

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В.ЛОМОНОСОВА

Международный биотехнологический центр МГУ
кафедра гидробиологии МГУ

А.П.САДЧИКОВ М.А.КУДРЯШОВ

ЭКОЛОГИЯ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Допущено Учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по специальности 013500 «Биоэкология» и другим биологическим специальностям

НИА-Природа, РЭФИА
2004

УДК 577.475
ББК 28.082я73
К88

Рецензенты:

Кафедра ботаники и генетики Курганского государственного университета
(зав. кафедрой профессор О.А.Григорович)
Кафедра ботаники Казанского государственного педагогического
университета (зав. кафедрой профессор Н.В.Морозов)
Доцент кафедры геоботаники Биологического факультета Московского
государственного университета им. М.В.Ломоносова С.А.Баландин

Садчиков А.П., Кудряшов М.А.

К88 Экология прибрежно-водной растительности (учебное
пособие для студентов вузов). - М.: Изд-во НИА-Природа,
РЭФИА, 2004. - 220 с.: 15 ил.
ISBN 5-7844-0107-6

В книге с экологической и гидробиологической точки зрения рассмотрены основы классификации прибрежно-водной растительности, методы сбора, описания, картирования, определения биомассы и продукции растений. Рассматривается трофическая и экологическая роль растений в системе водного биоценоза. Описывается влияние абиотических факторов среды на развитие растений. Особое внимание уделено роли прибрежно-водной растительности в самоочищении водоемов, оценке степени загрязнения вод по индикаторным организмам. Рассмотрены проблемы охраны и рационального использования прибрежно-водных растений: хозяйственное использование, культивирование и восстановление, ограничение численности и др.

Предназначено для студентов вузов, обучающихся по направлению «Биология», «Биоэкология», «География», «Основы экологии и природопользования. Гидросфера», «Гидробиология», «Защита окружающей среды». Пособие может быть полезно студентам и преподавателям вузов, учителям и школьникам, специалистам-экологам и администраторам

Рис. 15, табл. 5, библиогр. 324 назв.

ISBN 5-7844-0107-6

© Садчиков А.П., Кудряшов М.А., 2004

Посвящается памяти гидробиологов Кокина Константина
Александровича и Кожовой Ольги Михайловны

ВВЕДЕНИЕ

Изучение прибрежно-водной растительности позволило выделить «гидрботанику» в самостоятельный раздел ботанической науки, находящейся на стыке геоботаники, гидробиологии и экологии растений.

По мнению И.М.Распопова (1963, 1965) гидрботаника - это часть ботаники, изучающая экологию, фитоценологию, географию водных растений. Т.Г.Попова (1965) наоборот считает, что гидрботаника зародилась в недрах гидробиологии; в дальнейшем она выделилась в самостоятельный раздел ботанической науки, имеющей свой предмет, историю, методы и задачи исследования. К.А.Кокин (1982) придерживается мнения, что гидрботаника – это экология водных растений на физиологической основе. В.Г.Папченков с соавторами (2003) выделяют гидрботанику в самостоятельный раздел биологии, считая, что «гидрботаника – это наука о растениях вод и процессах зарастания водоемов и водотоков». А.И.Кузьмичев и др. (1992) вообще отрицает все это, считая, что гидрботаника представляет собой конгломерат нескольких слабо связанных между собой дисциплин и направлений, объединенных лишь объектом исследования – прибрежно-водными растениями.

Мы привели всего несколько точек зрения, и все они имеют разную трактовку. Однако, несмотря на это ученые уже полтора столетия изучают прибрежно-водную растительность, «наполняя» гидрботанику новыми сведениями о жизни растений.

Среди исследователей так же нет единого мнения относительно терминологии объекта исследований. Рост числа публикаций привел к появлению новых терминов и понятий применительно к водной растительности, причем очень часто встречаются разногласия относительно их трактовки, что порой затрудняет пользование ими. Многообразие и неоднозначность толкования терминов и понятий – один из острых вопросов гидрботаники, с которыми столкнулась эта молодая наука (Распопов, 1978; Папченков, 1985; Белавская, 1994; Щербаков, 1994; Лапиров, 2002).

Одни считают (Распопов, 1977, 1978, 1985), что объектом исследования гидрботаники являются водные макрофиты и образованные ими группировки. Это крупные видимые глазом зеленые растения, вне зависимости от систематического положения. Установление родовой (видовой) принадлежности не требует применения оптических приборов с большим увеличением. Другие авторы (Белавская, 1982) включают в состав макрофитов представителей низших растений – харовых водорослей и скоплений нитчатых зеленых водорослей (*Cladophora*, *Spirogyra*, *Rhizoclonium*), имея в виду

единство методики исследования. Главным критерием этого объединения – способность нормально расти и развиваться в условиях воды и покрытого водой грунта (Папченков, 1985). В то же время К.А.Кокин (1982) считает термин «макрофиты» не совсем удачным, так как включает в это понятие как высшие, так и низшие растения. По сути, этот термин является размерной характеристикой растений.

Однако, как бы то ни было, термин «макрофиты» широко используется в гидробиологии, лимнологии, гидрботанике подавляющим большинством отечественных и зарубежных специалистов. Поэтому, он, наряду с другими понятиями и терминами, имеет право на существование.

Кроме того, в литературе нет единого толкования понятия объекта исследований - «водные растения». А.П.Белавская в одной из своих работ (1982) отмечает, что «одни исследователи в понятие «водные растения» включают только погруженные растения и растения с плавающими листьями, другие – все виды, способные расти при длительном затоплении и даже избыточном увлажнении, третьи – в основном считают сам факт обитания этой группы в водной среде».

И.М.Распопов (1963) в понятие «водные растения» включает все растения, растущие в воде или на покрытом водой грунте и, как правило, имеющие строение, приспособленное к обитанию в водной среде. Ф.Гесснер (Gessner, 1955, 1959) причислял к водным все виды растений, обитающие в пресных, солоноватоводных, соленых водоемах и их прибрежьях вне зависимости от систематического положения. Рид (Reid, 1961) к «водным растениям» относит виды, чьи семена прорастают в воде или в субстрате водоема и которые хотя бы часть своего жизненного цикла проводят в воде. А.П.Белавская (1982) определяет их как растения, анатомо-морфологически и физиологически приспособленные к жизни в воде, которая является для них оптимальной средой обитания. Существует и более упрощенное толкование этого понятия – «растения, для которых водная среда или водо-покрытый грунт служит оптимальным местообитанием» (Папченков, Щербаков, Лапиров, 2003).

Трудности, связанные с жестким разграничением водных и наземных растений, наличие среди них видов, способных существовать как в воде, так и на суше, привели к еще одной терминологической проблеме – необходимости размежевания таких понятий как «растения, или флора водоема» и «водные растения, или водная флора». Так, В.М.Катанская (1981) относит к флоре водоемов «настоящие водные растения – гидрофиты, земноводные растения – гелофиты, и те из влаголюбивых растений – гигрофитов, которые обитают среди зарослей гелофитов в прибрежной полосе водоемов, на сплавинах, мокрых и заболоченных берегах водоемов или в воде». К «водной флоре», по ее мнению, следует относить только гидрофитов, гелофитов и гигрофитов,

которые развиваются в воде. В.Г.Папченков (1985) также отмечает, что «водные растения» и «растения водоемов» далеко не равнозначные понятия. К первым он относит лишь гидрофиты и гелофиты, ко вторым – весь набор видов, постоянно встречающихся в водной среде. А.П.Белавская (1982) относит к «растениям водоема» все виды, населяющие водоем, включая гидрофиты и мезофиты. «Водные растения» с определенными морфологическими и биологическими особенностями, выработанными у них в процессе жизни в водной среде, она объединяет в экологические группы. Так что, все эти исследователи вкладывают достаточно широкий смысл в понятия «флора водоема» и «водная флора».

Кроме того, в гидрботанической литературе наряду с терминами «водные растения» и «макрофиты» появились и другие – «высшие водные растения», «водные сосудистые растения», «водные цветковые растения», «водные трахеофиты», «аквафлора» и др. Так или иначе, все эти термины объединяют растения, связанные своим существованием с водной средой.

Мы в своих работах применяем термин «прибрежно-водные растения» (Кудряшов, Садчиков, 2002, 2003). Он объединяет все растения (за исключением деревьев и кустарников), жизнь которых связана с водой. Сюда входят растения, обитающие в толще воды (рдесты, уруть, роголистник), на ее поверхности (кувшинка, ряски, телорез) и прибрежные растения (тростник, рогоз, осоки, камыш и др.).

К водным растениям (гидрофитам) близки гидрофиты – сухопутные растения, нуждающиеся в процессе развития в большой влажности. Как и гидрофиты, многие виды гидрофитов имеют гироморфное строение стебля и листьев, поэтому между этими группами растений достаточно трудно провести границу. Из-за этого исследователи в одних и тех же регионах насчитывают разное количество видов прибрежно-водных растений. Одни авторы включают в эту группу растений около 80 видов (для европейской территории бывшего СССР), другие - более 220 видов (Кутова, 1977), третьи - уже более 500 видов, включая в их число, помимо типично водных растений, также растения избыточно увлажненных местообитаний (Рычин, 1948). В настоящее время все сильнее проявляется тенденция включения в списки растений водоемов большое число прибрежных растений. В ряде гидрботанических работ гидрофиты рассматриваются как растения влажных и переувлажненных территорий (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001). Все это привело к появлению рабочей группы для подготовки свода основных терминов и понятий гидрботаники (Папченков, Щербаков, Лапиров, 2003).

Прибрежно-водные растения занимают обособленное положение в растительном мире благодаря своим морфологическим, биологическим и экологическим особенностям. Обитание растений в водной среде или в прибрежьях способствовало появлению у них особых черт организации. Среди

водных растений эндемиков сравнительно мало, что объясняется нивелирующими физико-химическими условиями водной среды. Это в основном корневищные растения, отличающиеся широкой экологической амплитудой. Они могут расти в самых разнообразных условиях: как в пресных водах, так и в засоленных, непосредственно в водной среде и в виде наземных форм - во влажных местах (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001).

Прибрежно-водные растения – это в основном многолетники; однолетних видов среди них немного. Большинство водных растений цветет и плодоносит над водой. У водных растений наблюдается увеличение поверхности тела по сравнению с их массой, что облегчает поглощение минеральных веществ, кислорода и других газов, которых в воде содержится гораздо меньше, чем в воздухе. Увеличение поверхности тела достигается развитием длинных тонких листьев, расчленением листовой пластинки на нитевидные участки, продырявливанием листьев.

У водных растений сильно развита разнолистность: подводные, плавающие и воздушные листья на одном и том же растении сильно различаются как по внешнему виду, так и по внутреннему строению. Так, подводные листья не имеют устьиц; у листьев, плавающих на поверхности воды, устьица находятся только на верхней стороне, у воздушных листьев устьица имеются на обеих сторонах.

Большая плотность водной среды обуславливает слабое развитие механических элементов в листьях и стеблях; немногочисленные механические элементы, имеющиеся в стеблях, расположены ближе к центру, что придает им большую гибкость. У водных растений слабо развиты или отсутствуют сосуды в приводящих пучках, и в то же время хорошо развиты аэренхима и воздушные полости, которые позволяют им находиться в вертикальном положении.

У водных растений слабо развита корневая система, а корневые волоски отсутствуют. Очень часто у растений образуются водные корни, которыми они поглощают питательные вещества непосредственно из воды.

В воде количество света немного, поэтому у многих водных растений в клетках эпидермиса содержится хлорофилл.

Большинство водных растений являются многолетниками, размножаются вегетативно. Некоторые водные растения (например, наяда, роголистник) опыляются под водой; у других цветки поднимаются над водой, где и происходит опыление. Семена и плоды водных растений приспособились к периодическому высыханию водоемов. Семена могут достаточно долго находиться в воде без потери всхожести.

Значение и роль прибрежно-водных растений в водных экосистемах трудно переоценить. Они являются пищевым ресурсом и местом обитания для многих рыб, водных и наземных птиц и животных. Водные растения используются в качестве промышленного сырья, корма для

сельскохозяйственных животных и домашней птицы. Видовое разнообразие беспозвоночных в зарослях макрофитов значительно выше, чем в открытой части водоемов, велика численность и биомасса планктонных и бентосных организмов. Заросли прибрежных растений являются мощным очистительным агентом водоемов от различных органических и минеральных загрязнителей.

Написать эту книгу нас подвигла педагогическая деятельность на кафедре гидробиологии биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова (Садчиков, Кудряшов, 2004). Оказалось, что в стране практически нет учебных пособий по прибрежно-водной растительности, нет капитальных, монографических сводок, дающих представление о состоянии, биологии, экологии и таксономии водных растений. Сведения о прибрежно-водных растениях разрознены, разбросаны по труднодоступным для широкого круга читателей литературным источникам. Все, что имеется – это в основном отдельные монографии и большое количество разрозненных научных статей. Тогда как потребность в учебной литературе подобного плана достаточно большая. Это связано с тем, что прибрежно-водная растительность в той или иной степени изучается в курсах гидробиологии, геоботаники, биогеографии, ихтиологии, экологии, общей биологии и многих других. Перечень учебных заведений, в которых изучаются эти предметы, включает университеты, педагогические, сельскохозяйственные, рыбохозяйственные, гидромелиоративные, технические и технологические вузы, колледжи и средние школы.

