
 Подсекция 2. *Rorhbachia H. Riedl*  
 8. *T. minima* Funk

А. Н. Краснова, 1996

Sect. 1. *Typha*

Subsect.. 1. *Typha*

1. *T. latifolia* L.  
 2. *T. schuttleworthii* Koch et Sonder  
 3. *T. caspica* Pobed.

Subsect.. 2. *Komarovia A. Krasnova*

4. *T. orientalis* Presl  
 5. *T. sibirica* A. Krasnova  
 6. *T. komarovii* A. Krasnova

Subsect.. 3. *Remotiusculae A. Krasnova*

7. *T. rossica* A. Krasnova

Sect. 2. *Engleria Tzvel.*

Subsect.. 4. *Laxmania A. Krasnova*

8. *T. laxmannii* Lepech.  
 9. *T. veresczaginii* Kryl. et Schischk.  
 10. *T. zerovii* Klok. fil. et A. Krasnova  
 11. *T. przewalskii* B. Skvortz.

Sect. 3. *Bracteolatae Graebner*

Subsect.. 5. *Elephantinae A. Krasnova*

12. *T. elephantina* Roxb.

Subsect.. 6. *Bracteatae H. Riedl*

13. *T. angustifolia* L.  
 14. *T. australis* Schum. et Thonn.  
 { *T. biarmica* A. Krasnova }

15. *T. domingensis* Pers.

16. *T. kamelinii* A. Krasnova

- { *T. sinantropica* A. Krasnova }

Subsect.. 7. *Foveolatae (A. Krasnova) A. Krasnova*

17. *T. grossheimii* Pobed.  
 18. *T. foveolata* Pobed.  
 19. *T. pontica* Klok. fil. et A. Krasnova  
 20. *T. turcomanica* Pobed.

Subsect.. 8. *Hibridae A. Krasnova*

21. *T. glauca* Godr.



Sect. 4. *Minimae* A.Krasnova  
 Subsect.. 9. *Rohrbachii* H. Riedl  
 22. *T. minima* Funk  
 23. *T. pallida* Pobed.  
 {Subsect.. 10. *Gracillissimae* A. Krasnova }  
 {*T. varsobica* A. Krasnova }

*Система рода Typha* L. 1753, Sp.Pl.: 971; id in etitu 1754, Gen. 5:418

Многолетние травянистые растения 0.3-4 м высотой. Корневище длинное, горизонтальное, ползучее, мясистое, утолщенное, или короткое приподнимающееся над землей, плотное, почти деревянистое, веревковидное. Стебли цилиндрические, гладкие, иногда бороздчатые, реже с восковым налетом (дагестанские популяции). Листья сосредоточены у утолщенного, реповидно или луковидного, основания, широко- или узколинейные, цельнокрайние, всегда вверх направленные, длинные, темнозеленые или сизовато-зеленые, снизу плоские или толстоватые, слегка желобчатые, реже трехгранные. Влагалища с широко - или узкопленчатыми ушками или без них. Цветки однополые, многочисленные, собраны на верхушке стебля в початки. Тычиночные цветки из 1-5 тычинок, со сросшимися в разной степени нитями. Надсвязник чаще полушаровидный, широкий, реже широко-обратно-треугольновидный, светлый или бурый, заполненный полностью или частично рафидами. Пыльцевые зерна одиночные или собраны в тетрады разной формы. Пестичный початок чаще широко или узкоцилиндрический, эллипсоидальный, или продолговато-овальный, реже шаровидный, округлый. Пестичный цветок с одним или несколькими прицветниками, или без них; рыльце широко- или узкоромбовидное, широко - или узколинейное, лепестковидное, цельнокрайнее или городчатое, заполненное рафидами или без них, как правило однобокое, завязь верхняя, одногнездная, на гинофоре или сидячая (рогоз Верецагина). Плод - орешек, гладкий или продольно-продолговато-ячеистый, вальковатый, с летучкой из длинных волосков.

#### Ключ для определения видов

1. Растение  $\pm 400$  см высоты. Корневище,  $\pm 2.5(3)$  м длины. Между тычиночной и пестичной частями соцветия нет промежутка ..... 2.
- Растение  $\pm 150$  см высоты. Корневище  $\pm 1.5$  м длины, или короче. Между тычиночной и пестичной частями соцветия имеется промежуток  $\pm 3(5)$  см ..... 10.
2. Плодущий пестичный цветок без прицветника ..... 3.
- Плодущий пестичный цветок с прицветничком ..... 13.
3. Пестичный початок цилиндрический, толстоцилиндрический,  $\pm 35$  см длины,  $\pm 4$  см в диаметре, черный, черно-бурый, темно-коричневый, темно-бурый, светло-бурый ..... 4.

- Пестичный початок обратно-яйцевидно-продолговатый, продолговато-булавовидный, или толсто-цилиндрический,  $\pm 16$  см длины,  $\pm 3(3.5)$  см в диаметре, черый, черно-бурый.....5.
- 4. Стеблевые листья с длинными, гладкими влагалищами, внутри бледно-зеленые. Листовая пластинка  $\pm 10$  мм ширины, плоская, гладкая, темно-зеленая, снизу едва утолщенная. Ушки влагалища прямые, слабо пленчато окаймленные,  $\pm 2$  мм .....1. *T. latifolia*
- Стеблевые листья с длинными перепончатыми влагалищами, внутри розовые. Листовая пластинка  $\pm 13$  см ширины, плоская, зеленая, светло-зеленая, серо-зеленая, снизу утолщенная, округлая. Ушки влагалища прямые, пленчато окаймленные,  $\pm 3.5$  мм .....3. *T. caspica*
- 5. Волоски гинофора (околоцветные волоски) превышают рыльце, или равны ему .....2. *T. schuttleworthii*
- Волоски гинофора короче рыльца.....6.
- 6. Пестичный початок цилиндрический, узко-цилиндрический, черный, бурый, черно-бурый. Между тычиночным и пестичным початками промежуток  $\pm 0.8(1)$  см. Плодущий пестичный цветок без прицветничка.....7. *T. rossica*
- Пестичный початок цилиндрический, иногда толсто-цилиндрический, темно-коричневый, бурый, светло-коричневый, светло-бурый. Между тычиночным и пестичным початками нет промежутка, или он очень незначительный  $\pm 0.3$  см. Плодущий пестичный цветок с прицветничком.....21. *T. glauca*
- 8. Стеблевые листья узколинейные. Листовая пластинка к влагалищу желобчатая, темно-зеленая, зеленая, серо-зеленая. Пестичный початок продолговато-овальный, черный, черно-бурый, бурый. Волоски гинофора равны рыльцу, или превышают его, выступая над рыльцами, особенно в верхней части пестичного початка, образуют белое кольцо ..4. *T. orientalis*
- Стеблевые листья широколинейные, зеленые, травянисто-зеленые. Листовая пластинка плоская, снизу толстоватая,  $\pm 1(1.5)$  см ширины. Волоски гинофора равны плодущему пестичному цветку, или достигают рыльце .....9.
- 9. Цветоносный стебель короче стеблевых листьев. Тычиночный початок часто долго сохраняется. Пестичный початок продолговато-эллиптический, эллиптический,  $\pm 10(15)$  см длины,  $\pm 3$  см в диаметре, светло-коричневый, светло-бурый .....6. *T. komarovii*

- Цветоносный стебель равен стеблевым листьям, или на 5-10 см длиннее их. Тычиночный початок не сохраняется. Пестичный початок коротко-толсто-цилиндрический,  $\pm 5.5$  (13) см длины,  $\pm 4$  см в диаметре, черный, черно-бурый ..... **5.T. sibirica**
- 10.** Завязь сидячая или почти сидячая; ножка гинофора  $\pm 0.8$ (1) мм длины. Волоски гинофора немногочисленные. Плодущий пестичный цветок 1.5 мм длины. Пестичный початок узкоцилиндрический,  $\pm 12$  см длины,  $\pm 0.6$  см в диаметре. Листовая пластинка узколинейная, снизу выпуклая, или слегка желобчатая, серовато-зеленая..... **9.T. veresczaginii**
- Завязь на хорошо выраженной ножке гинофора,  $\pm 3$ (4) мм длины ..... **11.**
- 11.** Пестичный початок эллиптический, продолговато-эллиптический, светло-бурый, бледно-коричневый. Рыльце лепестковидное с городчатым краем ..... **8.T. laxmannii**
- Пестичный початок узко-цилиндрический, светло-коричневый, светло-бурый. Рыльце линейное, или узко-линейное ..... **12.**
- 12.** Стеблевые листья узколинейные, серо-зеленые. Листовая пластинка к влагалищу желобчатая. Тычиночный початок  $\pm 19.5$  см длины долго сохраняется. Пестичный початок узкоцилиндрический,  $\pm 8.5$  см длины,  $\pm 1.5$  см в диаметре..... **11. T. zerovii**
- Стеблевые листья узколинейные, зеленые. Тычиночный початок 16 см длины. Пестичный початок узкоцилиндрический, 11 см длины..... **10.T. przewalskii**
- 13.** Стеблевые листья снизу трехгранные, килеватые..... **12. T.elephantina**
- Стеблевые листья снизу заметно выпуклые, толстоватые..... **14.**
- 14.** Пестичный початок цилиндрический,  $\pm 18$  см длины,  $\pm 1.7$ (2) см в диаметре. Прицветничек на вершине расширенный бурый..... **15.**
- Пестичный початок толсто-цилиндрический,  $\pm 25$ (35) см длины,  $\pm 2$ (3) см в диаметре. Прицветничек на вершине расширенный белый..... **16.**
- 15.** Ушки влагалища стеблевых листьев направлены вниз, узкопленчатые,  $\pm 2$  мм. .... **13.T. angustifolia**
- Тычиночный початок рано опадает. Пестичный початок бурый, черно-бурый, темно-коричневый. Прицветничек на вершине расширенный, округлый, или продолговато-яйцевидный, бурый. Волоски гинофора многочисленные.....

- Ушки влагалища стеблевых листьев направлены вниз, широко-складчато-пленчатые,  $\pm 4$  мм ширины. Тычиночный початок долго сохраняется. Пестичный початок узкоцилиндрический, или коротко-узкоцилиндрический, бурый, темно-бурый, темно-коричневый. Прицветничек на вершине глыбовидный, бурый ..... **16.T. kamelinii**
- 16. Прицветничков несколько (2-3), на верхушке расширенных, округлых, часто с ноготком, или вытянуто-яйцевидных, белых ..... **17.**
- Прицветничек один, на верхушке другой формы, бурый..... **18.**
- 17. Тычиночный початок рано опадает,  $\pm 26$  см длины. Пестичный початок толсто-цилиндрический,  $\pm 20$  см длины, после цветения с поверхности ячеистый. Рыльце плодущего пестичного цветка короткое. Прицветнички на вершине округлые, белоснежные, с карминно-красными рафидами .... **17.T. grossheimii**
- Тычиночный початок долго сохраняется, или рано опадает,  $\pm 40$  см длины. Пестичный початок цилиндрический,  $\pm 30$  см длины, после цветения поверхность неячеистая. Рыльце плодущего пестичного цветка ланцетно-линейное. Прицветнички продолговато-овальные, или остро-лопатовидные, белые, слегка желтоватые, с карминно-красными рафидами..... **15.T. dominicensis**
- 18. Бесплодные пестичные цветки (карподии) собраны по 2-3-4, на вершине булавовидные, вздуто-булавовидные, шаровидные. Пестичный початок продолговато-овальный, или коротко-цилиндрический, после цветения поверхность ячеистая ..... **19.T.pontica**
- Карподии по одному. Пестичный прочаток цилиндрический, узко-цилиндрический, после цветения поверхность ячеистая..... **19.**
- 19. Волоски гинофора многочисленные (16-20) и больше ..... **20.**
- Волоски гинофора немногочисленные до 10 и меньше..... **21.**
- 20. Пестичный початок цилиндрический, светло-коричневый,  $\pm 18$  см длины,  $\pm 1.7(2)$  см в диаметре. Волоски гинофора на вершине слегка расширенные, белые с карминно-красными рафидами... **18.T. foveolata**
- Пестичный початок цилиндрический, бурый, буросерый,  $\pm 28(30)$  см длины,  $\pm 1.5$  см в диаметре. Волоски гинофора немногочисленные, белые, острые ..... **20.T. turcomanica**

21. Растение  $\pm 150$  см высоты. Стеблевые листья узко-линейные, длиннозаостренные, серо-зеленые. Листовая пластинка  $\pm 0.5$  см ширины, снизу толстоватая. Ушки влагалища направлены резко вниз, узкопленчатые,  $\pm 1$  мм. Тычиночный початок узко-цилиндрический, светло-бурый..... **14. T. australis**
- Растение  $\pm 100(50)$  см высоты. Стеблевые листья узко-линейные,  $\pm 0.3$  см ширины, плоские, или к влагалищу желобчатые. Ушки прямые, широко-складчатые,  $\pm 4$  мм ширины. Тычиночный початок часто долго сохраняется, или рано опадает. Пестичный початок коротко-узко-цилиндрический, коротко-овальный, бурый, светло-бурый, светло-коричневый ..... **22.**
22. Пестичный початок коротко-узоцилиндрический,  $\pm 2$  см длины,  $\pm 1.5$  см в диаметре. Прицветничек узколопатовидный, светлорусый. Растение  $\pm 100$  см высоты ..... **22. T. minima**
- Пестичный початок шаровидный, коротко-эллиптический,  $\pm 3$  см длины,  $\pm 2$  см в диаметре. Прицветничек лопатовидный, белый. Растение  $\pm 70(50)$  см высоты ..... **23. T. pallida**

Genus *Typha* L. 1753, Sp. Pl.: 971; idem, 1754, Gen. Pl., ed. 5:418

Лектотип: *Typha latifolia* L. - Willson, 1909, 17:3.

Секция. 1. *Typha*. - *Typha* a. species ebracteatae Schnizl., 1845, Typhaceae, 25, nom. nud.; *Typha* tribus II. Ebracteolatae Kronfeld, 1889, Verh. Zool. - Bot. Ges. Wien. 39: 139, nom. invalid.; *Typha* sect. Ebracteolatae Graebner, 1900. Typhaceae. Pflanzenreich, 2 (1V, 8) : 8, pro sect.; Федченко, 1934, Фл. СССР, 1:210; *Typha* sect. *Typha*. Riedl, 1970, Fl. Iran. 71:2; Леонова, 1976. Новости сист. высш. раст. 13:10; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4:328, pro sect.

Лектотип: лектотип рода.

Подсекция 1. *Typha*. Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13:10; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4:328 pro parte; subtrib. *Schuria* Kronf., 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39 : 140, nom. invalid.

Тип: лектотип рода.

1. *Typha latifolia* L. 1753, Sp. Pl. 2:971; Kronfeld, 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39: 90-94; Graebner, 1900, Typhaceae in Engler. Pflanzenreich, 2(1V, 8):18; Федченко, 1934, Фл. СССР 1:210; Тора, 1966, Fl. RSR 11:92; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4:326, p.p.; Миняев, 1981, Опр. раст. сев.-зап. европ. ч. РСФСР : 44; Краснова, 1987, Фауна и биол. пресновод. организм. : 43-59; idem, 1987, Опр. высш. раст. Украины : 470; Цвелев, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8:356.- Р. широколистный.

Описан из Европы. Тип "Habitat in paludibus Europae". Herb. Linn. (LINN).\*

Растет на сырых затопленных лугах, по окраинам болот и на самих болотах, старичных зарастающих и заболачивающихся водоемах, у выходов ключей на склонах, по заболачивающимся днищам балок, вдоль ручьев и малых рек. Широко расселяется по берегам вторичных водоемов - прудов, каналов, канав. Часто пионер зарастания мелководий водохранилищ, особенно с периодически меняющимся по сезонам года уровнем, большей частью в первые годы. Впоследствии вытесняется другими видами. Имеет склонность к сорничанию. - Европ.ч.: все р-ны; Зап. Сиб.: все р-ны (спорадически); Вост. Сиб.: все р-ны (спорадически); Дальн. Восток (заносное); Ср. Азия: Арало-Каспийский р-н. (на севере), Прибалхашский (на севере), в горных р-нах Джунгарско-Тарбагатайском, Памиро-Алайском, и Тянь-Шаньском.

**2. *Typha schuttleworthii* Koch et Sond.** 1844 in Koch Syn. Fl. Germ. 2:186; Herbich, 1859, Fl. Bucovina : 98-99. - *T. latifolia* subsp. *schuttleworthii* (Koch et Sond.) Stojan. et Stef., 1933, Флора на България 2: 66; Висюлина, 1950, Визнач. росл. УРСР 1 : 913; Володченко, 1965, Визнач. росл. Укр., 2:45; Тора, 1966, Fl. RSR 11:93; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 11; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4:328; Casper, Krausch, 1980, Süßwasserflora von Mitteleuropaea, 23: 97-98; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470.-Р. Шуттлеворта.

Описан из Швейцарии. Тип: "ad ripas, an der Aar in der Schweiz in Canton Bern u. auch bei Aarau" (BM).

Растет в местах с поверхностным и грунтовым подтоплением, на мелководьях с илисто-песчаными, торфянистыми грунтами, вблизи горных источников. - Европ.ч.: Верхне-Днестровский (Закарпатская равнина, горный пояс Карпат. Редко). Эндемичный вид.

**3. *Typha caspica* Pobed.** 1950, Бот. матер. 12:21; Riedl, 1970, Fl. Iranica 1:3; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4:329; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470. - Р. каспийский.

Описан из Закавказья. Тип: Побережье Каспийского моря, болото между портом Ильича и Кумбаши, 24 IX 1948, N 287, Е.Г. Победимова (LE!).

Растет в защищенных местах на морских побережьях. -Европ.ч.: Средне-Днепровский, Нижне-Волжский; Кавказ:Предкавказье, Западно- и Восточно Закавказский, Дагестанский, Талышский.

**Подсекция. 2. *Komarovia* A.Krasnova.** -Пестичная часть соцветия темно-бурая, черно-бурая, темно-коричневая, бурая, светло-коричневая, коротко-толсто-цилиндрическая, продолговато-обратно-яйцевидная, продолговато-овальная. Волоски гинофора равны рыльцам или выступают над ними. - Spica feminea atro-fusca, antis, pallida brunnea,

---

\* Информацию о типовых образцах, хранящихся за пределами России и стран ближнего зарубежья, приводим по Федченко. 1934. "Флора СССР," Леоновой. 1976. "Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР".

rubescenti-brunnea, breviter crasse cylindrica, oblongo-ovoidea, oblongo-elliptica, pilis gynophorum, stigmati aequilongis vel enti.

Тип: *T. sibirica* A. Krasnova

**4. *Typha orientalis* C. Presl** 1849, Epimel. Bot.: 249; Федченко, 1934, Фл. СССР 1:211. - *T. orientalis* Presl var. *brunnea* Skvortzov, 1942, Diagn. Pl. Nov. et minus Cognit. Mandsh. :1; Ворошилов, 1982, Опр. раст. сов. Дальн. Вост.:37; Finlayson and a.o., 1985, Austral. J. Bot. 33, 1:101-107; Цвелев, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8: 356.- Р. восточный.

Описан с Филиппин. Тип: *Insula Zebu Philippinarum: Cumming* N 1767 (G)

Растет по стоячим и медленно текущим водам, по болотам.- Дальн. Восток: Зее-Буреинский, Уссурийский.-Японо-Китайско-австралийский вид.

**5. *Typha sibirica* A.Krasnova** 1987, Фауна и биол. пресноводн. организм. : 45-50; *T. latifolia* auct. non L.: Федченко, 1934, Фл. СССР, 1:211, pro parte ; Краснова, 1987, Опр. высш.раст. Украины:470 - Р. сибирский.

Описан из Восточной Сибири. Тип: Красноярский край, Емельяновский р-н., с. Сорокино. По берегам пруда, заросшего *Alisma plantage-aquatica*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria aquatica*, *Cicuta virosa*, *Lemna minor* etc. , 27 VII 1977, В. Смирнова (LE ).

Растет на влажных местах, по берегам водоемов. - Европ.ч.: Верхне-Днепровский (редко в басс. Сиверский Донец); Зап.Сиб.: Верхне-Тобольский, Иртышский; Вост. Сиб.: Енисейский.

**6. *Typha komarovii* A.Krasnova** 1987, Фауна и биол. пресноводн. организм.: 45-50; *T. latifolia* auct. non L. : Федченко, 1934, Фл. СССР, 1:211, pro parte; *T. latifolia* auct. non L. : Ворошилов, 1982, Опр. раст. сов. Дальн. Вост. : 36, pro max. parte . -Р. Комарова.

Описан с Дальнего Востока. Тип: Приморский край, Анучинский р-н., окр. с. Варваровки, 28 VII 1977, А. Исайкина (LE )

Растет на влажных местах.- Дальн. Восток: Уссурийский, Приморский, Сахалинский, Курильский.

**Подсекция. 3. *Remotiusculae* A.Krasnova-** Тычиночная и пестичная части соцветия с промежутком  $\pm 0.5(3)$  см. Пестичная часть соцветия темно-бурая или коричневая, цилиндрическая или узко-цилиндрическая. Волоски гинофора многочисленные острые. - *Spica mascula et feminea remotae*  $\pm 0.5(3)$  cm. *Spica feminea atro-fusca vel brunnea, cylindrica vel anguste cylindrica*. *Gynophorum breviter stripitatum, pilis numerosis, acutis*.

Тип: *T. rossica* A. Krasnova

**7. *Typha rossica* A. Krasnova** 1987, Фауна и биол. пресноводн. организм.: 57-58. - *T. remotiuscula*, herb. Transs.-*T. latifolia* var. *remotiuscula* Schur, 1866, Enum. pl. Transs.: 637.-*T. latifolia* var. *remotiuscula* Simonkai, 1886, Enum. Transs.: 514.- Р. русский .

Описан с Северо-Запада Европы. Тип: Вологодская область, Шекснинское водохранилище, 7 VII 1984, А. Краснова (LE).

Растет на мелководьях водохранилищ.- Европ. ч.: все р-ны.- Европейский вид.

В мировой литературе растения, подобные *T. rossica*, были отмечены Schur(1851,1866) из Трансильвании как *T. remotiuscula* Schur = *T. latifolia* var. *remotiuscula* Schur. Через 20 лет Simonkai (1886) снова указывал его уже как гибрид для этого района. Затем Kronfeld (1889 в цит. монографии) приводит его как форму, а Graebner(1900) как subsp. *T. eu-latifolia*. Вполне возможно, что закрепление этого признака - промежутка между частями соцветия проходило на территории Трансильвании, которая часто служила ареной военных действий. Стабилизация же расы *T. rossica* происходит на антропогенных водоемах европейской части России, где водохранилищам в этом отношении можно отвести первостепенную роль.

Секция.2. *Engleria* (Leonova)Tzvel.; *Typha subtrib. Engleria* Kronf., 1889. Verh. Bot.-Zool. Ges. Wien 39: 140, nom. invalid.; *Typha* subsect. *Engleria* Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 11; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4:328; Цвелев, 1984, Новости сист. высш. раст. 21: 232.

Тип: *T. laxmannii* Lepech.

Подсекция.4. *Laxmannia* A.Krasnova.- Пестичная часть соцветия светло-коричневая, продолговато-яйцевидная, овальная или узко-цилиндрическая. Волоски гинофора многочисленные. - *Spica feminea pallido-brunnea, oblongo-ovati, ovali raro cylindrici. Pili gynophori numerosi.*

Тип: *T. laxmannii* Lepech.

**8. *Typha laxmannii* Lepech.** 1801, Nova Acta Acad. Sci. Petropol. 12:84, 335. - *T. stenophylla* Fisch., Mey., 1845, Bull. Acad. Sci. Petersb. 3: 209; Федченко, 1934, Фл. СССР 1:212. - *T. laxmannii* var. *getica* Morariu, 1966, Fl. RSR 11:95; Леонова, 1979, Фл. европ.ч. СССР 4:329; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470; Ворошилов, 1982, Опр. раст. сов. Дальн. Вост.: 36-37; Цвелев, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8:357.- Р. Лаксмана.

Описан из Забайкалья. Тип: "In ulteriori Sibiria Transbaicalensi, locis humidis, in paludibus atque ripis fluviorum udis" N 66 (LE !).

Растет по сырым и заболоченным местам, по берегам рек и озер.- Европ.ч. : Средне-Днепровский ( по берегам днепровских водохранилищ), Причерноморский, Нижне-Волжский; Кавказ: Предкавказский, Западно-, Восточно- и Южно- Закавказский, Каспийский, Дагестанский; Сиб.: все р-ны (юг, изредка); Ср. Азия: все р-ны (спорадически).

**9. *Typha veresczaginii* Kryl. et Schischk.** 1927, Сист. зам. по мат. герб. Томск. ун-та 1: 1; Федченко, 1934, Фл. СССР, 1:212; Ревердатто, Сергиевская, 1937, Консп. приенис. фл. 1:33; Крылов, 1927, Фл. Зап. Сиб. 1:94; Черепнин, 1957, Фл. южн. ч. Красноярск. края 1:78.- Р. Верещагина.

Описан с озер Барабинской лесостепи. Тип: Бараба. Между Казаткулем и Татарской, болотце, 21 06 1910, П. Крылов (LE !).

Растет на болотах, займищах, окружающих степные озера в Барабинской лесостепи. - Зап.Сиб.: Обский. Эндемичный вид.



**10. *Typha przewalskii* Skvorts.** 1943, in A. Baranov et B. Skvortsov, Diagn. Pl. Nov. Mandsh.: 1; Цвелев, 1984, Новости сист. высш. раст. 21:232; idem, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8:357. - Р. Пржевальского.

Описан из Северо-Восточного Китая. Тип: Долина р. Сунгари близ г. Харбина. (LE ).

Растет по берегам водоемов в Северо-Восточном Китае, заходит в бассейн Амура.- Дальн. Восток: Амурский, Уссурийский.

**11. *Typha zerovii* Klok. fil. et A. Krasnova** 1972, Укр. бот. журн. 29, 6 : 698-691; idem, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470.- Р. Зерова.

Описан с Юго-Запада Украины. Тип: Одесская область, Беляевский р-н., Маякский сельсовет, на Днестре, 24 VI 1972, А. Краснова, KW).

Растет в плавнях, по берегам рек, на болотах.- Европ.ч.: Нижне-Днепровский; Молдавия. -Причерноморско-каспийский вид. Юго-западные районы Украины, Молдавия (юг), Болгария, Румыния, Чехословакия.

Секция.3. *Bracteolatae* Graebner, 1900 in Engler Pflanzenreich, 2(1V,8): 8,11; *Typha b/ species bracteatae* Schnizl., 1845, Typhaceae: 25, nom. nud.; *Typha* trib. I. *Bracteolatae* Kronf., 1889, Verh. Zool-Bot. Ges. Wien 39:138, nom. invalid.; Федченко, 1934, Фл. СССР 1:212; *Typha. Bracteatae* Schnizlein ex Riedl, 1970, Fl. Iranica 71:4; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 12; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4:329, pro sect.

Тип: *Typha angustifolia* L.

*Подсекция.5. Elephantinae* A. Krasnova. - Стеблевые листья снизу трехгранные, сверху широкие, плоские. - *Folia caulina subtus triangulatus, supra laminata plana.*

Тип. *T. elephantina* Roxb.

**12. *Typha elephantina* Roxb.** 1832, Fl. Ind., 3:566; Федченко, 1934, Фл. СССР 1:212 - 215; Scharma, Gopal, 1980, Aquat. Bot. 9,4: 381-387; Soha, 1968, Bull. Bot. soc. Bengal. 22, 1 : 11-18.- Р. слоновый.

Описан из Британской Индии. Тип неизвестен.

Растет по берегам водоемов в тугаях.- Ср. Азия: Амударьинский, Каракумский (редко).-Юго-восточные р-ны Средиземноморья, Индия; Гималаи. Известен в пределах нашего региона только из бассейна р. Амударьи.