В нашей работе мы попытались обобщить литературные данные различных авторов и собственные исследования для их использования в учебном процессе. Авторы настоящей книги являются гидробиологами, а не ботаниками, поэтому эта книга, соответственно, и написана в гидробиологическом ключе.

Руководство составлено на основе оригинальных геоботанических и гидробиологических работ отечественных и зарубежных специалистов - А.П.Белавской, Е.Бурше, Г.Г.Винберга, Б.П.Власова, Г.В.Вынаева, Н.С.Гаевской, Ф.Гесснера, Г.С.Гигевича, С.Н.Дуплакова, Г.С.Карзинкина, В.М.Катанской, К.А.Кокина, Б.П.Колесникова, А.С.Константинова, А.И.Кузьмичева, С.И.Кузнецова, А.И.Мережко, Б.М.Миркина, Н.В.Морозова, В.Г.Папченкова, Г.И.Поплавской, А.А.Потапова, И.М.Распопова, В.Д.Федорова, Д.Хатчинсона, А.П.Шенникова, В.А.Экзерцева и многих других.

В списке цитируемой литературы мы большое внимание уделяем ранним работам. Это сделано с одной целью, чтобы студенты и аспиранты могли познакомиться с ними, так как многие из этих работ стали библиографической редкостью. В то же время, некоторые упоминаемые в тексте ссылки не приводятся в списке цитируемой литературы.

Данная работа не может претендовать на полноту анализа всей литературы по гидрботанике, и тем более – всех ее проблем, так как это выходит за рамки учебного пособия. Кроме того, в этой работе в значительной степени затронуты гидробиологические аспекты гидрботаники, что, несомненно, является только частью сложной области знаний о прибрежно-водной растительности и ее взаимосвязи с биотическими и абиотическими компонентами среды. Тем не менее, надеемся, что данное пособие окажется полезным для студентов, аспирантов и преподавателей, так как многие подобные издания малодоступны для широкого пользователя.

Мы будем рады, если эта книга подтолкнет специалистов-гидрботаников к написанию аналогичного учебного пособия, в котором прибрежно-водные растения будут рассмотрены с геоботанической точки зрения.

Авторы выражают признательность заведующему кафедрой гидробиологии МГУ профессору В.Д.Федорову, коллегам по работе В.М.Хромову и Е.А.Кузнецову за консультации при подготовке учебного пособия.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В Европе интерес к изучению прибрежно-водных растений начал появляться еще в XV-XVI веке в связи с развитием рыбоводства. Однако планомерные исследования начались только с конца XIX века. В России изучение растительного и животного мира водоемов было связано с организацией ряда гидробиологических станций на территории страны. Цель та же самая – разработка методов и способов эффективной эксплуатации природных ресурсов водоемов.

К началу XX века уже были опубликованы многочисленные исследования прибрежно-водной растительности. В России были изданы определители водных растений отдельных регионов страны: Ростовского уезда (Григорьев, 1903), Уральских озер (Исполитов, 1910) средней полосы России (Федченко, 1913) и др. В ряде работ рассматривались биологические и экологические особенности растений озер и рек (Золотницкий, 1890; Танфильев, 1890; Кропачев, 1901; Флеров, 1908; Савенков, 1910).

Начиная с 20-х годов XX века для решения вопросов, связанных с ведением рыбного хозяйства, водоснабжения и очистки сточных вод, начались исследования биологических процессов в водоемах. Большое внимание стали уделять вопросам классификации и экологии прибрежно-водной растительности (Аржанов, 1920).

В связи с этим появилось значительное количество работ, посвященных прибрежно-водной растительности различных регионов России: отдельных водоемов Европейской части страны (Никитский, 1925), озер Алтайского края (Верещагин, 1925), Кончезерской группы озер Карелии (Лепилова, 1930), поймы Дона и Волги (Фурсаев, 1933), описание растительности плавней, лиманов и морских побережий (Косенко, 1924; Пачосский, 1927).

Одновременно издаются определители прибрежно-водных растений (Федченко, 1928, 1949; Рычин, Сергеева, 1939; Чернов, 1949; и др.). Параллельно осуществляется систематизация методик исследования прибрежно-водной растительности, разрабатывается классификация сообществ (Лепилова, 1934; Раменский, 1938; Катанская, 1956; Камышев, 1960, 1962; Распопов, 1968; Белавская, 1977).

Ряд работ, опубликованных в 50-х годах, связан с решением проблем, возникших при создании крупных водохранилищ, и в частности, их зарастанием водной растительностью. Эти исследования положили начало новому направлению в современной гидробиологии (Зеров, 1949, 1976; Богачев, 1950, 1952; Кутова, 1957; Корелякова, Белавская, 1958, 1966, 1969; Экзерцев, 1966; Потапов, 1960; и др.).

Начиная с 50-х годов, большое внимание начали уделять изучению продуктивности прибрежно-водной растительности (Воронихин, 1953; Катанская, 1954, 1960; Таубаев, 1958, 1959, 1963; Довбня, 1978, 1979; и др.). Исследуется кормовая ценность прибрежно-водных растений (Розанов, 1954; Хабибуллин, 1974). Появился интерес к изучению влияния прибрежно-водной растительности на рыбопродуктивность водоемов, так как заросли растений являются местом нереста и средой обитания молоди и взрослых рыб (Веригин, 1961; Чарыев, Канода, 1977).

Изучается возможность использования водных растений в качестве корма для сельскохозяйственных животных. Рассматриваются вопросы распространения растений, условия их произрастания, кормовая ценность, способы заготовки, хранения, культивирования (Мушкет, 1960; Пашкевич, Юдин, 1978). Исследуется роль и значение прибрежно-водной растительности для охотхозяйственных целей. В ряде статей рассматривается необходимость создания искусственных растительных сообществ, которые должны служить естественной кормовой базой для диких животных и птиц, местом гнездовий и укрытий (Барсегян, 1961; Таубаев, 1963; Нечаев, Сапаев, 1973; Пашкевич, Юдин, 1978).

Появилось еще одно направление в гидрботанике, связанное с использованием прибрежно-водной растительности в качестве биологического фильтра для очистки загрязненных вод. Это объясняется недостаточной производительностью существующих в то время очистных сооружений и их дороговизной.

В ряде работ (Кокин, 1961, 1962, 1963; Кроткевич, 1970, 1976; Комиссаров, Сай, 1972) указывается на возможность использования прибрежно-водной растительности в очистке водоемов от органической и минеральной взвеси. В их зарослях задерживается и разрушается значительная часть взвешенных веществ, поступающих в водоемы с различными стоками. Отмечена существенная роль прибрежно-водной растительности в очистке вод от ряда биогенных макро- и микросоединений: фосфатов, нитратов, сульфатов, органических кислот (Кокин, 1962; Дексбах, 1965; Кордаков, 1971; Мережко, 1977; Врочинский, 1977).

Исследована возможность использования некоторых видов растений для удаления из промышленных сточных вод тяжелых металлов и радиоактивных элементов (Кордаков, 1971; Смирнов и др., 1975; Соболев, 1983). Показано, что водная растительность принимает активное участие в детоксикации многих опасных загрязнений, таких как фенолы, нефтепродукты, пестициды, поверхностно-активные вещества (Петров, 1969; Николаев, 1977; Петрова, 1977; Морозов, 2001, 2003). В связи с этим признается рациональным культивирование водных растений для очистки бытовых и промышленных стоков с последующим их удалением (Францев, 1961).

Конкуренция за биогенные элементы и антагонизм прибрежно-водной растительности с водорослями признается действенным способом борьбы с цветением водоемов (Францев, 1961). Кроме того, прибрежно-водная растительность снижает и бактериальное загрязнение водоемов (Гусева, 1959).

Смыв в водоемы минеральных удобрений с сельскохозяйственных угодий, поступление бытовых и промышленных стоков способствуют интенсивному развитию прибрежно-водной растительности. Это приводит к вторичному загрязнению вод гниющими растительными остатками и эвтрофированию водоемов (Корелякова, 1958; Кабанов, 1961; Потапов, 1961).

Краткий обзор работ показывает, что прибрежно-водная растительность является важным звеном пресноводного биоценоза; растения вносят свою долю участия в круговорот вещества и энергии, и создают особую среду для обитателей водоемов.

В 60-х годах XX века были обозначены основные направления гидрботанических исследований в нашей стране (Распопов, 1963): геоботаническое, экологическое, анатомо-морфологическое, физиологическое, систематическое, продукционное и хозяйственное. В дальнейшем некоторые из этих направлений были детализированы (Белавская, Корелякова, 1988;

Кузьмичев и др., 1992; Кузьмичев, 1998). Эти направления объединили все те работы, которые проводились в стране и послужили своеобразным вектором в дальнейших исследованиях.

Исследователи отмечали, что для изучения взаимосвязей прибрежно-водных растений с другими компонентами биоценозов, выяснения их структурных и функциональных особенностей необходим комплексный подход – исследование связей растений с организмами других трофических уровней, их влияния на водоем в целом.

Геоботаническое направление разработано достаточно полно и остается пока что основным и ведущим направлением среди гидробиотанических исследований. Наиболее изученной является растительность водоемов Европейской части России и Дальнего Востока, водохранилищ Волги и Днепра, крупных озер северо-западного и сибирского регионов страны. Благодаря этим исследованиям описана растительность водоемов и установлены закономерности ее пространственного распределения. Основной задачей геоботанических исследований остается выявление общих закономерностей зарастания водоемов разного трофического уровня в разных природно-климатических зонах (Матвеев, 1990; Щербаков, 1991; Папченков, 1992, 1993; Бобров, Чемерис, 1998).

Экологические исследования имеют аутоэкологическую и синэкологическую направленность. В работах такого плана представлены сведения об экологии растений водоемов, особенностях их жизни в водной среде, влиянии различных факторов среды на их развитие. Важными являются трофические взаимоотношения водных растений и обитающих в их зарослях животных, участки прибрежно-водной растительности в самоочищении водоемов (Гаевская, 1966; Кокин, 1982).

Специфические условия прибрежной зоны водоемов оказывают большое влияние на анатомическое и морфологическое строение водных растений. Эти признаки довольно часто являются основными при классификации растений водоемов. В связи с этим вопросы изучения анатомии и морфологии растений водоемов имеют огромное значение, хотя в последнее время подобные работы встречаются редко, что связано с трудностью и кропотливостью проведения таких исследований.

Физиологическое направление включает изучение основных сторон жизнедеятельности растений и их функциональных особенностей. В первую очередь – это фотосинтез, дыхание, минеральное питание, потребление органических соединений и др. (Лукина, Смирнова, 1988). В связи с антропогенным воздействием на водоемы, появилось значительное число работ, связанных с очистительной способностью растений, аккумуляцией ими различных загрязнителей, биодegradацией бытовых и

промышленных сточных вод в зарослях прибрежно-водной растительности (Кроткевич, 1976, 1982; Микрякова, 1998; Морозов, 2001, 2003).

Систематическое направление начало развиваться с 50-х годов XX века, что связано с необходимостью знаний таксономии видов при изучении прибрежно-водных группировок (Кузьмичев и др., 1992). На второй всесоюзной конференции по прибрежно-водным растениям в 1988 г. высказывалось мнение, что многие таксоны водных растений требуют систематической ревизии, что связано с широкой изменчивостью видов внутри рода и отсутствием четкой систематической границы между отдельными видами (Тихомиров, 1988; Кузьмичев, Краснова, Карасева, 1992).

Определение первичной продукции, в том числе создаваемой макрофитами, - одна из центральных задач изучения водоемов. Данных по продукции водных растений накоплено очень много, однако они не всегда сопоставимы между собой. В большинстве работ приводятся сведения о продуктивности водных фитоценозов. В то же время отсутствие данных о площадях этих зарастаний не позволяет произвести расчет общей продукции водоемов. До сих пор в продукционных исследованиях не решены многие вопросы методического характера, в частности соотношение биомассы прибрежно-водных растений и их продукции (Распопов, 1965; Белавская, 1975, 1982; Белавская, Корелякова, 1988).

Перспективным направлением является изучение растений водоемов, имеющих практическое назначение: в качестве технического и лекарственного сырья, корма для сельскохозяйственных животных, для охотничье-промысловых хозяйств (Гаевская, 1966; Кузьмичев и др., 1992). В работах анализируется роль водных растений в питании диких и домашних животных и птицы. Однако, как отмечается в литературе (Доброхотова и др., 1982), в настоящее время существует скептическое отношение к водным растениям как к источнику пищи для домашних животных. Это связано с недостаточной изученностью кормовых достоинств водных растений и трудностью их заготовки. В то же время специалисты полны энтузиазма, считая, что следующим этапом практического применения водных растений будет создание систем аквакультур, в которых водные растения будут использованы в качестве агентов самоочищения вод, в качестве корма для рыб-фитофагов и сельскохозяйственных животных, пищевого субстрата для выращивания кормовых дрожжей, навозных червей, получения биогаза, перегноя и др. (Францев, 1961; Кроткевич, 1976, 1982; Кокин, 1982; Морозов, 2001).