*Подсекция.6. Bracteatae* Riedl, 1970, Fl. Iranica. 70:4; *Typha subtrib. Schnizleinia* Kronf., 1889, Verh. Zool. - Bot. Ges. in Wien. 64-80, nom. invalid.

Тип: *T. angustifolia* L.

**13. *Typha angustifolia* L.** 1753, Sp. Pl.:971; Федченко, 1934, Фл. СССР, 1:215; Тора, 1966, Fl. RSR 11:94; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13:13; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4:329; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины :470. - *T. biarmica*, Краснова, 1996, Деп. ВИНТИ, №3039 - В96 : 47-48. - *T. sinantropica*, idem, ibidem : 48-50; Цвелев, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8:355. - Р. узколистный.

Описан из Европы. Тип: "In Europae paludibus". Herb. Linn. N1094 (LINN, photoLE!).

Растет по берегам рек.- Европ. ч.: все р-ны; Кавказ: Предкавказский, Западно-, Восточно- и Южно - Закавказский (спорадически); Сиб.: все р-ны (спорадически); Ср. Азия: все р-ны (редко); Дальн. Восток. (занесен).

**14. *Typha australis* Schum. et Thonn.** 1827, Beckr. Guin. Pl.: 401. - *T. angustata* Bory et Chaub. Федченко, 1934, Фл. СССР 1:215; Победимова, 1964, Фл. ср. полосы европ. ч. СССР (Маевский) 9:694; Тора, 1966, Фл. RSR 11:96; Грубов, 1971, Раст.Центр.Азии 6:36; Клоков, Краснова, 1972, Укр. бот.журн. 29, 6: 688; Леонова, 1979, Фл. европ.ч. СССР 4:330. - Р. южный.

Тип: Описан с Западной Африки (Гвинея). "*Kasamae Incobis*," Schumacher (C).

Растет по берегам водоемов.- Европ.ч.: Крым; Причерноморский.- Общ. распр.: Средиземноморье.

**15. *Typha domingensis* Pers.** 1807, Synopsis plant. 2: 532; Цвелев, 1996, Сосуд. раст. сов. Д.Вост. 8:355; Casper, Krausch, 1980, Sußwasserflora von Mitteleuropa. Band 23:95. - *T. salgirica* Krasnova, 1975, Новости сист. высш. и низш. раст. : 125-126. - Р. господствующий.

Описан из Гвинеи(Вест Индия:о-ва Сан- Доминго, Пуэрто-Рико и др.).Тип неизвестен.

Растет по берегам водоемов.- Европ.ч.: Крым; Причерноморский; Нижне-Волжский; Ср. Азия: Арало-Каспийский(по-видимому гибриды с *T. angustifolia* и *T. australis* . Описанный нами в 1975 году из Крыма *T. salgirica*, также гибридогенного происхождения). -Общ. распр.: Средиземноморье; Индия; Япония; Китай; Северная и Южная Америка.

**16. *Typha kamelinii* A.Krasnova sp. nova .**

Растение  $\pm 120$  см высоты. Корневище короткое,  $\pm 20(80)$  см длины, катафиллы узколинейно-ланцетные, кожистые. Стеблевые листья узколинейные,  $\pm 5$  мм ширины, плоские, к влагалищу желобчатые, сизоватые, длинно-заостренные, с широкими длинными, несомкнутыми до основания влагалищами, превышают соцветие или равны ему. Ушки влагалища направлены вниз, широко-складчато-пленчатые,  $\pm 4$  мм ширины. Тычиночная и пестичная части соцветия отстоят на  $\pm 3$  см. Тычиночная часть соцветия  $\pm 10$  см длины,  $\pm 0.5$  (1) см в диаметре, длиннее или равна пестичной. Ось тычиночной части покрыта разного рода волосками с карминно-красными рафидами. Тычиночные цветки на хорошо выраженной ножке, 1-4. Пыльники  $\pm 2(3)$  мм длины, 0.25 мм ширины, надсвязник полушаровидный. Пестичная часть узкоцилиндрическая,  $\pm 6(10)$  см длины,  $\pm 0.5$  см в диаметре. Плодущий пестичный цветок  $\pm 0.3(0.8)$  см длины, рыльце в 2(3) раза длиннее столбика, узко-линейное, часто обламывается. Завязь веретеновидная, ножка  $\pm 2(3.5)$  мм длины. Волоски гинофора короче рылец, немногочисленные, 8-10, на верхушке слегка утолщенные. Бесплодные пестичные цветки (карподии) многочисленные, вверху усеченные.

Прицветничек на верхушке сильно сжатый, глыбковидный, бурый, иногда с небольшим острием. или ноготком. Плод - вальковатая зерновка. Цветет и плодоносит V-VII.

Тип: Таджикистан. Сев. склон хр. Петра I , окрестности плато Хазор-Чашма. Бывшее дно озера, асс. клубнекамышево-ситняковая. h=2100. 2 VII 1967, Т. Стрижова, В. Соловьев, N4315 (TAD!)

Растет по берегам рек, ручьев, водоемов, горных источников.-Зап. Сиб.: все р-ны ( часто определяется как *T. laxmannii*), Вост. Сиб.: Анг.-Саян., Даур. (также часто определяется как *T. laxmannii*); Дальн. Восток: Уссур., Примор.

От *T. angustifolia* L. отличается сжатым, глыбковидным на верхушке прицветничком; узким рыльцем; узко-цилиндрическим пестичным початком. Стеблевыми листьями  $\pm 4-6$  мм; вниз направленными, широко-складчато-пленчатыми ушками влагалища; узкими, кожистыми катафиллами на относительно коротком корневище.

В 1982-1984 гг., изучая коллекции с Таджикистана(TW), мы обратили внимание на очень изящный рогоз узколистый. Такие образцы с территории Сибири и Дальнего Востока нам были уже известны. Наш рогоз существенно отличается от близкого вида *T. angustifolia*, прежде всего меньшими размерами, глыбковидным прицветничком и другими признаками. Узколинейные стеблевые листья схожи с таковыми у *T. laxmannii*, *T. veresczaginii* и видами их родства, за которые его иногда определяют. Филогенетически он более древний по отношению к *T. angustifolia*. Название дали в честь исследователя Таджикской флоры Рудольфа Владимировича Камелина.

*Подсекция.3.Foveolatae A.Krasnova. - Typha. Sect.Foveolatae Klok. fil. et Krasnova, 1972, Укр. бот. журн. 29, 6:691.*

Тип: *T. foveolata* Pobed.

**17.Typha grossheimii Pobed.** 1949, Бот. мат. 11:12; Riedl, 1970 in Rechinger: Fl. Iranica. 71/30, 1:6; Клоков, Краснова, 1972, Укр.бот. журн. 29, 6:688; Леонова, 1976,Новости сист. высш. раст. 13:14; idem, 1979, Фл.европ.ч. СССР 4:330; Краснова, 1987, Опр.высш. раст. Украины: 470. - Р. Гроссгейма.

Описан с Восточного Предкавказья. Тип: Ленкорань, около порта Ильича, по побережью Каспийского моря, 29 VII 1931, N763, Е. П. Матвеева (LE!).

Растет на побережье Каспийского моря, на болотах, по берегам рек, на влажных солончаковых лугах. - Европ. ч.: Волжско- Донской, Причерноморский, Нижне-Донской и Крымский райны (заносное); Кавказ: Предкавказский, Западно-, Восточно- и Южно- Закавказский; Ср. Азия: Арало-Каспийский, Прибалхашский, Джунгарско- Тарбагатайский, Кызилкумский, Сырдарьинский. Общ. распр.: Европа (крайний юг редко), Средиземноморье, Балканы, Малая Азия, Иран, Афганистан, Курдистан.

**18.Typha foveolata Pobed.** 1949, Бот. мат., 11:7-10;Висюлина, 1950, Визн. росл. УРСР 1: 914; Клоков,Краснова, 1972, Укр. бот. журн.,

29, 6:689; Победимова, 1964, Фл. ср. полосы европ. ч. СССР 9:694; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины : 470.- Р. ямчатый.

Описан с Украины. Тип: Черноморское побережье, Джарылгач, в 3 км к юго-востоку от колодца Среднего, во влажной низинке, в зарослях *Phragmites*, 15 IX 1947, Е.Г. Победимова (LE !).

Растет на влажных низинках по побережьям морей, берегам рек.- Европ.ч.: Средне- Днепровский р-н, Причерноморский, Нижне-Донской и Крымский районы; Кавказ: (все р-ны); Ср. Азия: (все р-ны, спорадически). Общ. распр.: Европа (юг), Кавказ, Средняя Азия (спорадически).

**19. *Typha pontica* Klok. fil. et Krasnova** 1972, Укр. бот. жур. 29, 6:691; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины : 470.- Р. понтический.

Описан с юга Украины. Тип: Николаевская область, Октябрьский р-н., с. Галициново, в небольших канавах на берегу Бугского лимана, 13 VII 1972, А.Н. Краснова (KW).

Растет на засоленных берегах морских лиманов.- Европ.ч.: Нижне Днепровский, Причерноморский, Волжско-Донской, Нижне-Донской и Крымский районы; Кавказ: (все р-ны редко); Ср. Азия (все р-ны, редко). Общ. распр.: Южные р-ны Румынии, Болгарии, Молдавии, Украины, России, Средняя Азия .

**20. *Typha turcomanica* Pobed.** 1949, Бот. мат. 11:14-16; Riedl, 1970, Fl. Iranica 71/30, 1:6. - Р. туркменский

Описан из Средней Азии. Тип: Туркмения, по берегам р. Кушки (около границы с Афганистаном), 19 VII 1901, Н.В. Сорокин (LE !)

Растет по берегам водоемов.- Ср. Азия: Горный Туркменистан (Ашхабад, Кушка, Хауова). - Общ. распр.: Средняя Азия.

*Подсекция. 8. Hibridae A. Krasnova.*- Тычиночный и пестичный початки соприкасаются, или отстоят на  $\pm 0.3$  мм . Пестичный початок коричневый, светло-бурый или светло-коричневый, цилиндрический. Пестичный цветок с прицветничком или без него.- *Spica mascula et feminea contiguae, vel remotae  $\pm 0.3$  mm. Spica feminea brunnea vel pallido-brunnea, cylindrici. Flos femineus cum bracteatus vel sine.*

Тип: *T. glauca* Godr.

**21. *Typha glauca* Godr.** 1834, Fl. Lorraine, 1,2 : 19-20; *T. glauca* Godr. (*T. angustifolia* x *T. latifolia* Kronf.) Kronf., 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39:89. - Р. сизый.

Описан с юга Франции. Тип неизвестен.

Растет по берегам зарастающих и заболачивающихся водоемов.- Европ. ч.: Дв.- Печ.- Общ. распр.: Европа, Финляндия, Швеция, Северная и Южная Америка.

Для России мы приводим пока единственное место сбора - "на сплаvine оз. Зауломского Вологодской области, 16 VII 1984, А. И. Кузьмичев". Для сопредельных территорий - растения габитуально близкие зауломским приводились из Финляндии (Finland. Ab. Paimio, Meltola North of the estate in Paimio river delta, N4490, 26 VIII 1964, R. Alava, I. Kukkonen; Finland, Satakunta, Eurajoki, Auvi . ... , 10 VIII 1967, R. Alava et a.o.). Кубинские растения *T. glauca* из коллекции

Н. С. Турчанинова (KW) отличаются узколинейными стеблевыми листьями, бледно-рыжим, или бледно-охристым, длинно-цилиндрическим пестичным початком  $\pm 25$  см и промежутком  $\pm 1$  см. Таким образом надеемся, что интерпретируя *T. glauca*, как таксон на гибридогенной основе, мы сможем привлечь внимание исследователей к его распространению.

Секция 4. *Minimae* A. Krasnova. - Растения многолетние, дернистые. Стебли  $\pm 100$  см высотой. Корневище короткое, одревесневшее, веревковидное. Листовая пластинка у стеблевых листьев имеется или она рудиментирована до  $\pm 2$  мм длиной. Тычиночная и пестичная части соцветия расставлены на  $\pm 25$  см. Пестичная часть соцветия полуэллиптическая или коротко-узко-цилиндрическая,  $\pm 6$  см длиной,  $\pm 1.5$  см шириной. Карпидии многочисленные; волоски гинофора равны прицветничкам или отсутствуют. Везде в растении имеются карминно-красные рафиды. - *Planta perennis, caespitosa, caulis, \pm 100* cm altus. *Rhizoma lignosum, curtum, fisiforme. Folia caulina rudimenta \pm 2* mm longa. *Spica mascula et feminea \pm 2.5* cm remotae. *Spica feminea subglobosa, elliptica vel brevian gusti cylindrica. Carpodia (flores abortivi) numerosa: pilis gynophori. Stigmata et bracteolae aequialtia vel pauci.*

Тип: *T. minima* Funk

Подсекция 9. *Rohrbachia* Riedl, 1970, Fl. Iranica, 71:6; *Typha*. Subtrib. A. *Rohrbachia* Kronf. 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. in Wien, 58-64, nom. invalid.

Тип: *Typha minima* Funk

**22. *Typha minima* Funk** 1794 in Hoppe, Bot. Taschenbuch: 187 (descr.), 118, 181 (nomen); Федченко, 1934, Фл. СССР 1:216; Тора, 1966, Fl. RSR 11:94; Клоков, Краснова, 1972, Укр. бот. жур. 29, 6:688; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13:15; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4:330; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины : 470. - Р. малый.

Описан из Австрии, бассейн р. Дуная. Тип: " Salzburg, Untersperg" (WE).

Растет по берегам рек и озер, на болотах. - Европ. ч.: Причерноморский (устье Дуная); Кавказ: (все р-ны, изредка); Ср. Азия: (все р-ны, редко). - Общ. распр.: Средняя и Атлантическая Европа (крайний юг), Африка (северное побережье), Иран, Афганистан, Индия, Китай, Монголия, Япония. (Мало изученный вид).

**23. *Typha pallida* Pobed.** 1949, Бот. мат. герб. 11:16-17; *Typha minima* Funk-Hoppe f. *globosa* Fedtschenko in Herb. Inst. Acad. Scient. - Р. бледный.

Описан из Средней Азии. Тип: Устье р. Аму-Дарья, Кандузьяк, 23 VI 1911, Л.А. Молчанов (LE !).