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ КЛАССИФИКАЦИИ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Водные растения издавна привлекали к себе внимание исследователей. Так, ученик и друг Аристотеля Теофраст Эрезосский (372-287 до н.э.) по внешнему виду подразделял растения на собственно водные, прибрежные, болотные и амфибийные. В начале XIX века датским ботаником-географом И.Скоу (Schouw, 1823) впервые был использован термин «**гидрофиты**» для обозначения растений, произрастающих в водной среде. Датский эколог Е.Варминг (1901) выделил четыре группы растений исходя из их отношения к воде: гидрофиты ксерофиты, галофиты и мезофиты. К.Ламперт (1900) подразделял растения на три группы:

- растения с листьями, погруженными в воду;
- растения с листьями, плавающими на поверхности воды;
- растения, у которых часть побегов находятся в воде, другая – возвышается над водой.

В дальнейшем предлагались и другие обозначения прибрежно-водной растительности. Однако до настоящего времени ученые так и не пришли к единому мнению относительно ее классификации.

Специалисты чаще всего подразделяют водные растения на **гидрофиты** (обитающих непосредственно в водоеме) и **гигрофиты** (произрастающих в прибрежной зоне). В некоторых случаях выделяют и группу прибрежных **мезофитов**. Другие исследователи прибрежно-водные растения делят на следующие группы: **воздушно-водные, растения с плавающими листьями и погруженные растения**. В последних двух группах выделяют прикрепленные растения и свободноплавающие. Помимо приведенных примеров, в литературе существует много иных терминов и классификаций.

В настоящее время в научной и учебной литературе отсутствует единая классификация прибрежно-водной растительности. Нет и общепринятого понятия прибрежно-водной флоры. Поэтому мы попытаемся привести понятия и обозначения, которыми наиболее часто встречаются в литературе и используются специалистами.

В настоящее время большинство исследователей (Vesner, Clements, 1938; Богдановская-Гиэнеф, 1950; Шенников, 1950; Распопов, 1977) в состав прибрежно-водной флоры включают:

1. Виды, которым в течение всего жизненного цикла требуется водная среда (рдесты, роголистники и др.).
2. Виды, обитающие в прибрежной, длительное время затопляемой полосе, и несущие в своем строении морфологические признаки связи с водной средой (манник водный, поручейник и др.).

3. Виды, появляющиеся на стадиях заболачивания водоемов (белокрыльник, сабельник и др.).

Ряд специалистов (Нечаев, Гапека, 1970; Гапека, 1971, 1973; Павленко, 1972), проводившие исследования на реках Дальнего Востока, в состав прибрежно-водной флоры включают группу растений, приуроченную в своем произрастании к меженной полосе берега, так называемую группу «меженных эфемеров».

В морфолого-экологическом отношении прибрежно-водная флора подразделяется многими исследователями (Gams, 1918; Varming, 1923; Поплавская, 1948; Федченко, 1949) на три главные группы:

1. Растения, возвышающиеся над водой, или как их еще называют воздушно-водные.

2. Растения с плавающими листьями (прикрепленные и свободноплавающие) на поверхности воды.

3. Растения, полностью погруженные в воду (прикрепленные или неприкрепленные к грунту, то есть, находящиеся в толще воды).

Наиболее часто используются классификации Г.И.Поплавской (1948) и А.П.Шенникова (1950). Г.И.Поплавская выделяет две группы водных растений:

1. Гидрофиты – растения, меньшей своей частью погруженные в воду.

2. Гидатофиты – растения, полностью или большей частью погруженные в воду:

- гидатофиты настоящие;
- аэрогидатофиты погруженные;
- аэрогидатофиты плавающие.

А.П.Шенников (1950), напротив, к группе гидрофитов относит погруженные в воду растения и растения с плавающими листьями и листовидными стеблями. Воздушно-водные растения отнесены им к гелофитам. Эту терминологию используют А.П.Белавская, Т.Н.Кутова (1966) и В.М.Катанская (1981).

И.М.Распопов (1971, 1978, 1985) к “гидрофитам” относит высшие водные травянистые растения, анатомически и морфологически приспособленные к жизни в водной среде в погруженном, плавающем на поверхности воды или полупогруженном состоянии. Он предложил разделить гидрофиты на три группы:

1. Погруженные растения (гидатофиты) - виды, весь жизненный цикл которых проходит под водой, а также растения, у которых генеративные побеги возвышаются над поверхностью или плавают на поверхности воды, но основная растительная масса находится в толще воды.

2. Растения с плавающими ассимилирующими органами (плейстофиты) – виды, у которых большая часть вегетативных побегов и листьев плавают на поверхности воды.

3. Воздушно-водные растения (гелофиты) – виды, у которых часть побегов находится в водной среде, а другая - возвышается над поверхностью воды.

Некоторые водные растения в зависимости от условий произрастания могут принимать различную форму, к примеру, иметь плавающие листья или возвышающиеся над водой. Такие виды растений специалисты относят как к одной, так и к другой группе гидрофитов.

Довольно часто используется эколого-физиологическая классификация прибрежно-водных растений Х.Гамса (Gams, 1918) с небольшими дополнениями (Игошина, 1927), которая имеет следующий вид:

1. Лемниды – свободноплавающие, не укореняющиеся растения:

- планктонные – плавающие в толще воды (риччия, пузырчатка, ряска трехдольная);

- нейстонные – с распластанными на поверхности воды ассимилирующими органами (сальвиния, ряска малая, водокрас).

2. Прикрепленные растения – водяные листостебельные мхи и харовые водоросли.

3. Укореняющиеся растения:

- изозитиды – растения с короткими стеблями и прикорневой розеткой погруженных листьев (лобелия Дортманна, полушник);

- валлиснерииды – растения с коротким стеблем и длинными листьями (подводные формы стрелолиста и ежеголовника, валлиснерия);

- элодеиды – погруженные растения с длинным стеблем и листьями (элодея, уруть, рдесты, наяды);

- нимфеиды – растения с плавающими на поверхности воды листьями, верхняя поверхность которых не смачивается водой (нимфея, кубышка, рдест плавающий);

- линеиды – растения с линейными надводными ассимилирующими органами (тростник, рогоз, осоки, аир);

- фолииды – растения с широкими надводными листьями (вахта, сабельник, белокрыльник);

- амфибииды – растения, одинаково часто встречающиеся в различных биотопах.

Согласно классификации Г.Е.Павленко (1972) растения в зависимости от их приспособленности к условиям жизни в воде подразделяются на следующие экологические группы:

- прибрежные – растения песчаных, каменистых и илистых отмелей;

- земноводные – растения, возвышающиеся над водой;

- водные растения - растения с плавающими на поверхности воды листьями;

- подводные растения;

- свободноплавающие растения.

З.И.Гапека (1971) классифицирует прибрежно-водную растительность по экологическим группам, следующим образом:

- гидрогелофиты;
- гелиогидрофиты;
- меженные эфемеры;
- нимфеиды;
- потамеиды;
- планктические лемниды;
- нейстические лемниды;
- элодеиды.

Согласно этой классификации виды, имеющие широкую экологическую амплитуду, могут существовать в условиях разных экологических групп.

За основу классификации А.П.Нечаева и В.М.Сапаева (1973) взята глубина распределения растений в толще водоема. В ней выделены пять экологических групп:

1. Прибрежные растения, находящиеся под периодическим воздействием затопления и обнажения.
2. Растения, прикрепленные к грунту и возвышающиеся над водой.
3. Плавающие на поверхности воды растения, корневая система которых прикреплена к грунту.
4. Растения, полностью погруженные в толщу воды.
5. Растения, свободноплавающие на поверхности и в верхней толще водоема.

Н.С.Камышев (1962) в своей классификации прибрежно-водной растительности исходит из экологических типов растений:

Типы	Подтипы	
	Связь с грунтом	Отношение к уровню воды
1. Гигрофиты	Укореняющиеся береговые	Земноводные
2. Гидатофиты	Укореняющиеся водные	Надводные
		Наводные
		Подводные
	Плавающие	Наводноплавающие
		Подводноплавающие
		Полупогруженно – плавающие

В соответствии с классификацией В.М.Катанской (1981) все водные растения по своим морфологическим и эколого-биологическим особенностям объединяются в следующие экологические группы:

1. ГИДРОФИТЫ – НАСТОЯЩИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ:

1. Погруженные в воду растения – погруженные гидрофиты.

- полностью погруженные в воду (истинно водные) растения, весь цикл развития которых проходит в воде;
 - полностью погруженные неукореняющиеся, плавающие в толще воды (к примеру, виды роголистника);
 - полностью погруженные укореняющиеся (виды наяд, полушника и др.);
 - погруженные в воду, но с воздушными генеративными органами (почти погруженные);
 - погруженные, неукореняющиеся, плавающие в толще воды (виды пузырчатки);
 - погруженные, укореняющиеся, с различной мощности корневой системой (у некоторых видов не развивающейся) – рдесты, уруть, элодея, лобелия.
2. Плавающие на поверхности воды растения – гидрофиты плавающие.
- свободно плавающие, неукореняющиеся (ряска малая, водокрас, сальвиния и др.);
 - с плавающими листьями, укореняющиеся (кувшинка, кубышка, рдест плавающий, болотноцветник, гречиха земноводная).

Погруженные и плавающие неукореняющиеся растения прикрепляются к субстрату в тех случаях, когда нижняя часть их стеблей или водных корней находятся в рыхлой иловатой толще дна водоема.

2. ГЕЛОФИТЫ (ГИДРОГИГРОФИТЫ) – ВОДНО-БОЛОТНЫЕ РАСТЕНИЯ:

1. Надводные растения с поднимающимися над поверхностью воды стеблями и листьями, укореняющиеся (тростник, рогоз, камыш, сусак, ежеголовник, стрелолист, частуха и др.) Все они успешно развиваются и проходят полный цикл развития, как в воде, так и на влажных берегах водоемов.

Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям предложила следующую классификацию, включающую три основные группы (Распопов, 1977):

1. Гидатофиты – погруженные растения, весь жизненный цикл которых проходит под водой. Их генеративные побеги могут возвышаться над поверхностью воды, тогда как основная растительная масса находится в толще воды. Сюда относят неукореняющиеся виды (пузырчатка, роголистник) и укореняющиеся виды (рдесты, элодея, полушник, уруть).

2. Нейстофиты – растения с плавающими ассимилирующими органами. Большая часть вегетативных побегов и листьев плавает на поверхности воды. Это неукореняющиеся виды (сальвиния, водокрас, ряска, многокоренник) и укореняющиеся виды (нимфея, кубышка, рдест плавающий и др.).

3. Гелофиты – воздушно-водные растения, у которых часть побегов находится в воде, другая – над поверхностью воды. Ряд видов может произрастать и вне воды. Это промежуточная группа между водными и сухопутными растениями.

В.Г.Папченков (1985) в понятие гидрофиты водоемов включает не только травянистые растения, но и древесные, способные нормально расти и развиваться в условиях воды и водопокрытого грунта. Этот автор строит свою классификацию исходя из морфологических и биологических особенностей растений с учетом различной приспособленности к водной среде:

Тип 1. ГИДРОФИТЫ, или настоящие водные растения.

Группа 1. Гидрофиты, свободно плавающие в толще воды (роголистник темно-зеленый, ряска трехдольная, телорез алоэвидный, пузырчатка обыкновенная).

Группа 2. Погруженные, укореняющиеся гидрофиты (рдест блестящий, рдест гребенчатый, элодея канадская, повойничек мокричный, каулиния малая и др.).

Группа 3. Гидрофиты свободноплавающие на поверхности воды (ряска малая, сальвиния плавающая, вольфия бескоренная, водокрас обыкновенный, водяной орех плавающий).

Группа 4. Укореняющиеся гидрофиты с плавающими листьями (кубышка желтая, кувшинка чисто-белая, рдест плавающий, гречиха земноводная).

Представители этого типа образуют фитоценозы в пределах глубин от 0,5 до 2,5 метров.

Тип 2. ГЕЛОФИТЫ, или воздушно-водные растения.

Группа 5. Высокотравные гелофиты (средняя высота побегов 180-250 см) – тростник обыкновенный, рогоз узколистный, камыш озерный, манник большой и др.

Группа 6. Низкотравные гелофиты (средняя высота побегов 60-100 см) – частуха подорожниковая, стрелолист стрелолистный, сусак зонтичный, водяная сосенка, хвощ речной и др.

Группа 7. Приземные гелофиты (высота побегов менее 10 см) – ситняг игольчатый, лужница водная, монция ключевая и др.

Сообщества с доминированием гелофитов располагаются преимущественно у берегов до глубины 1,0- 1,2 метра. Наиболее глубоко приникают высокотравные гелофиты. Низкотравные воздушно-водные растения предпочитают глубины до 0,5 м. Приземные гелофиты занимают прибрежные отмели глубиной до 10 см.

Тип 3. ОКОЛОВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ.

Группа 8. Гигрогелофиты (калужница болотная, осока острая, поручейница водяная, сабельник болотный, вех ядовитый, манник наплывающий, ирис ложноаировидный, жерушник земноводный, лютик языковый и др.). Растения этой группы типичны для низких уровней береговой зоны затопления, часто встречаются на прибрежных отмелях при глубине 20-40 см. Многие из них обычны для озерных сплавин.

Группа 9. Травянистые гигрофиты (камыш лесной, ситник лягушечный, некоторые осоки и др.). Занимают обычно средние уровни береговой зоны затопления и довольно часто встречаются в небольшом количестве в воде у низких топких берегов, входя в состав сообществ высокотравных гелофитов.

Группа 10. Древесные гигрофиты (ива трехтычиночная). Представлены ивами, которые часто обрамляют берега водоемов и водотоков, нередко произрастают в воде.

Группа 11. Гигромезофиты (гусиная лапка, мать-и-мачеха, вероника длиннолистная, полевицы и др.). Занимают высокие уровни береговой зоны затопления и зону заплеска водоемов. В водной среде встречаются редко.

Считаем целесообразным представить еще одну классификацию прибрежно-водных растений (Распопов, 1985):

1. ГИДРОФИТЫ – настоящие водные растения, постоянно растущие в воде:

- *Эугидрофиты, или гидатофиты, погруженные растения* – истинно водные растения, жизненный цикл которых проходит под водой или у некоторых только генеративные побеги возвышаются над водой или плавают на поверхности воды, но основная растительная масса находится в толще воды.
- *Плейстогидрофиты, или плейстофиты, нимфеиды, плавающие растения* – водные растения с плавающими на поверхности воды листьями и другими ассимиляционными органами.
- *Аэрогидрофиты, или гидрогирофиты, воздушно-водные или водно-болотные растения, нередко называемые гелофитами* – водные растения с побегами, часть которых находится в водной среде, а часть возвышается над поверхностью воды.

2. ГИГРОФИТЫ – наземные растения влажных, переувлажненных и периодически затапливаемых местообитаний с высокой влажностью воздуха:

- *Эугигрофиты* – наземные околоводные растения, приспособленные к обитанию в береговой полосе водоемов, характерных для низких и средних уровней береговой зоны затопления, часто встречающиеся в руслах неглубоких рек и ручьев, на сплавинах, сырых прибрежных отмелях при глубине до 20-40 см.
- *Гигрогелофиты* – наземные болотные растения, приспособленные к обитанию в сильно переувлажненных и даже обводненных местообитаниях, однако нередко имеющие ксероморфное строение.
- *Гигромезофиты* – наземные растения достаточно широкой экологической амплитуды по отношению к воздушному увлажнению, занимающие высокие уровни береговой зоны затопления, сыроватые или влажные отмели и зону заплеска водоемов.

Приведем еще одну классификацию, почерпнутую из работы Г.С.Гигевича,

Б.Н.Власова, Г.В.Вынаева (2001), которая является модификацией представленной выше классификации:

1. **ГИДРОФИТЫ** – настоящие водные растения, постоянно обитающие в воде:

1. *Эугидрофиты, или гидатофиты, погруженные растения* – истинно водные растения, весь жизненный цикл которых проходит под водой или у которых только генеративные побеги возвышаются над водой, или растения, которые плавают на поверхности воды, но основная их растительная масса находится в толще воды:

- Эугидрофиты полностью погруженные в воду (истинно водные растения);
- Эугидрофиты полностью погруженные, неукореняющиеся, свободноплавающие в толще воды;
- Эугидрофиты полностью погруженные в воду, укореняющиеся;
- Эугидрофиты погруженные в воду, но с воздушными генеративными органами;
- Эугидрофиты с воздушными генеративными органами, неукореняющиеся;
- Эугидрофиты с воздушными генеративными органами, укореняющиеся.

2. *Плейстогидрофиты, или плейстофиты, нимфеиды, плавающие растения* – водные растения с плавающими на поверхности воды листьями и другими ассимиляционными органами:

- Плейстогидрофиты неукореняющиеся, свободно плавающие на поверхности воды;
- Плейстогидрофиты укореняющиеся.

3. *Аэрогидрофиты, или гидрогидрофиты, воздушно-водные, или болотно-водные растения* – водные растения с побегами, часть которых находится в водной среде, а часть возвышается над поверхностью воды:

- аэрогидрофиты высокорослые (высота побегов 100-250 см);
- аэрогидрофиты среднерослые (высота побегов 20-100 см);
- аэрогидрофиты низкорослые (высота побегов менее 20 см).

2. **ГИГРОФИТЫ** – наземные растения влажных, переувлажненных и периодически затопляемых местообитаний с высокой влажностью воздуха:

1. *Эугигрофиты* – наземные околоводные растения, приспособленные к обитанию в береговой полосе водоемов, характерные для низких и средних уровней зоны затопления, часто встречающиеся в сырых прибрежных отмелях при глубине до 40 см;

- Эугигрофиты высокорослые (высота побегов 100-250 см);
- Эугигрофиты среднерослые (высота побегов 20-100 см);
- Эугигрофиты низкорослые (высота побегов менее 20 см).

2. *Гигрогелофиты* – наземные болотные растения, приспособленные к обитанию в сильно переувлажненных и обводненных местообитаний, однако нередко имеющие ксероморфное строение:

- Гигрогелофиты высокорослые (высота побегов 100-250 см);
- Гигрогелофиты среднерослые (высота побегов 20-100 см);
- Гигрогелофиты низкорослые (высота побегов менее 20 см).

В гидробиологии и лимнологии широко используется термин «макрофиты», который чаще всего является синонимом понятия «высшие водные растения». Многие исследователи (Ижболдина, 1975; Распопов, 1985; и др.) понимают под термином «макрофиты» крупные водные растения вне зависимости от их систематического положения; установление родовой (видовой) принадлежности которых не требует применения оптических приборов.

Первые попытки **классификации сообществ прибрежно-водной растительности** наметились в 30-х годах XX столетия (Менкель-Шапова, 1930; Лепилова и др., 1936; Кац, 1936). Эти исследователи подразделяли сообщества растений на прибрежные, с плавающими листьями, погруженные и другие, называя их ассоциациями, формациями или ценозами.

В дальнейшем классификация прибрежно-водной растительности строилась исходя из классификации луговой растительности (Шенников, 1941).

Классификация прибрежно-водной растительности по И.П.Богдановской-Гиэнеф (1974) представлена следующей схемой:

1. Класс прогелофитных формаций – включающий формации с доминированием воздушно-водных растений;
2. Класс нимфеидов – включающий формации плавающих и прикрепленных видов;
3. Класс формаций низких погруженных видов;
4. Класс формаций погруженных прикрепленных видов;
5. Класс формаций неприкрепленных плавающих видов.

В дальнейшем эта схема претерпела некоторые изменения (Экзерцев, 1966; Шаркинене, 1969; Корелякова, 1972) и к настоящему времени приняла следующий вид:

А. Класс формаций настоящей водной растительности.

1. Группа формаций растений, полностью погруженных в воду.
Подгруппы формаций:
 - а) неукореняющиеся растения,
 - б) укореняющиеся растения.
2. Группа формаций растений, погруженных в воду с надводными репродуктивными органами.
Подгруппы формаций:
 - а) неукореняющиеся растения, взвешенные в толще воды,
 - б) укореняющиеся растения.
3. Группа формаций растений с плавающими листьями.
Подгруппы формаций:

- а) неукореняющиеся настоящие водные растения,
- б) укореняющиеся растения с плавающими листьями.

Б. Класс формаций земноводной растительности.

Группы формаций:

- 4. Крупнозлаковая; 5. Крупнорогозовая; 6. Низкорогозовая;
- 7. Крупнокамышовая; 8. Крупноразнотравная; 9. Низкоразнотравная.

В этой схеме выделены формации по основному доминирующему виду.

Наиболее отчетливо смена одних экологических групп растений другими прослеживается в водоемах в соответствии с глубиной их произрастания. Исходя из этого, выделяют следующие зоны прибрежно-водных растений (Аржанов, 1921; Лепнева, 1956):

- 1. Прибрежные растения (незабудки, подмаренники, лютики).
- 2. Земноводные растения (осоки, ситники, аир, сусак и др.), произрастающие до глубины 0,5-1 м.
- 3. Высокие растения (камыш, тростник, рогоз), произрастающие до глубины 3 м.
- 4. Полупогруженные растения (гречиха земноводная, чилим и др.), произрастающие до глубины 3 м.
- 5. Погруженные растения (большинство рдестов, уруть, элодея).
- 6. Подводные луга (зона харовых водорослей и мхов).

Высокий полиморфизм прибрежно-водных растений позволяет им занимать разные экологические зоны. На распределение растительности в толще воды оказывают большое влияние прозрачность воды, прибойность, конфигурация берега и др. Такая зональность распределения прибрежно-водной растительности в первую очередь относится к видам, имеющим корневую систему. Такие растения, как ряска, сальвиния, риччия, водокрас и другие входят в группу плейстона и могут свободно распределяться по поверхности водоема, притом довольно часто - вдали от берега. Распределение в толще воды не имеющих корней растений (таких как, роголистник, ряска трехдольная, пузырьчатка) во многом зависит от прозрачности воды и прибойности (Кокин, 1982).

Несмотря на наличие общих закономерностей распределения растений в водоемах сообщества в пределах каждого водоема имеют свои индивидуальные особенности, – отличаются флористическим составом, обилием, занимаемой площадью и распределением по территории. Большую роль в этом играет температурный и световой режим водоема, гидрологические, гидрохимические, морфометрические показатели водоема и другие факторы. Они определяют тип условий, благоприятных для существования тех или иных сообществ прибрежно-водной растительности.

ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ТИПОЛОГИЯ ВОДОЕМОВ

Классификация водоемов по трофности предусматривает деление их на четыре основные группы: **олиготрофные, мезотрофные эвтрофные и дистрофные.**

Впервые эти термины были использованы С.Вебером при изучении флоры торфяных болот Германии для характеристики растений, развивающихся при низкой, средней и высокой концентрации элементов питания. Позднее, в 1919 г. Е.Науманн, изучая фитопланктон шведских озер, применил их для классификации отдельных водоемов в соответствии с содержанием в них фосфора, азота и кальция. В дальнейшем, А.Тинеманн, работая на озерах Германии, в качестве критериев их трофности предложил использовать и другие показатели – содержание в воде кислорода, наличие индикаторных организмов, суммарное количество фитопланктона (Винберг, 1960; Бульон, 1983; Паутова, Номоконова, 1994).

В гидробиологии такая типизация водоемов получила самое широкое распространение (Naumann,1919; Thienemann,1921). В ее основу положены интегральные показатели, объединяющие большое количество факторов.

Первоначально эти авторы выделили два типа озер – олиготрофные и эвтрофные, а затем - дистрофный тип. В дальнейшем были выделены озера с промежуточными показателями – мезотрофные. Разработанная для озер типизация применяется и для водохранилищ (Abdin, 1949).

В качестве показателя степени трофности предлагались различные критерии: содержание в толще воды растворенного кислорода, биогенных элементов, присутствие индикаторных организмов, количество фитопланктона и др. Однако, основным показателем все же следует считать первичную продукцию (Винберг, 1960).

Развитие организмов в водоемах определяется условиями среды: прозрачностью воды, содержанием биогенных элементов (прежде всего азота и фосфора), концентрацией кислорода, температурным режимом, величинами рН и др. Поэтому по количеству и видовому составу организмов, интенсивности продукционных и деструкционных процессов можно определить тип водоема (Винберг, 1960; Романенко, 1985). Развитие водной растительности тесно связано с гидрологическими особенностями водоема, размерами и морфометрией котловины, химическим составом вод, характером и распределением донных отложений и рядом других факторов. Степень трофности водоемов дает полное представление об экологических условиях существования организмов и характеризуется набором ряда признаков.

Водная растительность развивается главным образом в литорали и сублиторали, образуя сплошную или прерывистую полосу различной ширины

вдоль берега, вокруг островов и мелей, реже покрывает все ложе озера. Глубина распространения водных растений зависит от величины прозрачности воды, изменяясь от 2 до 4 метров, а в редких случаях – до 8 метров.

Олиготрофные водоемы отличаются большой глубиной, высокой прозрачностью (по диску Секки - до 4-20 м и более), присутствием кислорода во всей толще воды в течение всего года. Эти водоемы занимают глубокие тектонические и эрозионные впадины со слабо выраженной литоральной зоной. Донные отложения бедны органическим веществом. В озерах такого типа жизнь водных растений ограничена недостатком биогенных соединений и низкой температурой воды, недостаточной литоральной зоной. Низкоминерализованные водоемы имеют бедный видовой состав прибрежно-водной растительности: общее число видов чаще всего не превышает десятка. Преобладают водяной мох (фонтиналис), полушник озерный, тростник обыкновенный и др. Биомасса прибрежно-водных растений низкая.

К олиготрофному типу озер относятся Байкал, Ладожское и Онежское озера, Иссык-Куль, Кара-Куль, Тургояк, Севан, многие водоемы в горных районах и в северных областях.

Мезотрофные водоемы характеризуются промежуточным набором признаков, между олиготрофными и эвтрофными. Они наиболее многочисленны на подзолистых почвах лесной и лесостепной зон; в то же время встречаются во всех природно-климатических и географических зонах. В мезотрофных водоемах преобладают серые, глинистые или песчаные донные отложения с детритным наилком. Как правило, это водоемы глубиной до 5-30 м и прозрачностью воды – 1-4 м. Очень часто дефицит кислорода наблюдается в самых придонных слоях воды, иногда он охватывает всю зону гипolimниона. Дефицит кислорода в толще воды наиболее сильно проявляется в зимнее время.