Растет по берегам среднеазиатских рек. - Ср. Азия: Амударьинский, Сырдарьинский. - Общ. распр.: Средняя Азия. (Заходит на территорию Монголии).

## Заключение

Современная гидрофильная флора, включающая сосудистые водные и прибрежно-водные растения, представляет обедненный вариант ранее существовавших гидрофильных флор, принимавших более значительное участие в структуре растительного покрова прежних геологических эпох. Ее эволюция совершалась в направлении сокращения систематического и ценотического разнообразия, угасания видообразовательных процессов, консервации биоморфологических структур и бесконечных однообразных адаптаций. Это предопределялось экологическим архетипом покрытосемянных мезоксерофильной или даже ксерофильной природы и сужения зоны жизни данной экологической группы вследствие эволюции самой природной среды.

Гидрофильный компонент любой региональной флоры представляет сборное образование нескольких типологических структур, различающихся систематическими и эколого-ценотическими связями. "Проявляющим" выступает комплекс гидрофитона, определяющим лицо гидрофильной флоры и включающий погруженные и плавающие формы. В пределах европейской России он насчитывает 132 вида. Воздушно-водные формы объединены в комплекс гидрофитона. В состав изученной флоры входят так же гидрофильные варианты других комплексов - палюдофитона, псаммомезогидрофитона, пратомезогидрофитона, дримофитона. Особенностью перечисленных типологических комплексов является высокая степень интегрированности, в общем мало характерная для других экологических типов растительного покрова, что объясняется высоким динамизмом водной и околотоводной среды.

Хорологическая дифференциация растительного покрова вод и прибрежий проявляется в системе специфического районирования гидрофильной флоры и растительности, основывающегося на составе и соотношении видов, относящихся к разным типам геоэлементов, ценотических позиций видов и их активности, роли основных формаций, генетических типов водоемов. Для европейской России выделено 14 провинций и 4 подпровинции. Изученные озера относятся к Северо-Двинской провинции, характеризующейся преобладанием широкоареальных эвритопных видов, имеющих тенденцию к снижению активности в северо-восточном направлении.

В составе флоры озер Северо-Двинской водной системы отмечено 163 вида, относящихся к 85 родам и 46 семействам. Гидрофитон изученных озер представлен 32 видами, гидрофитон - 33, палюдофитон - 34, псаммомезогидрофитон - 20, пратомезогидрофитон - 22, дримофитон - 22. Общий видовой спектр и дифференцированные спектры типологических структур изученных водоемов отличаются высокой степенью репрезентативности по отношению к Северо-Двинской провинции в системе разработанного нами районирования гидрофильной

флоры и растительности и Печорско-Североуральского флористического районов в системе соответствующего районирования европейской части бывшего СССР.

На основе флористических и ценологических критериев выявлена типология озер - *Potamogeton lucens* - тип (Кубенское озеро); *Phragmites* - *Typha* - тип (Сиверское, Зауломское, Покровское); *Phragmites* - *Scirpus lacustris* - тип (Благовещенское); *Typha* - тип (Кишемское); *Myriophyllum* - *Lemna* - тип (Долгое, Вазеринское).

Систематическая дифференциация гидрофильной флоры в процессе филогенеза показана на примере рода *Typha* L. - Рогоз, занимающего обособленное положение в системе современных и ископаемых покрытосемянных. Появлению рода предшествовали предковые формы на уровне органородов. Из-за ограниченного существования во времени они не оставили ископаемого материала. Современные *Typhaceae* представляют уклонившуюся от общего типа и впоследствии генетически закрепленную филию, связанную с последними этапами геологической истории Гондваны. Последующая эволюция рода проходила под знаком развития природной среды, главнейшими факторами которой для данной группы были редукция Тетиса и современный период, связанный с техногенезом. В развитии рода *Typha* главную роль имели процессы редукции и гибридогенеза, ослабления роли видообразования, что характеризует гидрофильную флору в целом.

Историческое развитие гидрофильной флоры и растительности, как и всего растительного покрова в целом, представляет квантированный процесс, совершающийся на уровне флористических комплексов - групп видов, объединенных с какого-либо момента их истории связями, прежде всего флористическими, понимая под последними единый флорогенез в определенных условиях среды и при непрерывном обмене популяционным материалом с другими комплексами. Историю гидрофильной флоры определяют гидрофильный и амфифильный флористический комплексы, эволюция которых протекала часто параллельно с разной скоростью и темпами. Комплексы псаммомезогигрофильный, гелофильный, умеренный в флорогенезисной структуре гидрофильного компонента флоры представляют факультативные включения. Их эволюция совершалась вне прямой связи с водной средой.

Современная гидрофильная флора бореальных областей Евразии сформировалась на генезисной основе *in situ* в результате переработки преимущественно мезомакротермных форм в микромезотермные бореализированные. Наиболее интенсивно эти процессы протекали в высоких широтах, где развивались более продвинутые и стойкие формы *Nuphar*, *Nymphaea*, *Potamogeton*. Другим существенным фактором эволюции гидрофитов был уровень трофии, имевший в ходе развития природной среды колебательный характер, но в целом тенденцию в сторону повышения. Видов, связанных с олиго-мезотрофными и олиготрофными водами - немного. Из-за ограничен-

ности существования экотопов они не успели выработать достаточное разнообразие форм.

Установлено, что антропогенная трансформация гидрофильной флоры при специальном изучении оказалась более значительной и глубокой, чем предполагалось. Основными факторами изменения являются осушительные мелиорации, уничтожение естественных, создание искусственных (индустриальных, или техногенных) водоемов, евтрофирование. Это приводит к размыванию границ ареалов гидрофитов, появлению новых признаков, размещения видов внутри контуров ареалов. Широкоареальные виды интенсивно расселяются в индустриальных водоемах, в полной мере реализуя экологические возможности. Узкоареальные виды сокращают численность популяций, либо дают неожиданные вспышки на искусственных водоемах. С последними связано широкое распространение особых гибридогенных "индустриальных", или "техногенных" рас.

Озера Северо-Двинской водной системы под углом зрения техногенной трансформации являются эталонными для европейской России. В результате 150-летней эксплуатации водоемов в качестве транспортной артерии и других источников воздействия (евтрофирование, рекреации) индивидуальные флористические особенности озер оказались сглаженными, сократилась численность популяций некоторых видов и, по-видимому, выпали некоторые элементы, появились новые. Примером последних могут быть популяции рогоза узколистного, представляющие включения, связанные с заносом. Следствием усиленных антропогенных нагрузок является распространение гибридных форм, в частности межсекционного техногенного вида *Typha kuzmichovii* A. Krasnova).

Современный этап развития гидрофильной флоры в целом характеризуется нарастанием роли антропогенных факторов, усилением процессов гибридизации и заменой автохтонных популяций аллохтонными. С целью сохранения естественного разнообразия генофонда водных и прибрежно-водных растений составлен список редких и требующих внимания гидрофильных видов России, включающий 113 (65+48) таксонов. Из них видов, попавших в "Красные книги" - 65, относящихся к 27 семействам и 42 родам. Таксономический спектр своеобразный. Сосудистых споровых - 7 видов, однодольных и двудольных - соответственно 24 и 34. На изученных озерах их численность составляет 14 видов.

Любая региональная или локальная гидрофильная флора представляет сложную систему популяций, основу которых в природных водоемах составляют автохтонные элементы. Растительность индустриальных водоемов сложена аллохтонными популяциями, непрерывно сменяемыми в течение жизни водоема. В любом случае процесс заселения сосудистыми растениями водоемов и последующий отбор популяций представляет длительный по времени процесс, не закончившийся на озерах зоны краевых оледенений европейской России.



Водные и прибрежно-водные сосудистые растения представляют интересную и своеобразную в филогенетическом, ботанико-географическом и созологическом аспектах группу. Дальнейшее их изучение перспективно и дает возможность раскрыть недостающие детали общей эволюции растительного мира и его современную структуру. Эта группа растений представляет большой практический интерес с точки зрения их экологической роли в сохранении и поддержании эксплуатируемых аквальных экосистем.

## Литература

- Абрамова Т. Г.** Высшая водная растительность некоторых водоемов Южной Карелии (на примере Пертозерского протока Пертозера) // Вестн. ЛГУ. Сер. геол. и географ. - 1966. - Вып. 2, N 12. - С. 61-72.
- Абрамова Т. Г.** Макрофиты Габ-озера (Южная Карелия) // Вестн. ЛГУ. Сер. геолог. и географ. - 1971. - Вып. 4, N 24. - С. 123-133.
- Абрамова Т. Г., Козлова Г. И.** Геоботаническое районирование Вологодской области // Бот. журн., 1964. - Т. 49, N 10. - С. 1438-1445.
- Александрова В. Д.** Растительность Южного острова Новой Земли между 70°56' и 70°12' с.ш. // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. - М., Л., 1956. - Вып. 2. - С. 187-306.
- Александрова В. Д.** Классификация растительности. - Л.: Наука, 1969. - 257 с.
- Александрова В. Д.** Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики - Л.: Наука, 1977. - 188 с.
- Александрова В. Д.** Полярные пустыни // Растительность европейской части СССР. - Л.: Наука, 1980. - С. 23-28.
- Александрова В. Д.** Открытые растительные группировки полярной пустыни о. Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация // Ботан. журн., 1981. - Т. 66, N 5. - С. 635-649.
- Александрова В. Д.** Растительность полярных пустынь СССР. - Л.: Наука, 1983. - 142 с.
- Алисов Б. П.** Климатические области и районы СССР. - М., 1947. - 211 с.
- Алисов Б. П.** Климат СССР. - М.: МГУ, 1956. - 126 с.
- Андреев В. Н.** Растительность тундры северного Канина (Геоботаническое исследование оленьих пастбищ) // Олени пастбища Северного края. Архангельск, 1931. - С. 5-85.
- Андриенко Т. Л., Попович С. Ю., Шеляг-Сосонко Ю. Р.** Полесский государственный заповедник // Киев: Наук. думка, 1986. - 203 с.
- Антипов Н. П.** Климат // Природа Вологодской области. - Вологда, 1957. - С. 111-135.
- Арктическая флора СССР.** Под ред. А. И. Толмачева. Вып. 1., М., Л., 1960. - 102 с.; вып. 2., М., Л., 1964. - 273 с.; вып. 3, М., Л., 1966. - 175 с.; вып. 4., М., Л., 1963. - 96 с.; вып. 5, М., Л., 1966. - 208 с.; вып. 6, Л., 1971. - 247 с.; вып. 7, Л., 1975. - 180 с.
- Артюшенко З. Т.** Критический обзор рода *Galanthus* L. // Бот. журн., 1966. - Т. 51, N 10. - С. 1437-1451.
- Ауслендер В. Г., Гей В. П.** История развития Кубено-Сухонской впадины в плейстоцене и голоцене // Материалы второго симпозиума по истории озер Северо-Запада СССР. - Минск, 1967. - С. 10-13.
- Балявичене Ю. Ю.** Синтаксономическая и фитогеографическая структура растительности Литвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Киев, 1990. - 38 с.
- Балявичене Ю. Ю.** Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. - Вильнюс: Моксплас, 1991. - 218 с.
- Барсегян А. М.** Водно-болотная флора и растительность Армении. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Ереван, 1982. - 57 с.

- Барсегян А. М.** Водно-болотная растительность Армянской ССР.- Ереван: АН Армян. ССР, 1990.- 353 с.
- Бекетов А. Н.** География растений. - Спб., 1896. - 358 с.
- Белавская А. П.** Высшая водная растительность Верхневолжских озер // Тр. ИБВВ, 1967. - Вып. 15(18). - С. 135-146.
- Белавская А. П.** Водные растения России и сопредельных государств. - Спб., 1994. - 63 с.
- Белавская А. П., Серафимович Н. Б.** Продукция макрофитов некоторых озер Псковской области // Растит. ресурсы, 1973. - Т. 9, вып. 3. - С. 355-369.
- Белавская А. П., Серафимович Н. Б.** Заросли водяного ореха *Trapa natans* L.s. l., сем. Трарасеае на озере Ворохобы Псковской обл. // Ботан. журн., 1977.- Т. 62, N 7.- С. 998-1002.
- Березина Л. В.** О динамике гидрофитов в водоемах лесостепной зоны Западной Сибири // Первая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. растениям. Тез. докл. - Борок, 1977. - С. 46-48.
- Бернатович С.** О флористических типах озер // Тр. пятой научн. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. - Минск, 1957. - С. 81-83.
- Билык Г. И., Бладис Е. М.** Геоботаническое районирование Украинской ССР // Укр. бот. журн., 1962. - Т. 19, N 4. - С. 23-32.
- Бируля А.** Фито-географические этюды. 1. *Hydrilla verticillata* Casp., как "espece disjointe" Декандоля // Вестн. естеств. - 1890 - N 5. - С. 208-212.
- Бобровский Р. В.** Растительный покров // Природа Вологодской области - Вологда, 1957. - С. 210-299.
- Богдановская-Гиенэф И. Д.** Заболачивание водоемов путем нарастания // Научн. бюлл. ЛГУ. - Л., 1945. - N 2. - С. 19-21.
- Богдановская-Гиенэф И. Д.** О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Матер. по истории флоры и растит. СССР. - М., Л.: АН СССР, 1946. - Вып. 2. - С. 425-468.
- Богдановская-Гиенэф И. Д.** Материалы к познанию озер поймы Волги в Саратовской обл. // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп.- 1950. - Т. 70, N 3. - С. 192- 217.
- Богдановская-Гиенэф И. Д.** Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатской болотной системы).- Л., 1969.- 185 с.
- Болотова В. М.** Флора и растительность водоемов // Производительные силы Коми АССР, 1954. - Т. 31. - С. 10-16.
- Боруцкий Е. В.** Изменение зарослей макрофитов в Белом озере в Косине с 1888 по 1938 гг. // Тр. ВГБО АН СССР. - М., 1949. - Т. 1. - С. 44-56.
- Боч М. С., Смагин В. А.** Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. - С.-Петербург: Гидрометеиздат, 1993. - 224 с.
- Брадис Е. М.** Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания // Основные принципы болотных биогеоценозов. - Л., 1972. - С. 29-38.
- Бронзов А. Я.** Типы лугов по реке Мологе (геоботанический очерк) // Тр. госуд. лугов. ин-та, 1927. - Т. 1. - С. 70-77.
- Бутырина К. Г.** Растительность озер долины реки Силвы в окрестностях села Усть-Кишерть Пермской обл. // Физ.- геогр. основы развития и размещения производ. сил Нечернозем. Урала. - Пермь, 1977. - С. 115-122.

- Бутузова О. В.** Почвы // Природа Вологодской области.- Вологда, 1957. - С. 181-209.
- Быков Б. А.** Доминанты растительного покрова СССР. Алма-Ата, 1962.- Т. 2. - С. 6-8.
- Васильев В. Н.** К систематике и биологии рода *Трапа* L. // Сов. ботаника. - 1947. - Т. 15, N 6. - С. 343-345.
- Васильев В. Н.** Новые виды водяного ореха (*Трапа* L.) // Новости сист. высш. раст. - Л.: Наука, 1973. - Т. 10. - С. 197-211.
- Вехов В. Н.** Развитие zostеры морской (*Zostera marina*) в Белом море в первый год жизни // Научн. докл. высшей школы. Биологич. науки, 1984. - N 10. - С. 65-72.
- Вехов В. Н., Богданова Н. Е.** Флора Беломорской станции Московского государственного университета // Флора и растительность европейской части СССР. - М.: МГУ, 1971. - Вып. 7. - С. 5-34.
- Вехов В. Н., Вехов Н. В.** Видовой состав и распределение макрофитов в водоемах окрестностей г. Воркуты (Восточная часть Большеземельской тундры). - М, 1980. - 6 с. Рукопись деп. в ВИНТИ, 14 ноября 1979 г.
- Вехов Н. В.** Гидрофильные растения долин малых рек карстовой области Онего-Двинского водораздела // Бот. журн. - 1994.-Т.79, N9. - С. 53.
- Вехов Н. В.** Водные и прибрежно- водные растения водораздельных озер Онего-Двинского междуречья (Архангельская область) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.- 1995, Вып. 100, N 1.- С. 79-84.
- Вехов Н. В.** Естественное расселение и антропогенная миграция гидрофильных растений в таежном регионе Европейской России // Географ. и природ. ресурсы.- 1997, N 3- С. 141-151.
- Вехов Н. В., Кулиев А.Н.** Комплекс гидрофильных растений в водоемах архипелага Новая Земля (Восточная часть Баренцево-морского региона).Тез.докл.Четвертая Всерос. конф. по водным растениям. Борок, Ярославской обл., 1995.- С.18-20.
- Вислоух А. И.** *Littorella uniflora* (L.) Aschers. в Кончозерской системе озер Карелии // Изв. Главн. бот. сада, 1930. - Т. 29, вып. 5-6. - С. 642-647.
- Вульф Е. В.** История флор Земного шара. - М., Л.: АН СССР, 1944. - 545 с.
- Галинис В. (Galinis )** Флора и растительность озера Кретуснас // Биология озёр. Тр. Всесоюзн. симпоз. по основным проблемам пресноводн. озер. - Вильнюс, 1970. - Т. 3. - С. 65-78.
- Галкина Е. А.** Болотные ландшафты лесной зоны // Географич. сб.-1955, N 7. - С. 75-84.
- Гецен М. В.** Высшие растения Вашуткиных озер Большеземельской тундры (бассейн р. Усы) // Ботан. журн., 1964. - Т. 49, N 4. - С. 587-589.
- Гецен М. В.** О водной флоре Печоры в области Тимана // Ботан. журн., 1968. - Т. 63, N 7. - С. 967-970.
- Гецен М. В., Попова Э. И.** Гигро- и гидрофиты // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. - Л.: Наука, 1976. - С. 31-38.
- Говоруха Л. С.** Земля Франца-Иосифа // Советская Арктика.-М., 1970. - С. 328-359.
- Голенкин М. И.** Победители в борьбе за существование.- М.: Сов. наука, 1947. - 156 с.

- Голубева И. Д., Шпак Т. Л.** Флора и растительность озер Татарской АССР // Первая Всесоюзн. конф. по высшим водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл., 1977. - С. 8-10.
- Горбик В. П., Гусак Ш.** Флора верхньої частини Київського водосховища // Укр. ботан. журн., 1985, N 5. - С. 25-27.
- Горлова Р. Н.** Смена растительности как компонента биогеоценозов в предпоследнее межледниковье. - М.: Наука, 1968. - 69 с.
- Городков Б. Н.** Растительность тундровой зоны СССР. - М., Л., 1935. - 142 с.
- Горчаковский П. Л.** Растительный мир высокогорного Урала. - М., 1975. - 283 с.
- Грант В.** Видообразование у растений. - М.: Мир, 1984. - 528 с. Пер. с англ.
- Гринталь А. Р.** Водные макрофиты Калмыкской АССР // Тез. докл. 7 делегат. съезда Высш. ботан. об-ва (Донецк, 11-14 мая 1983 г.). - Л., 1983. - С. 42.
- Грибова С. А.** Тундры // Растительность европейской части СССР. - Л.: Наука, 1980. - С. 29-69.
- Григорьев А. А.** Субарктика. - Л.: АН СССР, 1946. - 171 с.
- Григорьев С. Г.** Полуостров Канин. - М.: Изд. Ассоц. НИИ при физ.-мат. ф-те МГУ. - 1929. - 471 с.
- Гроссгейм А. А.** Анализ флоры Кавказа. - Баку. - 1936. - 260 с.
- Гроссгейм А. А.** Определитель растений Кавказа // М., 1949. - 747 с.
- Дидух Я. П.** Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). - Киев: Наук. думка, 1992. - 256 с.
- Дмитриев А. М.** Луга Поволжья и низовьев Шексны и Мологи в Ярославской губернии // С/х и лесоводство. - Спб., 1965. - С. 405-443; 584-631.
- Доброхотова Н. В.** Ассоциации высших водных растений как фактор роста дельты Волги // Астраханск. гос. заповедник, 1940. - Вып. 3. - С. 13-85.
- Дорофеев П. И.** Ископаемые Potamogeton. - Л.: Наука, 1986. - 132 с.
- Дубовик О. Н., Клоков М. В., Краснова А. Н.** Флористические историко-географические районы степной и лесостепной зоны Украины // Ботан. журн. - 1975. - Т. 60, N 8. - С. 1092-1107.
- Дубына Д. В., Стойко С. М., Ситник К. М., Тасенкевич Л. А., Шеляг-Сосонко Ю. Р., Гейны С., Гроудова З., Гусак Ш., Отягелова Г., Эржабекова О.** Макрофиты - индикаторы изменений природной среды. - Киев: Наук. думка, 1993. - 434с.
- Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р.** Географическая структура флоры водоемов Украины // Укр. бот. журн. - 1984. - Т. 41, N 6. - С. 1-7.
- Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р.** Принципы классификации высшей водной растительности // Гидробиол. журн., 1989. - Т. 25, N 2. - С. 9-18.
- Ершов И. Ю.** Дифференциация аквальных фитоценозов Валдайской возвышенности и научные вопросы их охраны. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. - С. Петербург. 1977.-21с.
- Живаго А. В.** Современные геоморфологические процессы Кубенского озера и Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1954. - Вып. 10. - С. 11-17.
- Живогляд А. Ф.** Растительность водно-болотных угодий низовьев дельты Волги // Природн. экосистемы дельты Волги. - Л., 1984. - С. 29-43.
- Живогляд А. Ф.** Влияние изменений стока Волги на растительность низовьев дельты // Первая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. - Борок, 1977. - С. 60-61.

- Житков В. С.** Реакция высшей водной растительности на некоторые факторы водной среды при загрязнении водоемов стоками свиноводческого комплекса // Изменение природной среды в процессе сельскохозяйственного производства. - М., 1981. - С. 69-74.
- Жудова П. П.** Растительность дельты реки Кубани и вопросы ее эволюции // Вестн. Московск. ун-та, 1948, N 6. - С. 117-130.
- Заноха Л. Л.** Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Бот. журн., 1987. - Т. 72, N 7. - С. 925-932.
- Захаров Л. З.** Сплавины кубанских плавень // Бот. журн. СССР, 1933. - Т. 18, N 2. - С. 287-298.
- Зверева О. С.** Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования // Л.: Наука, 1968. - 279 с.
- Зеров К. К.** Формирование растительности и зарастание водохранилищ Днепровского каскада. - Киев: Наук. думка, 1976. - 139 с.
- Зубков А. И.** Тундры Гусиной Земли // Тр. Бот. музея АН СССР, 1932. - Вып. 25. - С. 57-99.
- Егорова Т. В.** Осоки СССР. Виды подрода *Vigneae*. - Л.: Наука, 1966. - 265 с.
- Егорова Т. В.** Семейство *Syringaceae* // Флора европейской ч. СССР. - Л.: Наука, 1976. - Т. 2. - С. 83-219.
- Иваницкий Н. А. / Ivanitzky N. A.** Verzeichriss der im geuvernment Wologda wildwachsenden Pflanzen. (Engler's) Botan. Jahrb, 1889 Bd. 11, N. 4, 339-346.
- Ильинский Н. В.** Луга в долине реки Кубены Кадниковского уезда. - Вологда, 1916. - 72 с.
- Ильинский Н. В.** Сенокосные угодья по берегам Кубенского озера (Вологодский и Кадниковский уезды) // Материалы по изучению и использованию производительных сил Северного края. - Вологда, 1922, вып. 2. - С. 1-82.
- 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.
- Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.** Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской ч. СССР. - Л.: Наука, 1980. - С. 10-23.
- Калинина А. В.** Некоторые закономерности распределения группировок в водоемах Молого-Шекснинского междуречья // Тр. БИН. Геоботаника. АН СССР, 1940. - Сер. 3. - Вып. 4. - С. 387-396.
- Камелин Р. В.** О некоторых основных проблемах флорогенетики // Бот. журн., 1969. - Т. 54, N 6. - С. 892-901.
- Камелин Р. В.** Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. - Л.: Наука, 1973. - 354 с.
- Камелин Р. В.** Кухистанский округ горной Средней Азии. - Л.: Наука, 1979. - 117 с.
- Камелин Р. В.** Процесс эволюции растений в природе и некоторые проблемы флористики // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики. - Л.: Наука, 1987. - С. 36-42.
- Катанская В. М.** Сезонное развитие водной растительности в озерах Карельского перешейка // Тр. Лаб. озероведения. - М., Л., 1960. - Т. 11. - С. 116-150.

- Катанская В. М.** Растительность степных озер северного Казахстана и сопредельных с ним территорий // Озера семиаридной зоны СССР. - Л., 1970. - С. 92-135.
- Катанская В. М.** Заращение пруда Поливного в различные по водности годы // Озера семиаридной зоны СССР. - Л., 1970. - С. 232-252.
- Катанская В. М.** Высшая водная растительность оз. Красного // Озера Карельского перешейка. Лимнологические группы оз. Красного. - Л., 1971. - С. 375-452.
- Катанская В. М.** Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. - М., Л.: Наука, 1979. - 277с.
- 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., 1948. - 320 с.
- Кац Н. Я.** Болота земного шара. - М., 1971. - 295 с.
- Кац Н. Я., Кац С. В., Кипиани М. Г.** Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. - М.: Наука, 1965. - 366 с.
- Климентов Л. В.** Плавни низовьев Днестра и Днепра, их генезис, и некоторые особенности // Укр. бот. журн. К.: АН УРСР, 1953. - Т. 10, N 3. - С. 10-17.
- Клинкова Г. Ю.** Материалы к флоре водоемов Волгоградской области // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. биол., 1991. - Т. 96, вып. 3. - С. 88-96.
- Клинкова Г. Ю.** Флора водоемов Нижнего Поволжья (в пределах Волгоградской области и некоторых прилегающих районов) - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1992. - 17 с.
- Клоков М. В.** Основные этапы развития флоры Европейской части СССР // Матер. по истор. флоры и растительности СССР. - М., Л.: АН СССР, 1960. - 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.
- Клоков В. М.** Водная растительность и флористические особенности Килийской дельты Дуная.- Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1978. - 20 с.
- Клоков М. В.** Псаммофильные флористические комплексы на территории УССР (опыт анализа псаммофитона) // Новости систем. высш. и низш. раст. - Киев, 1981. - С. 90-150.
- Клоков В. М., Краснова А. Н.** Заметка о украинских рогозах // Укр. ботан. журн., 1972. - Т. 29, N 6. - С. 687-695.
- Клеопов Ю. Д.** Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Матер. по истор. флоры и растительности СССР. - М., Л.: АН СССР, 1941. - Вып. 1. - С. 183-256.
- Клюкина Е. А.** Геоботаническая характеристика озер верхнего течения р. Суны // Водн. ресурсы Карелии и их использование. - Петрозаводск, 1975. - С. 67 - 78.
- Клюкина Е. А.** Геоботаническая характеристика некоторых озер Заонежья // Сев.ХИИТиМ, 1965. - Вып. 23. - С. 155-164.