Озера мезотрофного типа зарастают в среднем на 35% (очень часто на 60%). В растительном покрове достаточно высок процент площадей, занятых полупогруженной растительностью (в основном тростником), богаче видовой состав флоры; количество видов увеличивается до 40-60. Очень часто доминируют погруженные растения, представленные преимущественно харовыми водорослями. Часто в больших количествах встречаются рдесты, роголистник, телорез. Широкому распространению водной растительности способствуют относительно высокая прозрачность воды (до 4 м), слабощелочная реакция среды (рН 8), невысокая минерализация (около 180 мг/л) и наличие в сублиторальной зоне карбонатных сапропелей (с содержанием до 35% органического вещества).

С возрастанием трофности водоемов происходит обогащение видового состава водной флоры. В растительных сообществах доминирующими становятся элодея, широколистные рдесты, роголистник, харовые водоросли.

Для мезотрофных озер со следами эвтрофии характерна высокая биомасса прибрежно-водной растительности и относительно богатый видовой состав.

К мезотрофным водоемам относятся Рыбинское, Иваньковское, Куйбышевское, Киевское, Можайское водохранилища, озера Плещеево, Глубокое, Нарочь и др.

Водоемы, характеризующиеся высокой биологической продуктивностью, получили название **эвтрофные** (синоним – евтрофные). Чаще всего это неглубокие водоемы с обильным поступлением биогенных соединений с водосборной площади. Они располагаются в равнинной или слабохолмистой местности при наличии рыхлых пород. В хорошо освещенном и прогреваемом эпилимнионе водоемов наблюдается интенсивное развитие фитопланктона. Его бурное развитие в летние месяцы достаточно часто приводит к “цветению” водоема.

Донные отложения богаты органическим веществом и биогенными соединениями. Прозрачность в таких водоемах составляет 0,5-2 м. Растворенный в воде кислород чаще всего наблюдается лишь в поверхностном слое воды; в гипolimнионе, начиная со второй половины лета, появляется бескислородная зона. Зимой, особенно в мелких водоемах, очень часто наблюдаются заморные явления.

Постепенное увеличение глубины и хорошо выраженная литораль создают благоприятные условия для развития прибрежно-водной растительности, причем в водоеме преобладают все экологические группы растений – надводные, наводные и погруженные.

В слабозвтрофных в относительно глубоких водоемах с воронкообразными котловинами преимущественное развитие получают полупогруженные растения (тростник, рогоз, камыш). Низкая прозрачность (около 2 м) сдерживает развитие подводных растений. Такие озера зарастают в среднем на 20%.

Степень зарастания слабозвтрофных водоемов глубиной до 4 м и наличием мелководий составляет около 35%. Она определяется морфометрией котловины, долей мелководий в общей площади водоема и средней его глубиной. Наряду с полупогруженными растениями в них значительное развитие получают и подводные растения. В таких водоемах чаще всего доминируют тростник, рогоз, камыш, элодея, роголистник, рдесты и др.

Лимнические условия мелководных высокотрофных озер наиболее благоприятны для произрастания прибрежно-водной растительности, что выражается в значительном зарастании этих озер (до 40-100%) и более высокими биомассами (в среднем 350 г/м² зарослей).

Среди этой группы водоемов наиболее заросшими являются мелководные и прозрачные озера. Они зарастают практически на 100%. В этих озерах доминируют погруженные макрофиты (в основном рдесты).

В гипертрофных водоемах слабое развитие подводной растительности зависит в первую очередь от низкой прозрачности и высокой биомассы фитопланктона – конкурента за биогенные вещества.

К крупным эвтрофным водоемам относятся озера Ильмень, Чудское, Неро, Чаны, Мястро, Цимлянское водохранилище и др.

В северных районах лесотундры и лесной зоны располагаются озера, берега которых сложены из торфяных сфагновых мхов, вода слабо минерализована и богата гуминовыми веществами. За счет этого она чаще всего окрашена в темные цвета. Прозрачность воды в таких озерах не превышает 2-4 м, рН – в пределах 4 - 6,5, карбонатов очень мало. Водоемы богаты органическим веществом, однако деструкционные процессы протекают в них очень слабо. Донные отложения часто представлены торфяниками, песками или обедненными почвами подзолистого типа. Такие водоемы получили название **дистрофные**.

Эти озера отличаются широким распространением зарослей прибрежной растительности и почти полным отсутствием настоящих гидрофитов. Среди дистрофных распространены водоемы с широким спектром зарастания прибрежной растительностью – от слабо- до почти полностью заросших. Кислая реакция среды (рН 4-7) и низкая минерализация (15-150 мг/л) является основным фактором, формирующим видовой состав макрофитов. В дистрофных водоемах видовой состав растений крайне беден, 5-10 видов, причем доминирующими являются в основном мхи (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001).

В водоемах разной трофности скорость круговорота органического вещества различна. В олиготрофных водоемах отмершие организмы в основном минерализуются в толще воды, из-за чего донные отложения крайне бедны органическим веществом. В эвтрофных водах несмотря на высокую скорость минерализации, донные отложения постоянно пополняются органическим веществом. В дистрофных водоемах органический материал разлагается очень медленно; в основном консервируется в донных отложениях.

Границы между отдельными типами водоемов в какой-то мере условны, так как обнаружено огромное разнообразие переходных форм, которые достаточно трудно ранжировать по каким-то количественным показателям. Даже в пределах одного и того же водоема можно наблюдать признаки разнотипных водоемов. Поэтому понятие «олиготрофия» и «эвтрофия» имеет смысл не в качестве основы классификации, а как общие понятия, характеризующие водоем в смысле богатства жизни, экологические условия существования организмов и специфики физико-химических показателей вод (Горленко, Дубинина, Кузнецов, 1977).

Высшая водная растительность произрастает в прибрежье всех типов водоемов, как в олиготрофных, эвтрофных, так и дистрофных. Однако,

наиболее благоприятным для развития является эвтрофный тип водоема с выраженной литоралью, илистым дном, высокой прозрачностью, наличием в толще воды и донных отложениях достаточного количества биогенных элементов (Кокин, 1982; Распопов, 1985). В экологически оптимальных условиях эвтрофных водоемов сообщество прибрежно-водной растительности достигает наибольшего разнообразия и высоких биомасс, чего никогда не наблюдается в иных по трофности водоемах или нарушенных биотопах.

ИНДИКАТОРНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Специалисты постоянно делают попытки классифицировать водоемы исходя из интенсивности развития прибрежно-водной растительности с выделением наиболее характерных видов для того или иного типа вод. Однако, как выяснилось, значительная часть водных растений обладает высокой толерантностью, что затрудняет использовать их в качестве индикаторных видов. Однако, как бы то ни было, такие работы имеются, результаты которых приводятся ниже.

Большинство работ посвящено исследованию связи между гидрохимическими показателями вод (общая жесткость, щелочность, углекислота, бикарбонаты, значения рН и др.) и распределением водной растительности, которая в виде общей схемы представлена на рисунке 1 (Pietsch, 1972; Алекин, 1970).

Такие виды как *Zostera marina*, *Z. nana*, *Z. minor*, *Ruppia maritima*, *R. spiralis*, в меньшей степени – *Najas marina*, *Potamogeton pectinalis*, *Bulboschoenus maritimus*, являются характерными для класса хлоридных вод. Они обитают в прибрежье морей и в озерах соленостью до 8 ‰ и более.

Кроме того, известна группа видов прибрежно-водных растений, которые можно считать индикаторами определенного состояния и трофности водной среды.

Наличие в водоемах полушника озерного (*Isoetes lacustris*), полушника иглистого (*I.echinospora*), лобелии Дортманна (*Lobelia dortmanna*), урути очередноцветковой (*Myriophyllum alterniflorum*) указывает на чистоту и олиготрофию вод.

Массовое развитие рясковых указывает на неблагополучие в экосистеме. Обилие ряски трехдольной (*Lemna trisulca*) говорит о большом количестве в среде биогенных веществ, развитие ряски маленькой (*L.minor*) и многокоренника (*Spirodela polyrhiza*), помимо эвтрофирования, свидетельствует о сельскохозяйственном загрязнении. Многокоренник способен развиваться на концентрированных стоках животноводческих комплексов. Локальное

интенсивное развитие рясковых указывает на места поступления биогенных веществ в водоемы.

О наличии антропогенного воздействия на водные экосистемы свидетельствует пышное развитие стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia*), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*), элодеи канадской (*Elodea canadensis*), телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides*), роголистника погруженного (*Ceratophyllum demersum*) и урути колосистой (*Myriophyllum spicatum*).

При индикации трофности водной среды с помощью отдельных видов растений могут быть использованы признаки жизненного состояния растений (развитие нормальное, выше или ниже нормального) и общий облик растений. Чрезмерное развитие или угнетенное состояние растений свидетельствует о необходимости обратить внимание на состояние качества воды.

Большими (по сравнению с отдельными видами растений) индикаторными возможностями обладают растительные сообщества, так как они размерами своих ареалов способны отражать всякие, даже незначительные изменения в условиях среды (Виноградов, 1964).

Анализ развития водной растительности в водоемах, подверженных разной степени эвтрофирования, позволяет сделать следующие выводы (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001):

1. Погруженная растительность достаточно полно характеризует состояние водоемов и происходящие в них изменения;

2. Биомасса гидрофитов и индекс сапробности, рассчитанный по индикаторному весу погруженных растений, могут служить показателями качества воды и степени эвтрофирования водоемов.

3. Антропогенное эвтрофирование водоемов приводит к структурной перестройке сообщества гидрофитов; в результате изменяется видовой состав доминирующего комплекса, появляются или исчезают индикаторные виды; по мере возрастания трофности водоема олигосапробные виды уступают место β -мезосапробным, которые, в свою очередь, заменяются α -мезосапробными видами.

4. Прибрежно-водная растительность более консервативна, чем сообщества фито-, зоопланктона и бентоса, поэтому видовой состав макрофитов, их биомасса и проективное покрытие могут являться показателями изменения качества воды.

Таким образом, видовой состав прибрежно-водной растительности позволяет достаточно точно охарактеризовать экологическое состояние экосистемы. В настоящее время широко применяется методика индикации вод по биологическим показателям, которая широко используется в практике гидробиологических исследований. Для анализа качества вод используются индикаторные организмы и специальные методы, среди которых наиболее

популярной является система Кольквитца-Мерссона и ее модификации (см. главу «Оценка степени загрязнения вод...»).

Высшие водные растения как индикаторы изменения качества воды наряду с другими организмами находят широкое применение при биологическом анализе и проведении санитарно-гидробиологических исследований. Однако необходимо иметь в виду, что растения обладают довольно широкими географическими и экологическими ареалами, причем в различных физико-географических условиях одни и те же виды могут встречаться в водоемах различного трофического уровня и могут иметь разное индикаторное значение. Поэтому при разовых наблюдениях по присутствию или отсутствию какого-либо вида нельзя давать оценку качества среды. Кроме того, для определенного географического региона или группы водоемов необходимо выбирать виды, проявляющие индикаторные свойства в конкретных условиях. Трудность выявления видов-индикаторов у водных растений связана также с весьма скудными сведениями об экологии и физиологии большинства этих видов (Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод..., 1992).

В «Унифицированных методах исследования качества вод» (1977) приведены списки сапробных организмов, где водные растения распределены по пяти классам сапробности для пресных вод с указанием степени сапробности - s , сапробного индекса - S и индикаторного значения вида - I (табл. 1). (см. также главу «Оценка степени загрязнения вод...»).

Таблица 1

Высшие водные растения в системе сапробности
(Sladecek, 1963; Кокин, 1982)

Вид	Зона							
	S	x	o	β	α	p	I	S
<i>Marchantia polymorpha</i>	0	1	8	1	-	-	4	1,0
<i>Riccia glausa</i>	0	-	7	3	-	-	4	1,3
<i>Riccia fluitans</i>	0	-	7	3	-	-	4	1,3
<i>Ricciocarpus natans</i>	0	-	8	2	-	-	4	1,2
<i>Marsupella aquatica</i>	$x - 0$	5	5	-	-	-	3	0,5
<i>Marsupella sphacellata</i>	$x - 0$	5	5	-	-	-	3	0,5
<i>Drepanocladus aduncus</i>	$0 - \beta$	-	6	4	-	-	3	1,4
<i>Fontinalis antipyretica</i>	$0 - \beta$	1	5	4	-	-	2	1,35
<i>Cinclidotus aquaticus</i>	0	1	7	2	-	-	3	1,35
<i>Sphagnum sp.</i>	0	-	10	-	-	-	5	1,0
<i>Hydrohypnum ochraceum</i>	$x - 0$	5	5	-	-	-	3	0,5
<i>Amblystegium riparium</i>	$0 - \beta$	-	5	4	1	-	2	1,65
<i>Salvinia natans</i>	0	-	9	1	-	-	5	1,1

<i>Equisetum fluviatile</i>	0	2	8	-	-	-	4	0,8
<i>Isöetes lacustris</i>	x	9	1	-	-	-	5	0,1
<i>Isöetes echinospora</i>	x - 0	5	5	-	-	-	4	0,3
<i>Myriophyllum spicatum</i>	β	-	2	8	-	-	4	1,8
<i>Ceratophyllum demersum</i>	β	-	1	9	-	-	5	1,9
<i>Potamogeton dramineus</i>	β	-	3	7	-	-	4	1,7
<i>Potamogeton lucens</i>	$\beta - 0$	-	6	4	-	-	3	1,4
<i>Potamogeton crispus</i>	β	-	2	8	-	-	4	1,8
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	β	-	3	7	-	-	4	1,7
<i>Nuphar luteum</i>	$\beta - 0$	-	5	5	-	-	3	1,7
<i>Nymphaea alba</i>	$\beta - 0$	-	7	3	-	-	3	1,4
<i>Utricularia vulgaris</i>	β	-	2	8	-	-	4	1,8
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	β	-	1	8	1	-	4	2,0
<i>Elodea Canadensis</i>	β	-	2	7	1	-	3	1,85
<i>Lemna gibba</i>	β	-	1	8	1	-	4	2,0
<i>Lemna minor</i>	β	-	1	6	3	-	3	2,25
<i>Lemna trisulca</i>	0 - β	-	5	5	-	-	3	1,80
<i>Polygonum amphibium</i>	β	-	3	6	1	-	3	1,75
<i>Hydrocharis morsus ranae</i>	0 - β	-	5	5	-	-	3	1,5
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	0 - β	-	6	4	-	-	3	1,4

Как видно из таблицы 1, высшие водные растения развиваются в основном в олигосапробной и β -мезосапробной зонах. Ксенобиотиками являются только некоторые водные мхи и папоротники, имеющие достаточно высокое индикаторное значение (3-5).