- Клюкина Е. А.** Влияние измененных природных условий озера Кончезеро на водную растительность // Охрана и использ. вод. ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1974. - С. 292-301.
- Клюкина Е. А.** Высшая водная растительность // Сямозеро и перспективы его рыбохоз. использ. - Петрозаводск, 1977. - С. 43-54.
- Коган Ш. И.** О флоре высших растений водоемов Туркменской СССР // Вторая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. Борок, 1988. - С. 17-18.
- Козо-Полянский Б. М.** Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. - Воронеж, 1937. - 254 с.
- Колмовский А. И.** Материалы к флоре Кирилловского уезда Новгородской губернии // Тр. С.-Петербург. общ. естествоисп., 1897. - Т. 28, вып. 1. - С. 164-165.
- Корелякова И. Л.** Растительность Кременчугского водохранилища. - К.: Наукова думка, 1977. - 198 с.
- Корелякова И. Л.** Растительность водоемов Украины // Первая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. Борок, 1977. - С. 73-76.
- Корелякова И. Л., Распопов И. М.** Структурные особенности флоры водоемов СССР // Вторая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. Борок, 1988. - С. 18-21.
- Коржинский С. И.** Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях // Изв. Томск. ун-та. - 1892. - Вып. 5. - С. 71-299.
- Корчагин А. А.** Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы (луга и луговые болота) // Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 111, 1935. Геоботаника. - Вып. 2. - С. 223-344.
- Корсаков Г. К., Смиренский А. А.** Зарастающие водоемы и их использование для ондатроводства. - М.: Хлебоиздат, 1956. - 136 с.
- Краснов А. Н.** Опыт истории флоры южной части восточного Тянь-Шаня. - Спб., 1888. - 413 с.
- Краснов А. Н.** Из поездки на Дальний Восток Азии. Заметки о растительности Явы, Японии и Сахалина // Землеведение. - 1894. - Т. 2. - С. 7-30.
- Краснова А. Н.** Очерк флоры Северного Приазовья. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Киев, 1974. - 28 с.
- Краснова А. Н.** К филогении рода *Turpha* L. // Материалы 5 Моск. совещ. по филогении. - М.: МГУ, МОИП, 1975. - С. 20-22.
- Краснова А. Н.** Заметка о некоторых видах рода *Turpha* L. флоры Крыма // Новости сист. высших и низших раст. - Киев: Наук. думка, 1976. - С. 124-126.
- Краснова А. Н.** Высшая водная растительность Северного Приазовья и ее происхождение // Тез. Первой Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. - Борок, 1977. - Киев: Наук. думка. - С. 43-44.
- Краснова А. Н.** Эволюция секции *Turpha* рода *Turpha* L. // Филогения высших раст.-М.: МОИП, 1982. - С. 75
- Краснова А. Н.** К вопросу гибридизации в роде *Turpha* L. на Северо-Двинской водной системе // Симпозиум по водн. макрофитам - Силькеборг. Дания, 1985.



- Краснова А. Н.** К морфологии и экологии видов рода *Typha* L. озер Северо-Двинской водной системы // Информ. бюлл. Ин-та биологии внутр. вод. - Л.: Наука, 1986. - Т.60. - С. 22-24
- Краснова А. Н.** Определительная таблица видов рода *Typha* L. // Информ. бюлл. Ин-та биологии внутр. вод. Биология. - Л.: Наука, 1986. - Т. 70. - С. 27-30.
- Краснова А. Н.** Флористические особенности озер Северо-Двинской водной системы // Тез. докл. на 8 съезде ВБО. - Алма-Ата, 1986. - С.154
- Краснова А. Н.** К систематике рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.) на территории СССР // Фауна и биология пресноводн. организмов. - Л.: Наука, 1987. - С. 43-59.
- Краснова А. Н.** Экология и фитоценология р. *Typha* озер Северо-Двинской водной системы // Гидробиол. журн., 1988. - Т. 24, N 1. - С. 8-12.
- Краснова А. Н.** Флористические особенности Шекснинского водохранилища // 2-я Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Борок, 1988. - С. 18-21.
- Краснова А. Н.** Современное состояние водоемов Северо-Двинской водной системы // Комплексные проблемы охраны и рац. использ. водных ресурсов малых рек бассейна Сев. Двины. - Архангельск, 1989. - С. 46-48.
- Краснова А. Н.** Флора и растительность озер Северо-Двинской водной системы // Ботан. журн., 1989. - Т. 74, N3. - С. 358-367.
- Краснова А. Н.** Охрана генофонда водной флоры СССР // Экологич. проблемы живой природы. - М.: МОИП, 1991. - С. 186-187.
- Краснова А. Н.** Род *Potamogeton* L. во флоре Шекснинского водохранилища и озер Северо-Двинской водной системы // Информ. бюлл. Ин-та биологии внутр. вод, 1991.-Т. 79.- С.14-17.
- Краснова А. Н.** Ботаническая география озер Северо-Двинской водной системы. - Деп. в ОНЦ "Верас" и ИЗ АН Беларуси. Минск, 09 12 1992.- 161 с.
- Краснова А. Н.** К систематике рогоза узколистного на территории Северо-Запада европейской части России и Таджикистана. - Деп. в ОНЦ "Верас" и ИЗ АН Беларуси. Минск, 09 06 1993.- 14 с.
- Краснова А. Н., Кузьмичев А. И., Артеменко В. И.** К систематике и географии рода *Typha* L. европейской части СССР // Состояние перспек. исслед. флоры европ. ч. СССР. - М.: МОИП, 1984. - С. 9-10.
- Краснова А. Н., Кузьмичев А. И.** Флора озер Северо-Двинской водной системы // Флора и продукт. пелагич. и лит. фитоценоз. водоемов басс. Волги. - Л.: Наука, 1990. - С. 95-109.
- Краснова А. Н., Кузьмичев А. И.** Редкие, исчезающие и требующие внимания виды гидрофильной флоры бывшей территории СССР и современное состояние их охраны. - Минск, 1992. - 81 с. Деп. в ОНП НПЭЦ "Верас-Эко" и ИЗ АН Беларуси, N 118, 28.09.1992 г.
- Крашенинников И. М., Горшкова С. Г., Иванова Н. А.** Ботанико-географическая характеристика районов элементарных ландшафтов долины Нижнего Дона от устья до ст. Мелеховской // Тр. Гл. бот. сада, 1928. - Т. 41, вып. 2. - С. 160-305.
- Криштофович А. Н.** Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и её основные факторы // Матер. по истории флора и растительности СССР. - М.,Л.: АН СССР. - 1946. - Вып. 2. - С. 21-86.

- Криштофович А. Н.** Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. - М., Л.: АН СССР, 1955. - Т. 2. - С. 824-844.
- Коровин Е. П.** Типы миграций в растительном мире // Бюлл. САГУ, 1934. Сер. ботаника. - Вып. 8, N 16. - С. 3-15.
- Кузьмичев А. И.** Гигрофильная флора Юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. - 215 с.
- Кузьмичев А. И., Краснова А. Н.** Флора и растительность озер Северо-Двинской водной системы // Бот. журн., 1989. - Т. 74, N 3. - С. 358-367.
- Кузьмичев А. И., Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В., Трусов Б. А., Краснова А. Н.** и др. Флора и растительность озер Ярославской области // Флора и продуктив. пелагич. и литор. фитоцен. водоемов басс. Волги. - Л.: Наука, 1990. - С. 50-94.
- Кузьмичев А. И., Краснова А. Н., Карасева В. М.** Высшие водные и прибрежно-водные растения РСФСР (СССР) // Библиограф. указ. - Москва, 1992. - 208 с.
- Курочкина А. А.** Донные отложения оз. Кубенского // Озеро Кубенское. - Л.: Наука, 1977, Ч. 2. - С. 39-67.
- Леонова Т. Г.** Семейство Рогозовые // Флора европейской части СССР. - Л.: Наука, 1979. - Т. 4. - С. 326-330.
- Леонова Т. Г.** Порядок Рогозовые // Жизнь растений. - М.: Просвещение, 1982. - Т. 6. - С. 461-466.
- Лепилова Г. К.** Водные растения и роль их в зарастании озер и образовании болот // Озера Карелии. - 1937. - С. 39-48.
- Лепилова Г. К.** Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исслед. вод. - Л., 1934. - Ч. 2, раздел А, вып. 5. - С. 1-48.
- Лепилова Г. К., Чернов В. К.** Высшая водная растительность озер Кончезерской группы. Растительность северной части оз. Кончезера, Пертозерского протока и оз. Урозера // Тр. Бород. биол. ст. в Карелии. - Л., 1936. - Т. 8, вып. 2. - С. 5-53.
- Лепнева С. Г.** Жизнь в озерах // Жизнь пресных вод. - М., Л.: АН СССР, 1950. - С. 10-18.
- Леонтьев А. М.** Основные закономерности распространения растительности Молого-Шекснинского междуречья до образования водохранилища // Тр. Дарвинского гос. запов. - М., 1949. - С. 9-32.
- Лесков А. И.** Флора Малоземельской тундры. - М., Л., 1937, 106 с.
- Лисицына Л. И.** Флора водоемов Верхнего Поволжья // Флора и растит. водоемов верхней Волги. - Рыбинск, 1979. - С. 109-136.
- Лисицына Л. И.** Флора Волжских водохранилищ // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1985. - 14 с.
- Лисицына Л. И.** Флора Волжских водохранилищ // Флора и продук. пелагич. и литор. фитоцен. водоемов басс. Волги. - Л.: Наука, 1990. - С. 3-49.
- Литвинов Д. И.** Геоботанические заметки о флоре Европейской России // Bul. de la Soc. des Natur. de Moscou. - 1890. - N 3. - С. 322-434.
- Лукина Е. В.** Геоботаническая характеристика некоторых карстовых озер Горьковской области // Биология озер. - Вильнюс, 1970. - Т. 3. - С. 82-103.

- Лукина Е. В.** О динамике флоры и растительности озера Великого Пустынского Горьковской области // Биологич. основы повышения продуктив. и охраны растит. сообществ Поволжья. - Горький, 1982. - Вып. 7. - С. 71-77.
- Лукина Е. В.** Растительный покров некоторых озер Балахнинской низменности // Биологич. основы повышения продукт. и охрана растит. сообществ Поволжья. - Горький, 1982. - вып. 7. - С. 64-66.
- Лукина Е. В., Никитина Н. Г.** Растительные типы золовых озер Горьковской области // Тез. докл. Первая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. - Борок, ИБВВ АН СССР, 1977. - С. 83-85.
- Лукина Е. В., Смирнова А. Д.** Изучение и охрана редких растений водоемов Горьковской области // Тез. докл. Вторая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. - Борок, ИБВВ АН СССР, 1988. - С. 26-28.
- Марков К. К., А. А. Величко.** Четвертичный период // Материки и океаны. Территория СССР. - М.: МГУ, 1961. - Т. 3. - С. 20-29.
- Марков К. К., Лазукова Г. И., Николаев В. А.** Четвертичный период // Территория СССР. - М.: МГУ, 1965. - Т. 2. - С. 111-115.
- Матвеев В. Н.** Растительность водоемов бассейна Средней Волги // Вторая Всес. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. - Борок, 1988. - С. 101-102.
- Матвеев В. И., А. М. Зотов.** Формирование флоры прудов некоторых малых рек Куйбышевского Заволжья // Первая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. Борок, 1977. - С. 23-25.
- Матвеев В. И., Шилов М. П.** Результаты интродукции водяного ореха в Саратовском водохранилище // Седьмой делегат. съезд Всесоюзн. ботан. о-ва. Тез. докл. Донецк, 1983. - С. 11.
- Матюк И. С.** Типы тростниковых зарослей в дельте реки Кубани и их хозяйственное значение // Ботан. журн., 1964. - Т. 49, N 7. - С. 1013-1018.
- Мейер К. И.** Происхождение наземной растительности. - М.: Сов. наука, 1946. - 143 с.
- Миронова Н. Я.** Рекреация как возможный фактор формирования прибрежных фитоценозов // Высшие водн. и прибрежно-водн. раст.- К.: Наук. думка, 1977. - С. 50-51.
- Мырза М. В.** Влияние антропогенного фактора на состав и распределение прибрежно-водной растительности Кучурганского лимана // Вторая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. Борок, 1988. - С. 29-30.
- Мяло Е. Г.** Особенности размещения тростника внутри ареала // Бюлл. МОИП. Отд. биол. - 1962. - Т. 77, вып. 1. - С. 83-95.
- Мязметс А. А.** Изменение высшей водной растительности // Антропогенное воздействие на малые озера. - Л.: Наука, 1980. - С. 77-05.
- Недоспасова Г. В.** Высшая водная растительность Псковско-Чудского водоема // Изв. НИИ озерного и речного рыбного хоз-ва, 1974. - Т. 83. - С. 26-32.
- Николаев И. И.** Основные аспекты антропогенного преобразования озерных экосистем Северо-Запада европейской части СССР // Гидробиол. журн., 1977. - Т. 13, N 2. - С. 5-13.
- Ниценко А. А.** Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. - Л.: ЛГУ, 1972. - 138 с.

- Новиков В. С.** Семейство Ситниковые // Флора европ. ч. СССР. - Л.: Наука, 1976. - Т. 2. - С. 59-83.
- Определитель растений Башкирской АССР. - М., Л.: Наука, 1966. - 494с.
- Определитель высших растений Ярославской области. - Ярославль, 1986. - 182 с.
- Орлова Н. И.** Схема флористического районирования Вологодской области // Бот. журн., 1990. - Т. 75, N 9. - С. 1270-1277.
- Орлова Н. И.** Определитель высших растений Вологодской области. - Вологда: ВГПУ, изд.-во "Русь", 1997. - 264 с.
- Пачоский Й. К.** Основные черты развития флоры Юго-Западной России. - Херсон, 1910. - 430 с.
- Пачоский Й. К.** Ареал и его происхождение // Журн. Русск. ботан. об-ва. - 1925. - Т. 10, N 1. - С. 135-138.
- Перфильев И. А.** Флора Северного края // Высшие споровые, голосемянные и однодольные. - Архангельск: Севкрайгиз, 1934. - Ч. 1. - 160 с.; 1936. - Ч. 2-3. - 398 с.
- Петрова И. А.** Высшая водная растительность и её продукция // Эколого-продукцион. особен. озер различн. ланд. Южн. Урала. - Л., 1978. - С. 50-80.
- Печенюк Е. В.** Редкие водные растения Хоперского государственного заповедника // Ботан. журн. - 1982. - Т. 62, N 5. - С. 647-651.
- Пидопличко И. Г.** Очерк четвертичной палеогеографии Украины // Проблемы палеографии четвертичного периода. - М.; Л., 1946. - С. 122-147.
- Пидопличко А. П., Макаревич М. Ф.** О водной растительности некоторых рек УССР // Праці Ін-ту вод. госп. Акад. Наук, УРСР. - 1937. - Вып. 9. - С. 65-97.
- Победимова Е. Г.** О новых видах рогоза *Typha* // Ботанич. матер. Гербария БИН АН СССР. - М., Л.: АН СССР, 1949. - Т. 11. - С. 3-17.
- Победимова Е. Г.** Новые виды кавказской флоры // Ботанич. матер. Гербария БИН АН СССР. - М., Л.: АН СССР, 1950. - Т. 12. - С. 21..
- Победимова Е. Г.** Сем. Рогозовые // **Маевский П.Ф.** Флора средней полосы европейской части СССР. - Л. - 1964. - С. 693-694. Издание 9.
- Покровская Т. Н., Миронова Н. Я., Шилькрот Г. С.** Макрофитные озера и их эвтрофирование // М.: Наука, 1983. - 153 с.
- Попов М. Г.** Основы флорогенетики. - М., Л.: Наука, 1963. - 135 с.
- Попов М. Г.** Находка шильника (*Subularia*) в Прибайкалье // Ботан. журн. - 1955. - Т. 40, N 1. - С. 103.
- Постовалова Г. Г.** О распространении высших водных растений в пределах Северо-Востока европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. - Л., 1969. - Ч. 2. - С. 84-119.
- Посохова Л. Г.** Прибрежно-водная и водная флора реки Усмани и ее притоков // Научн. зап. Воронежск. отд. Всес. Ботан. о-ва. - Воронеж, 1968. - С. 167-183.
- Прилепский Н. Г., Жмылёв П. Ю., Карпухина Е. А.** К флоре Костромской области: интересные находки сосудистых растений в её восточной части // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 1991. - Т. 96, вып. 1. - С. 139-143.
- Раменская М. Л.** Анализ флоры Мурманской обл. и Карелии. - Л.: Наука, 1983. - 215 с.