Так что многие виды водных растений могут быть использованы для определения сапробности вод. К олигосапробам относятся рдест блестящий, уруть очередноцветковая, к олиго- β -мезосапробам – мох фонтиналис, β -мезосапробами являются элодея канадская, ряски, рдесты плавающий и гребенчатый, кубышка желтая, роголистник погруженный, водяной лютик. Рдест гребенчатый указывает и на α -мезосапробность.

Структурную перестройку сообществ гидрофитов и количественную оценку изменения качества воды отражает индекс сапробности S . Этот индекс, рассчитанный для погруженной растительности, хорошо согласуется с лимническими показателями водоема. Погруженная растительность достаточно полно характеризует общее состояние водоемов и изменение в них экологических условий.

Наблюдения за динамикой развития водных растений в водоемах Беларуси позволили Г.С.Гигевичу, Б.П.Власову и Г.В.Вынаеву (2001)

установить несколько иную индикаторную значимость гидрофитов (табл. 2) по сравнению с видами-индикаторами, представленными выше.

Таблица 2

**Индикаторная значимость основных видов гидрофитов водоемов
Беларуси (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001)**

Название вида	Индикаторы			
	Органи- ческого загряз- нения	Ацидо- фика- ции	Эвтрофиро вания (азот, фосфор)	Загрязнение тяжелыми металлами
Аир обыкновенный	+		+	
Частуха подорожниковая			+	+
Шелковник жестколистный	+			
Рдест блестящий				+
Рдест курчавый	+		+	
Роголистник темно-зеленый	+	+		+
Роголистник подводный	+	+		+
Ситняг игольчатый	+			
Ситняг болотный	+			
Элодея канадская	+			+
Хвощ речной	+	+		
Манник плавающий				+
Манник большой	+			+
Рдест курчавый	+		+	
Штуkenия гребенчатая	+		+	+
Водокрас обыкновенный			+	+
Полушник озерный	+	+		
Ряска горбатая	+		+	
Ряска малая	+		+	
Трехдольница трехбороздчатая			+	+
Уруть колосистая	+			+
Кубышка малая	+			

Наибольшей устойчивостью по отношению к возрастающей антропогенной нагрузке характеризуются озера с развитой погруженной растительностью (в основном элодея, рдесты, роголистник, уруть и др.). Озера этой группы имеют самый богатый и в то же время однородный состав гидрофитов (индекс видового сходства Жаккара 50-75%; см. раздел «Индекс сходства (сравнения)»). Индекс сапробности составляет 1,6-1,8.

Менее устойчивыми к увеличению антропогенной нагрузки являются водоемы с преобладанием в растительном покрове харовых водорослей. Это, как правило, слабо минерализованные озера с признаками олиготрофии (индекс сапробности 1,5-1,6; коэффициент видового сходства 25-50%).

Слабо минерализованные озера с доминированием олигосапробных видов (полушник озерный, водные мхи) отличаются бедностью и специфичностью видового состава растений (индекс сапробности низкий – 1,2, а коэффициент видового сходства до 25%).

С увеличением биогенной нагрузки (среднегодовая концентрация общего фосфора в пределах 0,05-0,15 мг Р/л) фитопланктон способен конкурировать с погруженными гидрофитами и вызывает «цветение» воды. Это приводит к уменьшению прозрачности, и в результате - исчезновению отдельных видов растений и сокращению площади зарастания. Удельный вес погруженной растительности снижается до 20-40% массы гидрофитов. Индекс сапробности возрастает до 1,8-2,0 за счет исчезновения β -мезосапробных видов (роголистника, урути, элодеи, широколистных рдестов) и появления α -мезосапробных видов (штукении гребенчатой, рдеста курчавого и др.). В таких озерах преобладает воздушно-водная растительность и растения с плавающими листьями.

В озерах, подверженных антропогенному эвтрофированию, погруженная растительность почти полностью отсутствует. Средняя концентрация общего фосфора в них превышает 0,15 мг Р/л, что приводит к интенсивному развитию фитопланктона. Индекс сапробности, рассчитанный по гидрофитам, составляет 2,0-2,3 (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001).

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Водная растительность тесно связана с гидрологическими особенностями водоема, размерами и морфометрией котловины, химическим составом вод, характером и распределением донных отложений и рядом других факторов (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001).

Водная растительность развивается главным образом в прибрежье, образуя сплошную или прерывистую полосу вдоль берега различной ширины, вокруг островов и мелей, реже покрывает все ложе водоема. Глубина распространения водных растений зависит от прозрачности воды, изменяясь от 2 до 4 метров, в редких случаях – до 8 метров.

По условиям произрастания специалисты выделяют четыре группы растительных формаций:

- прибрежно-водная, в которой представлены водно-болотные растения;
- воздушно-водная (представлены полупогруженные растения);
- растения с плавающими на поверхности воды листьями;
- погруженные растения.

Каждая группа формаций располагается в определенных местообитаниях и глубинах и образует хорошо выраженные полосы, параллельные берегу. Обнаружить и точно определить границы полосы макрофитов не всегда возможно из-за их частичного смешивания или отсутствия. Закономерности поясного распространения группировок макрофитов наиболее четко проявляются в мелководных озерах простой формы строения котловины. В озерах с высокой прозрачностью воды наибольшее распространение имеет пояс погруженных растений. Сплошное зарастание с преобладанием надводных растений свойственно мелководным эвтрофным и дистрофирующим водоемам.

Сообщества прибрежно-водных растений, как и других групп организмов, подвержены направленным изменениям, называемым сукцессией. Для средней полосы России характерно резкое изменение по сезону погодных и гидрологических условий, нарушающих динамическое развитие сообществ, что приводит к сезонной динамике их развития.

Сукцессия (от лат. *successio* – преемственность, наследование) закономерный направленный процесс изменения сообществ в результате взаимодействия организмов между собой и абиотической средой. При этом одни сообщества последовательно сменяются другими. В отсутствии внешних нарушающих процессов сукцессия представляет собой направленный и, следовательно, предсказуемый процесс. Термин «сукцессия» предложен Ф.Клементсом (1916).

Различают два типа сукцессий:

- автогенные – изменения определяются преимущественно внутренними взаимодействиями, то есть причина сукцессии заключена в самом сообществе (например, благодаря растительности происходит накопление торфа, в результате чего водоем постепенно превращается в болото);
- аллогенные - сукцессии наблюдаются при изменении среды под действием внешних причин (например, понижение уровня грунтовых вод и др.).

Сукцессия включает все смены, начиная с заселения оголенной территории пионерской растительностью или изменения направления развития растительности и кончая стабилизированными системами (сообществами) известными под названием климакса. Примером является, в частности, образование болот при заболачивании лесов или зарастании водоемов.

Развитие экосистемы, называемое экологической сукцессией, определяется следующими параметрами (Одум, 1975):

- это упорядоченный процесс развития сообщества, связанный с изменениями во времени видовой структуры и протекающих в сообществах процессах;
- сукцессия происходит в результате изменения физической среды под действием сообщества, так как сукцессия контролируется сообществом; несмотря на то, что физическая среда определяет характер и скорость сукцессии, часто устанавливает пределы, до каких может пойти развитие;
- кульминацией развития является стабилизированная экосистема, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится максимальная биомасса и максимальное количество симбиотических связей между организмами.

Таким образом, физические факторы определяют характер сукцессии, и в то же время не являются ее причиной. Важнейшее условие осуществления сукцессии – поддержание несбалансированности между средой и активностью организмов, слагающих это сообщество.

Возможность осуществления сукцессии обеспечивается потоком энергии, которая проходит через экосистему. Замещение видов в сукцессиях вызывается тем, что популяции, стремясь модифицировать окружающую среду, создают условия, благоприятные для других популяций. Это продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие между биотическими и абиотическими компонентами системы. Переходные сообщества называются стадиями развития, а стабилизированная система – климаксом.

Одним словом, «стратегия» сукцессии в сообществе в своей основе сходна со «стратегией» длительного эволюционного развития биосферы: усиление контроля над физической средой в том смысле, что система достигает максимальной защищенности от резких изменений среды. Кроме того, развитие экосистемы во многом аналогично развитию отдельного организма (Одум, 1975).

Степень и скорость зарастания водоемов разного трофического уровня определяется следующими показателями (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001):

- водоемы эвтрофного типа – прежде всего их морфометрией;

- мезотрофные водоемы с признаками олиготрофии и дистрофии – гидрохимическими характеристиками вод;
- мезотрофные водоемы – совокупностью их морфометрических и гидрохимических характеристик;
- низкоминерализованные водоемы – сочетанием морфометрических показателей, составом донных отложений и развитием фитопланктона.

Таким образом, наблюдается зависимость интенсивности развития прибрежно-водной растительности с лимническими характеристиками водоемов. Исходя из этого можно считать, что степень развития водной растительности и ее видовой состав является индикатором состояния экосистемы.

Прибрежно-водная растительность осуществляет в процессе своего развития автотрофную первичную сукцессию (Рис. 2). При этом растительные сообщества располагаются кольцеобразными поясами по периметру водоема, причем каждому поясу в зависимости от прозрачности воды соответствует определенная глубина.

Во внешнем кольце, в периодически обсыхающем мелководье, располагаются заросли крупных осок, ситняка и различного полуболотного разнотравья – вахты, частухи, стрелолиста, кизляка, ежеголовника, камыша озерного и др. Здесь образуется осоковый или смешанно-травяной торф.

Далее, до глубины трех метров, идет пояс высоких зарослей тростника, камыша, хвоща и др. Здесь откладывается тростниковый, камышовый или хвощовый торф.

До глубины пяти метров расположена зона погруженных растений с плавающими на поверхности воды листьями – кувшинки, кубышки, водяной орех, а еще глубже – рдест плавающий. Здесь образуется сапропелевый торф – темный торфяной ил с остатками корневищ и других крупных частей растений.

Далее следует пояс погруженных растений, заполняющий стеблями и листьями всю толщу воды. Это зона обитания урути, роголистника и широколистных рдестов. За ними располагается пояс подводных лугов из растений, не достигающих поверхности воды, - водорослей (хара, нителла) и некоторых узколистных рдестов. Наконец, последний пояс – зона обитания микроскопических бентосных водорослей - синезеленых, зеленых и диатомовых. Во всех последних поясах откладывается уже настоящий сапропель (или гиттия).

По мере накопления сапропеля, сапропелевых торфов и торфа уровень дна повышается, а пояс растительности продвигаются в глубь озера. Пояс погруженных растений надвигается на центральную часть озера, а его место занимают предыдущие пояса. Через определенное время окно открытой воды сохраняются только в центре водоема, а затем и оно

зарастает. Таким образом, озеро окончательно превращается в болото. Начальная стадия образования такого болота – это осоковая растительность с тростниковыми зарослями в его середине.

Несомненно, процесс заболачивания водоемов протекает достаточно долго. Однако при эвтрофировании водоемов (поступлении биогенных соединений и органических веществ) скорость этого процесса резко возрастает; зарастание водоема протекает буквально на глазах.

Такой путь зарастания типичен для лесной и степной зоны, так как в водоемах тундры прибрежно-водные растения развиваются плохо из-за низкой температуры. Однако и в лесной зоне так, как описано выше, зарастают лишь мелководные и неподверженные волнению водоемы. В любом случае необходимым условием интенсивного зарастания водоемов является их обмеление. В больших и глубоких водоемах прибрежные заросли (или же сплавины), заняв участок у берега, дальше практически не продвигаются.

Процессы зарастания широко развиты в водохранилищах (хотя и носят локальный характер), в которых имеются обширные мелководья и происходит периодическое понижение уровня воды (Ниценко, 1967, 1972).