- Раменский Л. Г.** К вопросу о количественном учете растительного покрова // Материалы по исслед. и культуре кормов. площадей. - М., 1915. - С. 11-17.
- Раменский Л. Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое обследование земель. - М.: Сельхозгиз, 1938. - 620 с.
- Расиньш А. П.** Гидрилла мутовчатая - *Hydrilla verticillata* (L., f.) Royle в Латвийской ССР и проблема её выявления и распространения в Европе // Ученые записки Латвийского ун-та, 1963. - Т. 49. - С. 157-167.
- Ребристая О. В.** Флора востока Большеземельской тундры.- Л., 1977. - 334 с.
- Ребристая О. В., Токаревских С. А.** Новые данные о распространении водных растений на крайнем Севере европейской части СССР // Ботан. журн. - 1967. - Т. 52, N 1. - С. 98-103.
- Распопов И. М.** Геоботанический очерк озер Карпташево и Большое Степаново из группы Камыш-Самарских озер // Озера нижнего Поволжья и Арало-Каспийской низменности. - М., Л.: АН СССР, 1961. - С. 206-217.
- Распопов И. М.** Высшая водная растительность шхерного района Ладожского озера // Комплексные исследования шхерной части Ладожского озера: Труды Лаборатории озероведения. - М., Л.: АН СССР, 1961. - Т. 12. - С. 193-210.
- Распопов И. М.** Высшая водная растительность Ладожского озера. - Л., 1968. - С. 16-32.
- Распопов И. М.** Макрофиты Онежского озера // Растительность Ладожского озера // Растит. рес. мир Онежского озера. - Л.: Наука, 1971. - С. 21-87.
- Распопов И. М.** Высшая водная растительность литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. - Л.: Наука, 1975. - С. 103-122.
- Распопов И. М.** Высшая водная растительность озера Кубенского // Озеро Кубенское. - Л.: Наука, 1977. - Ч. 2. - С. 68-88.
- Распопов И. М.** Ресурсы макрофитов больших мелководных озер Вологодской и Архангельской областей // Растительн. ресурсы. - 1978. - Т. 14, N 4. - С. 532-539.
- Распопов И. М.** Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. - Л.: Наука, 1985. - 197 с.
- Растительность европейской части СССР. - Л.: Наука, 1980. - 429 с.
- Растительный мир Калмыкии. - Элиста: Калмыкское книжн. из-во, 1977 - 142 с.
- Ротару Т. Б.** Заращение осветленной части Каракумского канала // Вторая Всесоюзная конф. по высш. водн. и приб.- водн. раст. Тез. докл. Бюрок, 1988. - С. 110-112.
- Рубцов Н. И.** *Sagittaria platyphylla* - новый адвентивный вид флоры Европейской части СССР // Ботан. журн., 1975. - Т. 60, N 3. - С. 387-388.
- Рычин Ю. В., Сергеева П. В.** Водная и прибрежная флора.- М.: Учпедгиз, 1939.-184 с.
- Сорные растения флоры СССР. - Л.: Наука, 1983. - 452 с.
- Сагалаев В. А.** О некоторых новых, редких и малоизвестных видах флоры Вологодской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. - 1988. - N 5. - С. 99-106.
- Садоков К. А.** Геология и полезные ископаемые // Природа Вологодской области. - Вологда, 1957. - С. 8-57.

- Сакало Д. И.** Экологическая природа степной растительности Евразии и ее происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. - М., Л.: АН СССР, 1963. - Вып. 4. - С. 407-425.
- Самарина Б. Ф.** Высшая водная растительность водоемов Окского заповедника и характер использования их утками // Труды Окского государственного заповедника. - Рязань, 1974. - Вып. 10. - С. 123-169.
- Сафонов Г. Е.** Основные черты флоры Астраханского заповедника // Биол. науки, 1980, N 9. - С. 79-84.
- Семенихина К. А.** Водная растительность реки Десны и водоемов её поймы в пределах УССР // Укр. ботан. журн., 1982. - Т. 39, N 2. - С. 57-63.
- Серебряков И. Г., Т. М. Галицкая.** К биологии сезонного развития болотных растений Подмоскovie в связи с условиями их жизни и происхождения. - М.: Ученые записки МГПИ, 1951. - Т. 19. - С. 20-47.
- Сидорский А. Г., С. В. Деев, В. Н. Родинов, О. А. Азизов, Н. В. Комарова, В. М. Сандалкин, А. Г. Ящина.** Половая структура соцветий *Sagittaria sagittifolia* (Alismataceae) в популяциях некоторых рек Волжско-Окского бассейна // Бот. журн., 1984. - Т. 69, N 9. - С. 1173-1183.
- Сидорский А. Г., С. В. Деев, Н. Б. Родина, О. А. Азизов, Е. А. Евстигнеева, Н. А. Корягина, В. М. Сандалкин.** Половая структура соцветий стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.) как биоиндикатор экологических условий существования водных организмов // Экология, 1984, N 3. - С. 67-72.
- Симачева Е. В.** Новые и редкие виды во флоре Пинежского заповедника // Новости систематики высших растений, 1985. - С. 263-266.
- Синицын В. М.** Древние климаты Евразии. - Л.: ЛГУ, 1965. - Ч. 1. - 220 с.
- Синская Е. Н.** Динамика вида. - М., Л.: Сельхозгиз, 1948. - 527 с.
- Скворцов В. Б.** О водной растительности зарастающих водоемов долины р. Сунгари в северной Манчжурии // Известия Главного ботанического сада СССР, 1927, Т. 26, вып. 6. - С. 628-630.
- Смагин В. А.** Заболачивание озер под влиянием антропогенной эвтрофикации (на примере озера Корбъярви, Южная Карелия). - Экология, 1984, N 3. - С. 70-72.
- Смелов С. П.** Луга Заволжья Ярославской губернии // Труды Лугового института, вып. 2, 1927. - С. 9-12.
- Смирнова-Гараева Н. В.** Водная растительность Днестра и её хозяйственное значение. - Кишинев: Штиинца, 1980. - 135 с.
- Соколов Н. Н.** Рельеф и четвертичные отложения // Природа Вологодской области. - Вологда, 1957. - С. 58-93.
- Соловьева В. В.** Флора и растительность прудов города Куйбышева // Вторая Всес. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. - Борок, 1988. - С. 49-50.
- Сочава В. Б.** Основные положения геоботанического районирования // Бот. журн., 1952. - Т. 37, N 3. - С. 349-361.
- Страздайте Ю. Ю., Стяпанавичене В. В.** Хорологические группы видов водной растительности Литовской ССР // Тр. Академии Наук Лит. ССР, 1978. - Сер. В, 4(84). - С. 3-9.
- Стяпанавичене В. В.** Особенности спектров хорологических групп видов растительности озер Литовской ССР // Тез. докл. 7 Делегат. съезда Всесоюзн. ботан. о-ва, Донецк. - Л.: Наука, 1983. - С. 168-169.

- Стяпанавичене В. В.** Хорологические особенности озер Восточной Литвы по данным исследований за 1975-1977 // Тр. АН Лит.ССР, 1979. - Сер. В., N 4 (88). - С. 9-18.
- Стяпанавичене В. В.** Особенности спектров хорологических групп видов водной растительности озер Эстонской ССР // Растительный покров водно-болотных угодий приморской Прибалтики. - Таллин, 1986. - С. 134-140.
- Сукачев В. Н.** Болота, их образование, развитие и свойства. - Л.: Изд-во Ленингр. лесн. ин-та, 1926. - 162 с.
- Сукачев В. Н.** О видах *Najas* из отложений Лихвинского межледникового // Ботан. журн., 1958. - Т. 41, N 4. - С. 239-242.
- Сукачев В. Н., Поплавская Г. И.** Очерк по истории озер и растительности Среднего Урала в течение голоцена по данным сапропелевых отложений // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода, 1946. - N 8. - С. 10-12.
- Съюрд А. Ч.** Века и растения. Обзор растительности прошлых геологических периодов. Перевод с англ. - М., Л.: АН СССР, 1936.
- Талиев В. И.** К вопросу о реликтовой растительности ледникового периода // Тр. об-ва испыт. природы при Харьковском ун-те. - 1897. - Т. 31. - С. 129-241.
- Талиев В. И.** Еще раз о флоре каменистых склонов // Известия Импер. ботанического сада. - 1902. - Т. 2. - С. 203-217.
- Тахтаджян А. Л.** К истории развития растительности Армении // Тр. Ботанич. ин-та Армянского филиала АН СССР. - 1946. - Т. 4. - С. 51-107.
- Тахтаджян А. Л.** Вопросы эволюционной морфологии растений.- Л.: ЛГУ, 1954. - 214 с.
- Тахтаджян А. Л.** Система и филогения цветковых растений.- М., Л.: Наука, 1966. - 611 с.
- Тахтаджян А. Л.** Происхождение и расселение цветковых растений. - Л.: Наука, 1970. - 145 с.
- Тахтаджян А. Л.** Флористические области Земли. - Л., 1978. -247с.
- Титов Ю. В., Е. В. Печенюк.** Динамика травяной растительности поймы реки Хопер. - Л., 1990. - 139 с.
- Тихомиров В. Н., Щербаков А. В.** О некоторых подходах к анализу информации по региональным флорам водоёмов // Водн. растит. внутр. водоемов и качество их вод.- Петрозаводск, 1993. - С. 66-67.
- Толмачев А. И.** Введение в географию растений. - Л.: ЛГУ, 1974. - 244 с.
- Толмачев А. И., Г. Г. Шухтина.** Новые данные о флоре Земли Франца-Иосифа // Ботан. журн., 1977. - Т. 59, N 2. - С. 275-279.
- Трайнаускайте И. Ю.** Водная растительность залива Куршю-Марес // Физиол.-биохим. основы развития планкт. организмов в сев. части залива Куршю-Марес. - Вильнюс, 1978. - С. 61-73.
- Тувикене Х. М.** О высшей водной растительности Чудско-Псковского озера // Гидробиол. и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. - Таллин, 1966.- С.75-79.
- Тюремнов С. Н., Е. А. Виноградова.** Межледниковые отложения близ города Ростова-Ярославского // Учен. зап. Ярослав. гос. пед. ин-та, Ярославль, 1952. - Вып. 14. - С. 124.
- Федченко Б. А.** Биология водных растений. - М., Л., 1925. - 132 с.

- Федченко Б. А., А. Ф. Флеров.** Водная флора Европейской России. - 2-е изд. перераб. - М.: Сабашниковы, 1900. - 48 с.: 3-е изд., испр. и доп. - М.: Сабашниковы, 1913. - 65 с.
- Федченко Б. А.** Семейство Рогозовые // Флора СССР. - М., Л.: АН СССР, 1934. - Т. 1. - С. 210-216.
- Федченко Б. А.** Высшие растения // Жизнь пресных вод. - М., Л., 1949. - Т. 2. - С. 311-338.
- Флеров А. Ф.** Изучение и исследование болот // Вестник торф. дела. - 1914, N 3.-15 с.
- Флеров А. Ф.** Типы растительности дельты и низовьев реки Кубани и реки Анапки // Тр. Сев.-Кавказ. ассоц. НИИ, 1930. - N 83. - С. 1-53.
- Флора европейской части СССР // Л.: Наука, 1974. - Т. 1. - 404 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, 1976. - Т. 3. - 293 с.
- Флора Юго-Востока европейской части СССР // Вып. 1., Л., 1927. - С. 1-74; Вып. 2., Л., 1928. - С. 75-256; Вып. 3, Л., 1929. - С. 257-436; Вып. 4, Л., 1930. - С. 1-360; Вып. 5, М., Л., 1931. - С. 361-839; Вып. 6, М., Л., 1936. - С. 1-483.
- Фурсаев А. Д.** Материалы к водной флоре Нижней Волги // Работы Волжск. биологич. станции. - Саратов. - 1928. - Т. 10, вып. 2. - С. 57-68.
- Удра И. Ф.** Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. - К.: Наукова думка, 1988. - 200 с.
- Холодный Н. Г.** К вопросу о влиянии водной среды на анатомическое строение наземных растений // Русск. гидробиол. журн. Саратов, 1924. - Т. 3, N 1-2. - С. 1-7.
- Хохряков А. П.** Соматическая эволюция однодольных. - М.: Наука, 1975. - 195 с.
- Цаплина Е. Н.** Высшая водная растительность канала Днепр-Донбасс // Вторая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. Борок, 1988. - С. 127-129.
- Цвелев Н. Н.** Род Лисохвост (*Alopecurus* L.) // Флора Северо-Востока европейской части СССР. - Л.: Наука, 1974. - Т. 1. - С. 170-173.
- Цвелев Н. Н.** Заметка о роде *Najas* L. в СССР // Новости систематики высших растений. - Л.: Наука, 1976. - Т. 13. - С. 15-20.
- Цвелев Н. Н.** О роде Частуха (*Alisma* L.) в СССР // Новости систематики высших растений. - Л.: Наука, 1979. - Т. 15. - С. 12-17.
- Цинзерлинг Ю. Д.** География растительного покрова Северо-запада европейской части СССР. - Л.: АН СССР, 1932. - 376 с.
- Цинзерлинг Ю. Д.** Род Болотница (*Heleocharis* R. Br.) // Флора СССР. - Л.: АН СССР, 1935.-Т.3. - С. 63-90.
- Цинзерлинг Ю. Д.** Материалы по растительности Северо-Востока Кольского полуострова // Тр. СОПС. Сер. кольская, вып. 10. - М., Л., 1935а.
- Цинзерлинг Ю. Д.** Растительность поймы среднего течения р. Печоры от с. Усть-Щугор до с. Усть-Уса // Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 1935б. - Т. 29. - С. 5-112.