Водоемы могут зарастать и путем образования сплавин (так называемого зыбуна), когда с берега к середине водоема по поверхности воды наплывает слой мхов и сосудистых растений (рис. 3). Сплавина обычно связана с берегом. Надводные сплавины называются нарастанием. Они могут образовываться лишь в небольших водоемах при постоянном уровне воды, отсутствии ветра, волнения и донного газоотделения, так как все это разрушает нарастающую сплавину (Ниценко, 1967).

В ранних работах такой тип зарастания считался достаточно распространенным, однако дальнейшие исследования (Богдановская-Гиэнеф, 1949) показали, что большинство сплавин на самом деле являются надильовыми. При изменении уровня воды в водоеме последние всплывают и создают видимость надводных нарастаний.

Надводные сплавины возникают сначала у берега. Затем они продвигаются в глубь озера, постепенно нарастая в толщину. Отмершие остатки растений падают на дно, образуя торфяной ил.

Пионерами зарастания являются сабельник, белокрыльник, вахта, отличающиеся длинными и крепкими корневищами. В очень спокойных водах возникают также сфагновые сплавины. Некоторые прибрежные растения могут развивать в воде прочные и длинные плавающие корневища, которые образуют сеть на поверхности воды. Ячейки этой своеобразной сети заполняются опавшими листьями и отмершими частями растений (ветошью, опадом). На этом субстрате поселяются другие

растения (осоки, шейхцерия, мхи и др.), способствующие образованию и развитию сплавин.

Ветер и волны, как правило, мешают образованию сплавин, как надводных, так и надилловых. Поэтому зарастание водоема начинается у защищенного подветренного берега. Эта закономерность получила название закона Клинге (Ниценко, 1967).

Иногда зарастание водоемов происходит не с берега, а в значительном удалении от него, и происходит за счет всплывания ила или торфа. Такие явления наблюдаются в небольших болотных озерах, где в результате интенсивного газоотделения всплывают погребенные на дне пласты торфяного ила, либо в водохранилищах, в которых происходит всплывание дернины или торфа залитых болот. Особенно часто всплывают затопленные сплавины болотных озер, сфагновый и осоковый торф. Крайне редко всплывают участки, покрытые зарослями растений с глубокой корневой системой (Ниценко, 1967, 1972). Всплывший торфяной материал быстро заполняется растительной ветошью и заселяется различными растениями. Этот процесс аналогичен образованию надводных и всплывших надилловых сплавин.

ИНСТРУМЕНТЫ ДЛЯ СБОРА И УЧЕТА ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Растения, погруженные в воду или плавающие на ее поверхности можно достать с берега или лодки специальными инструментами. Для качественного сбора используют трех- и шестизубовые водяные грабельки (рис. 4). Зубья имеют длину около 15 см и загнуты примерно на треть своей длины. Длина шеста зависит от глубины водоема, но не более 4 метров. На шест наносят метки с интервалом 0,25 м; им можно измерять и глубину водоема. Грабельки удобны для добывания погруженных растений, а также некоторых видов с плавающими листьями.

Для добывания донной растительности с глубины более 2,5-3 м используют якорьки-кошки с различным числом зубьев (рис. 4). Зубцы должны быть разной длины, причем длинные зубья чередуются с короткими. Длина веревки должна в несколько раз превышать глубину, на которой производится работа.

Для качественного сбора донных растений используют драгу Раменского (рис.4). Она имеет овальную форму длиной 35 см с мешком из редкой ткани. Ширина в средней части – 20 см. К верхней части рамы приваривают зубья длиной 3 см, несколько отогнутые наружу. Используется и четырехугольная гидробиологическая драга с зубцами (рис. 4).

Для просмотра дна и подводных зарослей удобно использовать маску для аквалангистов.

Для количественного учета растительности (подсчета количества стеблей, определения проективного покрытия и взятия укосов) в сообществах всех групп растений используются различной рамы площадью 1; 0,5 и 0,25 м² (квадратные и прямоугольные). Они изготавливаются из деревянных реек, алюминиевых и пластмассовых трубок и других легких материалов, чтобы держались на плаву. Рейки окрашивают белой краской и размечают через каждые 5-10 см. Кроме того, на рейках делают небольшие скобочки для натягивания веревок масштабной сетки. Для удобства рамы делают разборными или складными. Работы по учету растений проводят в тихую погоду. (Руководство по гидробиологическому мониторингу..., 1992).

При всех видах количественного учета прибрежно-водных растений приходится пользоваться разными приемами установки рамы. При ручном сборе в сообществах небольших придонных растений (на глубинах 0,2-0,3 м) рама опускается на дно и накладывается на сообщество. В сообществах погруженных, плавающих и невысоко поднимающихся над водой (до 1 м) растений рама накладывается сверху и в плавучем состоянии на поверхности воды укрепляется с двух противоположных углов (по диагонали) специальными шестами (рис.5). В сообществах растений высоко поднимающихся над водой используют разборную раму. Ее «вставляют» в травостой сбоку, после чего раму скрепляют. Все виды работ с рамой возможны до глубины, не превышающей 2 м. На более глубоких местах учет растительности с помощью рамы ненадежен.

При работе на малых глубинах в зарослях, которые слагаются растениями, принадлежащими к разным группам (подводные, плавающие, надводные) удобна двойная прямоугольная рама (рис. 5). Для количественного учета и отбора укосов наиболее удобны плавучие разборные четырехугольные рамы из легких трубок, обтянутых сеткой (площадь 0,25 м²). При работе рама вдавливается в грунт; растения в этом случае находятся внутри рамы и не теряются.

При отборе проб для подсчета биомассы используются косы с коротким лезвием (20-25 см) и длинной ручкой, серпообразный нож (рис. 4), а также зарослечерпатели. Косой удобно срезать растения до глубины 1,5-2,5 м; на более глубоких местах косить трудно и неудобно.

Зарослечерпатели (или же зарослевыврезатели) приспособлены для вырезания растительности с определенных площадей.

Зарослечерпатель А.Н.Липина и Н.Н.Липиной (1939) устроен по принципу дночерпателя (рис. 6). Это металлическая коробка, стенки и верх которой обтянуты крупноячеистой сеткой. На нижней стороне коробки подвижно прикреплены ковши, подобные ковшам дночерпателя. Боковые и нижние

стороны ковшей, сходящиеся при закрывании прибора, зазубрены и заострены, благодаря чему увеличивается режущая линия и более прочно захватывается несрезанная растительность. Площадь захвата зарослечерпателя 0,1 м². Спуск прибора осуществляется на веревке или со стрелы, установленной на лодке. Зарослечерпатель может использоваться для учета фитомассы зарослей погруженных растений, как на малых, так и на больших глубинах.

Наиболее широко при исследованиях водной растительности применяется зарослечерпатель С.Бернатовича (Руководство по гидробиологическому мониторингу..., 1992). Он состоит из двух металлических рамок (20 x 40 см), подвижно посаженных на опорной оси с пружиной (рис. 7). В открытом положении они представляют собой квадрат со стороной 40 см. Каждая рама снабжена зубцами, вырезанными из толстого листа металла. На длинных сторонах рамы длина зуба равна 8 см, на коротких сторонах зубья по направлению к опорной оси постепенно укорачиваются. При замыкании прибора зубья одной рамки входят в промежутки между зубьями другой. На оси, соединяющей обе рамки, расположены три сильные пружины. На каждой раме имеется ручка для открывания прибора. К углам рамы прикреплены цепочки, которые крепятся к спусковому механизму. Они удерживают прибор в раскрытом состоянии.

Прибор в раскрытом виде опускают на веревке в заросли растений. При помощи посыльного груза пружины срабатывают, рама замыкается и вырезает сообщество растений (площадь 1/6 м²). Прибор рекомендуется использовать в сообществах погруженных растений и растений с плавающими листьями.

Для отбора проб фитомассы и учета количества растений используются зарослечерпатели Т.Д.Слепухиной (1976), Н.И.Кашкина (1957), В.И.Бут и Н.В.Бут (1980). Определенный слой в зарослях можно вырезать при помощи специальных «тростниковых» ножниц (Вовк, 1948). Из зарослей капканного типа для отбора проб растений применяют зарослечерпатели И.В.Старостина (1958) и Н.Н.Жигаревой (1979).

Наиболее точные количественные сборы водных растений на больших глубинах получают с помощью водолазной техники. Параллельно проведенные сборы морских донных макрофитов с помощью дночерпателей дали результаты в 1,5 раз ниже по сравнению с данными, полученными аквалангистами (Калугина-Гутник, 1975).

ОПИСАНИЕ И КАРТИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

При картировании и описании растительности исследуемого водоема оперируют следующими понятиями: **генеральная совокупность** и **выборка**. В случае описания растений какого-либо водоема или его

отдельных частей (залива, отрезка реки и др.) генеральной совокупностью является вся растительность этого водоема или его участка. Выборка в данном случае – описание или сбор растений на ряде пробных площадок.

Перед началом работы по описанию и картированию растительности водоемов необходимо предварительно ознакомиться с литературными, картографическими и другими материалами об объекте исследования (Катанская, 1981). Для начала необходимо сделать рекогносцировочный объезд водоема (или его части) на лодке, по берегу на автомобиле, чтобы познакомиться с характером распределения растительности и основными чертами их границ. При таких объездах ведется дневник, куда заносятся сведения о закономерностях распределения растительных сообществ, их составе, экологических условиях; делаются глазомерные зарисовки распределения сообществ. При работе рекомендуется пользоваться инструментами для сбора растений - грабельками, якорьками и драгами.

При детальных исследованиях составляется полная характеристика растительности водоема с выделением и классификацией единиц растительности, особенностями их состава, экологии, размещения в пределах водоема или занимаемой площади. Составляется детальная карта распределения растительности во всем водоеме или только на отдельных его участках.

На небольших водоемах используются любые средства передвижения по воде, а при работе на больших водоемах - моторная лодка или катер. Время от времени необходимо выходить на берег для знакомства с типом зарастания мелководной части.

Большую помощь при геоботанических работах на водоемах и картировании растительности оказывают аэровизуальные наблюдения и аэрофотосъемка (Белавская, 1961; Корелякова, 1977). При использовании легкой водолазной техники данные качественных и количественных подводных сборов получаются более точными, чем при работе с лодки. Более подробно методика обследования растительности и ее картирования изложено в работах А.П.Белавской (1979) и В.М.Катанской (1981).

Для графического изображения распределения растительности в водоеме и определения площади зарастания отдельными растительными сообществами, необходимо иметь крупномасштабные карты или планы с нанесенными на них глубинами. Для сильно заросших участков водоема необходимо иметь крупномасштабные планы, на которые можно нанести фитоценозы, занимающие небольшие площади.

При составлении картосхем нельзя ограничиваться нанесением только хорошо видимой прибрежной растительности. Необходимо нанести границы находящихся под водой сообществ растений (погруженных и

придонных). Для выявления их необходимо использовать соответствующие инструменты и приборы.

Составление картосхемы распределения сообществ можно производить с лодки, измеряя расстояние и протяженность различных типов растительности мерным шнуром. У берега и на берегу обмеры производятся рулеткой или мерной лентой. Картируемый участок с помощью буйков или вех разбивают на квадраты, в пределах которых на картосхему наносятся контуры растительных сообществ. Картирование растительности производится также с помощью аэрофотосъемки.

На наиболее характерных по зарастанию участках водоема прокладываются профили, трансекты, на которых производится описание и учет растительности. Это позволяет устанавливать ширину (в пределах трансекта) произрастания растительности. Ширину поясов растительности, а также фитоценозов определяют по меткам на шнуре. Эти материалы используются при составлении картосхем зарастания водоема.

Прокладка профилей и трансект осуществляется с помощью мерного шнура (рис. 8). Разметку шнура удобно делать тряпочками или флажками разного цвета. Необходимо иметь в виду, что шнуры (в том числе и синтетические) со временем растягиваются, поэтому их периодически надо заново измерять. Для описания плавающей и донной растительности используют шнуры с карабинами, к которым крепятся поплавки из легкого выкрашенного яркими красками материала.

На небольших водоемах (пруды, речки, небольшие озера) растяжка шнура производится с берега на берег. На крупных водоемах шнур растягивается на зарастающем мелководье несколько дальше границы распространения растений. Растяжку шнура лучше всего производить с воды на берег (рис. 8).

Если мелководье обширное и ширина полосы растительности простирается более чем на 250 м, делается несколько перекидок шнура. Оба конца в этом случае укрепляются на буях.

Количество профилей, которое нужно проложить в том или ином водоеме для количественного учета и картирования растительности, зависит от характера зарастания водоема и его размера. В водоемах с малоизрезанной береговой линией, не отличающихся большим разнообразием биотопов и растительности, можно ограничиться прокладкой одного-двух профилей.

В водоемах со сложной береговой линией и в крупных водоемах с большим количеством биотопов количество профилей может быть значительно больше, причем прокладываются они в наиболее характерных местах.

При оформлении картосхем распределения прибрежно-водной растительности, для обозначения наносимых на нее различных единиц растительности (ассоциаций, групп ассоциаций, формаций) пользуются условными значками (рис. 9). Многие исследователи используют собственные значки и штриховки. Надводные растения обычно обозначаются вертикальными линиями с различными дополнениями к ним; плавающие – вертикальными линиями с кружочками листьев и т. д. Выработать условные обозначения для всех растений невозможно. Редкие виды можно обозначать цифрами, буквами или произвольными значками.