- Чернов В. И.** Характеристика высшей водной растительности пойменных озер // Учен. зап. Карело-Финского Гос. ун-та. Сер. биол. науки. - Петрозаводск, 1947. - Т. 2, вып. 3. - С. 13-33.
- Чернов В. Н., Е. П. Чернова.** Флора озер Карелии // Определитель водных и прибрежных растений озер Карелии. - Петрозаводск, 1949. - 162 с.
- Шаркинене И. В.** Анализ флоры и растительности озер восточной и южной части Литовской ССР: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Вильнюс, 1964. - 16 с.
- Шаркинене И. В.** Растительность и типы зарастания озер Литовской ССР // Всесоюзн. конф. по высш. вод. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. Борок, 1988. - С. 101-103.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р., Д. В. Дубына.** Государственный заповедник "Дунайские плавни". - Киев: Наукова думка, 1984. - 288 с.
- Шенников А. П.** К флоре Вологодской губернии. - Спб., 1914. - 194 с.
- Шенников А. П.** Физико-географический очерк Северного края // Сб. Министрства путей сообщения, 1916. - С. 13-67.
- Шенников А. П.** Сведения о водной осоке (*Carex aquatilis* Wahlb.) и ее местобитаниях в районе Вологодской сельскохозяйственной опытной станции // Матер. Вологод. с/х станции. - Вологда, 1925. - Вып. 2. - С. 98-107.
- Шенников А. П.** Природные факторы распределения растений в естественном освещении // Журнал общей биологии, 1942. - Вып. 45, N 6. - С. 11-20.
- Шехов А. Г.** Лотосу Кубани - более четверти века // Ботан. журн., 1977. - Т. 62, N 3. - С. 440-444.
- Шехов А. Г.** Флора и растительность кубанских лиманов // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. - 1971. - N 10. - С. 24-29.
- Шилов М. П.** Причины исчезновения и пути охраны водных реликтовых видов растений // Первая Всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Тез. докл. Борок, 1977. - С. 33-36.
- Шифферс-Рафалович Е. В.** Приазовские лиманы и плавни нижнего течения реки Кубани // Изв. Главн. Ботан. сада СССР. - М., 1928. - Т. 27, вып. 5-6. - С. 520-540.
- Щербаков А. В.** Флора водоемов Московской области: Автореф. дис. канд. биол. наук. - М., 1991. - 25 с.
- Экзерцев В. А.** Растительность зоны временного затопления южной части Куйбышевского водохранилища // Тр. Ин-та биол. вод-щ АН СССР. - М., Л., 1960. - 3(6). - С. 92-102.
- Экзерцев В. А.** Зарастание водохранилищ Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1967. - 16 с.
- Экзерцев В. А., А. П. Белавская.** О растительности Шекснинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. - Л., 1970. - N 8. - С. 29-34.
- Экзерцев В. А., И. О. Солнцева.** Экологические ряды ассоциаций верховий Шошинского плеса Иваньковского водохранилища // Бюлл. ин-та биол. вод-щ. - Л., 1962. - N 12. - С. 11-15.
- Юркевич И. Д., В. С. Гельтман.** География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии. - Минск, 1965. - 288 с.
- Юринский Т. О.** Материалы по флоре Якутской области // Изв. С.-Петербург. ботан. сада. - 1917. - Т. 17, вып. 1. - С. 116-157.

- Юрковская Т. К.** Болота // Растительность европейской части СССР. - Л.: Наука, 1980. - С. 300-345.
- Юрцев Б. А.** Общие и региональные вопросы флорогенетики // Бот. журн., 1976. - Т. 61, N 10. - С. 1466-1478.
- Юрцев Б. А., Р. В. Камелин.** Основные понятия и термины флористики. - Пермь, 1991. - 80 с.
- Юрцев Б. А., Б. И. Семкин.** Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботан. журн., 1980. - Т. 65, N 12. - С. 1706-1718.
- Юрцев Б. А., А. И. Толмачев, О.В. Ребристая.** Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. - Л., 1978. - С. 9-67.
- Яковлев В. Н.** "Индустриальная раса" плотвы *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae) // Зоологический журн., 1992. - Т. 71, вып. 6. - С. 81-85.
- Ascherson R. und Graebner P.** Synopsis der Mitteleuropäischen Flora // Verl. von W. Sugelmann. - Leipzig, 1913. - N 1. - P. 270-278.
- Bayly Isabel L., O'Neill Tom A.** Seasonal ionic fluctuations in a *Typha glauca* community // Ecology, 1972, V. 53, N 4. - P. 714-719.
- Bayly Isabel L. and Tom A. O'Neill.** A study of Introgression in *Typha* at Point Pelee Marsh, Ontario // Can. Field Natur. Ottawa, 1971. - Vol. 85, N 4. - S. 309-314.
- Casper S. J., Krausch H-D.** Pteridophyta und Antnophyta // Süßwasserflora von Mitteleuropa. - Jena: Gustav Fischer, 1980. - V. 23. - 403 s.
- Cook C.D.K., a.o.** Typhaceae Water plants of the world. - 1974. The Hague: Dk. W. Junk h.v. Publishers. - P. 540-542.
- Fassett N. C. and B.M. Calhoun.** Introgression between *Typha latifolia* and *T. angustifolia* // Evolution, 1952, 6. - P. 367-379.
- Fernald M. L.** Gray's manual of botany. 8th Ed. American Book Company. - New York, 1950. - 1632 p.
- Galinis (Галинис В.)** Флора и растительность озера Кретуснас // Биология озёр. Тр. Всесоюзн. симпоз. по основным проблемам пресноводн. озёр. - Вильнюс, 1970. - Т. 3. - С. 65-78.
- Godron Dominique Alexandre.** - Typhaceae // Flora de la lorraine. - 1843. - V. 2. - P. 19.
- Gopal B., Sharma K.P.** Light regulated seed germination in *Typha angustata* Bory et Chaub. // Aquat Bot. 1983, 16, N 4. - P. 377-384.
- Graebner P.** Typhaceae // Das Pflanzenreich. - Leipzig, 1900. - H. 2 (1V.8). - 18 s.
- Grant V.** Plant speciation. New York: Columbia Univ. Press, 1981. Рус. пер.: Грант В. Видообразование у растений. - М.: Мир, 1984. - 528 с.
- Haynes R. R.** Revision of North and Central American *Najas* (Najadaceae). "SIDA Contrib. Bot.", 1979, 8, N 1. - S. 34-56.
- Heines R.Wheeler, Lye K.A.** Seedlings of Nymphaeaceae // Bot. J. Linnean Soc. 1975. - V. 70, N3. - P. 255-265.
- Hejny S.** Okologische Charakteristik der Wasser - und Sumpfpflanzen in den Slovakischen Tiefebene (Donau - und Theissgebiet). - Bratislava, 1960. - 487 s.
- Holub J.** Bemerkungen zu den tschechoslowakischen Taxa der Equisetaceae // Preslia, 1972. - Bd. 44. - S. 112-130.
- Herbich Franz.** Flore der Bucovina. - Leipzig, 1859. - 460 s. (Typhaceae - S. 98-99).

- Hotchkiss N., H. L. Dozier.** Taxonomy and distribution of North American cat-tales // American Midland Naturalist. - 1949. - Bd. 41. - P. 237-254.
- Hulten E.** Atlas the distribution of vascular in NW Europe. - Stockholm, 1950. - 512 p.
- Hylten E.** The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. - Stockholm, 1958. - 340 p.
- Klinge J.** Über den Einfluss der mitteren Windrichtung auf das Verwachsen der Gewa-sser, nebst Betrachtung anderer von der Windrichtung abhahgiger Vegetationserschei-nungen im Ostbalticum. Engler's Bot., In., Leip-zig, 1890. Bd. 14, 4.- S. 263-313.
- Kronfeld M.** Monographie der Gattung Typha Tourn. // Verh. Zool. - Bot. Ges. Wien, 1889.- 192 s.
- Lee David W., Fairbrothers David E.** Taxonomic placement of the Typhales within the monocotyledons: preliminary serological investigation // "Tax-on", 1972.- 21, N 1.- P. 39-44.
- Linnaei C.** Typhaceae // Species plantarum. Holmiae, 1753.- Vol. 2. - P. 971.
- Lowden R. M.** Studies on the submersed genus Ceratophyllum L. in the neotropics // Aquat. Bot., 1978.-V.4, N 2.-P. 127-142.
- Marsh L. C.** Studies in the genus Typha. Ph. D. Thesis, Syracuse Univ. (Libr. Congr. Card No. Mic. 63-3179) 126 p. Univ. Microfilms. Ann Arbor. Mich. 1962.
- Meusel H., Jager E., Meinert E.** Vergleichende chorologie der Zentraleuropai-schen Flora. Jena, 1965. - 583 s.
- Munz P. A. A.** California flora. Univ. California Press. Berkeley and Los-Angeles, 1959. - 1681 p.
- Palamarev Emanuil H.** Die Gattung Stratiotes L. in der Tertiärflora Bulgariens und ihre Entwicklungsgeschichte in Eurasien, 1979.- V.12.- P. 3-36.
- Pascovschi S., G. H. Serbanescu.** Date noi referitoare la Typha stenophylla Fisch. et Meyer in Republica Socialista Romania // Studii si cercetari de Biologie. Ser. Botanica. - 1965. - V. 17, N 6. - S. 555-560.
- Riedl H.** Typhaceae. Flora Iranica // In Rechinger K. fil. - V. 71.- P.8-14.
- Rintanen T.** Botanical lake types in Finisch Lapland // Ann. bot. Fenn., 1982.- V.19, N 4. - P. 247-274.
- Roberts Marvin L.** Butomus umbellatus in the Missisipi watersched // Castanea, 1972. - Vol. 37, N 2. - P. 83-85.
- Rohrbach P.** Über die europäischen Arten der gattung Typha. // Verh. Bot. Vere'us Prov. Brandenburg, 1869. - V. 11.- S. 67-104.
- Sharma K. P., Gopal Brij.** A note on the identity of Typha elephantina Roxb. // Aquat. bot., 1980.- V.9, N4.- S.381-387.
- Schnizlein A.** Typhaceae // Natuerliche pflanzen-familie - Noebdlingen, 1845. -28 p.
- Schur J. F.** Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Typha.- Hermanstadt, Herhandlung. Siebenbury, 1851.-Ver.2.-208p. (Typha, p.177-195).
- Schur J. F.** Enumeratio plantarum Transsilvaniae.-Vindobonae-Vienna, 1866. - 984 s. (Typha, S.637).
- Simonkai Lajos.** Enumeratio Florae Transilvanicae.- Budapest, 1886. - 678 s. (Typhaceae, S.514-515).

- Smith S. Galen.** Experimental and natural hybrids in North American Typha (Typhaceae) // Amer. Midland Naturalist, 1967. - V. 78,2. - S. 257-287.
- Smith S. G.** Ecological significance of Typha in relation to systematic // 2 Intercol Wetlands Conference Trebon, Czechoslovakia, 1984. Abstracts. - V. 1. - P. 28.
- Sonder O. W.** Typhaceae // Flora Hamburgensis, 1851.-P.506.
- Suominen Juha.** Changes in the Lake Rautavesi, SW Finland // Annales Botanici Fennici, 1968. - 5.- S. 65-81 (Reprint).
- Turczninov N.** Catalogus plantarum in regionibus Baicalensibus et in Dahuria sponte crescentium // Bull.Soc. Nat. Mosc. - 1838. - Bd. 1.
- Vaarama A.** Lake Finland and its lake types // Arch. soc. zool. bot. fennicae "Vanamo", 1961. - V. 16. - P. 33-38.
- Wolek J.** Assessment of the possibility of exoornithochory of duckweeds (Lemnaceae) in the light of researches into the resistance of these plants to dessication // Ekologia polska, 1982, V. 29, N 3. - P. 405-419.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

---

ПРЕДИСЛОВИЕ НАУЧНОГО РЕДАКТОРА.....	4
ВВЕДЕНИЕ .....	8
ГЛАВА 1. Природные условия .....	12
ГЛАВА 2. Водные и прибрежно-водные растения - специфический компонент флоры и растительности и некоторые подходы их изучения.....	21
ГЛАВА 3. Конспект гидрофильной флоры озер Северо-Двинской водной системы.....	39
ГЛАВА 4. Эколого-ценотическая дифференциация растительности озер.....	70
ГЛАВА 5. Анализ растительного покрова озер Северо-Двинской водной системы.....	84
ГЛАВА 6. Ботанико-географическое районирование гидрофильной флоры и растительности Восточно-Европейской равнины .....	114
ГЛАВА 7. Основные черты истории и становления флоры озер Северо- Двинской водной системы и гидрофильного компонента флоры европейской России .....	135
ГЛАВА 8. Род <i>Typha</i> L. В аспекте эволюции и систематической дифференциации гидрофильной флоры.....	151
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	177
ЛИТЕРАТУРА .....	181

*Монография*

**Краснова Алла Николаевна**

**СТРУКТУРА ГИДРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ  
ТЕХНОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ВОДОЕМОВ  
СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ**

Подписано в печать 25.06.99. Формат 60х90/16.  
Гарнитура «Ариал». Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 12,5.  
Тираж 200 экз. Заказ № 2055.

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