По картосхемам определяется площадь, занятая растительностью в водоеме, а также площадь отдельных ее сообществ.

Для глазомерной оценки зарастания водоема можно использовать схему (Starmach, 1954) (Рис. 10).

- 1 – ничтожное - от 1/ 100 до 1/ 50 поверхности - 1-2%;
- 2 – небольшое - от 1/50 до 1 / 10 поверхности - 3- 10%;
- 3 – среднее - от 1/10 до 1/5 поверхности - 11-20%;
- 4 – большое - от 1/5 до 1/3 поверхности - 21 – 35%;
- 5 – очень большое - от 1/3 до 1/2 поверхности – 36 – 50 %;
- + 5 – зарастание чрезмерное, растительностью покрыто более 50 % поверхности.

Описание растительности производится на учетных площадках разного размера. Количество и размер учетных площадок для определения численности, проективного покрытия и других элементов структуры фитоценоза зависит от состояния травостоя, его однородности и других признаков.

Описание фитоценозов производится на пробных площадях размером около 100 м², обычно в форме квадрата 10 x 10 метров. Пробные площади закладываются в наиболее характерных местах выделенного растительного сообщества с более или менее однородными экологическими условиями. Границы пробных площадей иногда устанавливаются на глаз, помечая их по выделяющимся растениям, а более точно при помощи измерения сторон квадрата шестом, рулеткой, мерным шнуром. Фрагменты сообществ описываются целиком.

При геоботаническом описании фитоценоза на пробной площади отмечается: общее состояние фитоценоза, его физиономичность, флористический состав, обилие видов, особенности размещения их по площади (равномерно, полосами, пятнами, группами и т.д.). Указывается ярусность, высота растений в ярусах, проективное покрытие, жизненность, фенологическое состояние.

В бланке описания приводится также характеристика условий произрастания растений: глубина водоема у границ сообщества,

температура воды, механический состав донных отложений. Отмечается степень воздействия человека и животных на фитоценоз.

При описании фитоценоза приводится его видовой состав; растениям, названия которых исследователь не знает (или сомневается), дается условное название. В дальнейшем оно определяется в лабораторных условиях по гербарному экземпляру.

Значение вида в фитоценозе определяется принадлежностью к определенной жизненной форме, состоянием популяции, его обилием и встречаемостью. **Обилие вида** в сообществе – его количество, которое может быть выражено различными показателями: числом особей на единицу площади; массой органического вещества, производимой видом; пространством занимаемым особями вида (Понятовская, 1964). Так что, обилие вида – это степень его участия в фитоценозе (по числу особей, проективному покрытию, массе и др.).

Для оценки **численного обилия** особей отдельных видов существует ряд шкал, из которых чаще всего используется глазомерная шкала Друде (Drude, 1913). В этой шкале степень обилия того или иного вида обозначается баллами (словами или цифрами).

Шкала оценок обилия видов по Друде:

Soc. (sociales)	- 6 (растения обильны, образуют фон, смыкаются);
Cop. ₃ (copiosae)	- 5 (растений очень много);
Cop. ₂	- 4 (растений много);
Cop. ₁	- 3 (растений довольно много);
Sp. (sparsae)	- 2 (растения в небольших количествах, вкрапления);
Sol. (solitariae)	- 1 (растения единичны);
Un. (unicum)	- + (встречаются единичные экземпляры);
Gr. (gregarius)	- гр. (растения встречается группами); это обозначение ставится рядом с категорией обилия.

Список растений с отметками обилия видов по Друде называется квалифицированным списком.

Под **объемным обилием** растений (степень заполненности толщи воды их стеблями и листьями) подразумевается отношение суммы объемов пространств, занимаемых данным видом ко всему объему толщи воды, занимаемому сообществом. Объемное обилие выражается в виде функции покрытия и высоты растительности по отношению к площади и глубине биотопа.

Для вычисления объемного обилия растений используется следующая формула:

$$\frac{\sum v}{V} = \frac{h}{H} \times \frac{\sum p}{nS}$$

где: v – объем, пронизанный разветвлениями каждого растения;
 V – объем воды над тем участком дна, который занят сообществом;
 h – средняя высота растений;
 H – средняя глубина воды в том месте, которое занято сообществом;
 $\sum p/n$ – средняя величина площади проекции растений на дно;
 S – площадь всего биотопа;
 $\sum v/V$ – объемное обилие;
 h/H – относительная высота растительности;
 $\sum h/nS$ – средняя величина покрытия на разных уровнях.

Объемное обилие каждого вида растений зависит от многих факторов, и в первую очередь, от времени вегетационного периода.

Численность (густота, плотность) определяется подсчетом количества растений или их побегов (у корневищных растений) на единицу площади. Такой подсчет производится на учетных площадках 0,5 м².

Густота вида в сообществе определяется измерением расстояний между основаниями отдельных экземпляров одного или различных видов на площадке (метод расстояний, метод промеров).

Площадь покрытия, или **проективное покрытие** - площадь горизонтальных проекций растений на поверхность грунта (дна) и выражается в процентах от поверхности пробной площади, которая принимается за 100%. Различают общее проективное покрытие, ярусное покрытие и проективное обилие – проективное покрытие отдельных видов. Истинное покрытие – это площадь дна, занятая основаниями стеблей растений (Понятовская, 1964; Воронов, 1973).

Определение проективного покрытия производится при помощи квадратной рамки площадью 0,5 или 1,0 м² с натянутой масштабной сеткой через каждые 10 см. Проективное покрытие определяется также с помощью простейших приспособлений - сеточки, зеркальной сеточки и масштабной вилочки (Раменский, 1937).

Проективное покрытие определяется и глазомерно. При маршрутных исследованиях этот способ находит широкое применение.

Встречаемость видов, определяемая как процент пробных площадок, на которых встречен данный вид, от общего числа площадок, заложенных в фитоценозе, выражает суммарный результат учета равномерности распределения вида и его обилия (Понятовская, 1964). Иными словами, встречаемость - это частота нахождения вида на пробных площадках. Она определяется путем регистрации всего флористического состава на каждой учетной площадке, заложенной на пробной площади фитоценоза. Размер учетной площадки колеблется от 0,1 до 1,0 м², а их количество - 25-50 и

более. Встречаемость вычисляется в процентах из отношения количества учетных площадок, на которых встречено растение, к общему количеству учетных площадок.

Жизненность – это степень приспособленности вида в фитоценозе. Различаются следующие степени жизненности вида (Воронов, 1973):

3 а – вид в фитоценозе проходит полный цикл развития, нормально развивается, цветет и плодоносит;

3 б – вид в фитоценозе проходит все стадии развития, но не достигает обычных размеров;

2 – вегетативное развитие ниже нормального, растение не плодоносит, однако способность цвести и плодоносить не утрачена;

1 – вид угнетен, вегетирует слабо, семенное возобновление не происходит.

Объем растения определяют путем его погружения в измерительный сосуд и вычисления объема вытесненной им воды.

Следующим этапом изучения прибрежно-водной растительности – это **описание ассоциаций**. Для достаточно однородной площади зарастания водоема чаще всего применяется метод трансект, о котором уже говорилось выше. При описании прибрежно-водной растительности вырезается полоса шириной 0,2 - 1 м под прямым углом к береговой линии до нижней границы произрастания растений. Описываются только те растения, которые своим основанием попали в трансекту.

Закладка опытных площадок при описании водных растений не укладывается в какую-либо общую схему, поскольку исследователь на месте решает об их расположении. Большое значение при этом имеет конфигурация береговой линии, глубина произрастания растений, прозрачность воды и другие факторы, определяющие распределение растений. Методика описания растительности, закладки и описание площадок и трансект достаточно полно освещены в работе В.М. Понятовской (1964).

Описание растительного сообщества дает возможность отнести его к той или иной ассоциации. **Ассоциация** – основная единица классификации фитоценозов. Наименование ассоциации дается обычно по бинарной номенклатуре: первое слово состоит из родового названия доминирующего вида с добавлением к его корню окончания «**etum**», а второе – из родового названия содоминанта с добавлением окончания «**osum**». При господстве нескольких видов дается название одного рода. Иногда дается видовое название доминирующего вида. Более простой способ наименования заключается в перечислении видов, доминирующих в ассоциациях. При этом знак (-) отделяет виды разных экологических группировок (ярусов), а знак (+) объединяет виды одной группировки.

ИНДЕКСЫ СХОДСТВА (СРАВНЕНИЯ)

Необходимость сравнения растительных группировок для отнесения сообщества к той или иной ассоциации привела к попыткам количественного выражения степени сходства сообщества.

Показатели сходства организмов, предложенные разными авторами, также могут быть использованы для оценки уровня загрязнения среды, так как сами загрязнения оказывают влияние на состав биоценоза. Ниже приводятся различные индексы сходства (сравнения) организмов, которые широко используются в биологических, в том числе и геоботанических исследованиях.

Первая попытка количественного выражения степени сходства между сообществами принадлежала швейцарскому натуралисту **Жаккарду**, и его **коэффициент флористического сходства** до сих пор широко используется в биологических исследованиях (Jaccard, 1908):

$$K = [c / (a + b - c)] 100 ,$$

где: **a** – число видов первого сообщества, **b** - число видов второго сообщества, **c** - число видов, общих для обоих участков.

Позднее **Жаккард** (Jaccard, 1912) рассчитывал индекс сходства уже по другой формуле:

$$K = [(c / (a + b))] 100 ,$$

Кульчинский (Kulczynski, 1927) предложил вычислять коэффициент общности по формуле:

$$K = \frac{1}{2} (1/a + 1/b) ,$$

где: **a** и **b** - число видов встречающиеся только на участках А и В.

Гидробиологи чаще всего применяют коэффициент общности видового состава **Сьёренсена** (Sørensen, 1948). Она отражает общие положения теории множеств, в то время как формула Жаккара выведена эмпирически и по сравнению с формулой Серенсена дает занижение результатов на 15-20% (Константинов, 1969).

Формула **общности видового состава Серенсена**:

$$K = 2j / (a + b) ,$$

где: **j** - число видов, общих для сравниваемых участков;

a и **b** – число видов на двух разных участках.

Маунтфорд (Mountford, 1962) для расчетов использовал следующую формулу:

$$J = 2c / [2ab - (a + b)c] ,$$

где: **a** - число видов 1-го сообщества, **b** - число видов 2-го сообщества, **c** - число общих видов.

В частности, при **a = b = c**, то есть, в идеальном случае для чистых сообществ, коэффициент Кульчинского, Серенсена, Жаккарда равны единице. В случае, если два сообщества не имеют общих видов (**C = 0**), коэффициенты

этих трех уравнений и уравнение Маунтфорда обращаются в нуль. При $a = b$ коэффициент Кульчинского и Серенсена равны. При $a \neq b \neq c$ все четыре уравнения приводят к различным результатам.

Индекс **Чекановского** (Chekanowski, 1913):

$$J = 2w / (A + B),$$

где: w – сумма меньших значений обилия видов, общих для обоих сообществ;
 A, B – суммы значений обилия, соответствующих сообществам A и B .

Индекс сходства **Раабе** (Raabe, 1952):

$$J = \Sigma_{\min}(a, b, c, \dots, n),$$

где: a, b, c, \dots, n - минимальные значения (в %) каждого вида, общего для обоих сообществ.

Достоинством двух последних индексов сравнения, в отличие от первых четырех является то, что они относятся к видам, общим для обоих сообществ, имеющих минимальную численность.

Б.А.Вайнштейн (1967) для оценки сходства биоценозов по обилию и видовому составу применил **коэффициент биоценологического сходства (K_6)**:

$$K_6 = K_0 K_b / 100,$$

где: K_b – коэффициент сходства видового состава, K_0 – коэффициент общности удельного обилия.

Коэффициент K_b рассчитывают следующим образом:

$$K_b = V_3 100 / (V_1 + V_2 - V_3),$$

где: V_1 и V_2 - число видов первого и второго биоценозов, V_3 - число видов, общих обоим биоценозам.

Для вычисления коэффициента K_0 сначала определяют удельное обилие каждого вида в каждом биоценозе, то есть, процент числа особей данного вида от общего их числа в биоценозе:

$$0 = (n / N) 100,$$

где: 0 – удельное обилие, n - обилие (число особей) на пробу, N - суммарное обилие всех видов.

Затем в двух сравниваемых биоценозах, удельные обилия общих им видов сравниваются, отбираются меньшие величины для каждого вида и суммируются:

$$K_0 = \Sigma 0_{\min}$$

где: 0_{\min} - меньшее из каждой пары сравниваемых обилий.

В тех случаях, когда необходимо одновременно оценить видовые и численные значения, используют **коэффициент абсолютного сходства**, предложенный А.С.Константиновым (1969):

$$K_a = 2 \Sigma x_{i \min} / (\Sigma_{ij} + \Sigma_{ik}),$$

где: K_a – коэффициент абсолютного фитоценотического сходства, $x_i \min$ – меньшая биомасса (численность) вида i в двух сравниваемых пробах, Σ_{ij} – биомасса (численность) всех видов в пробе j , Σx_{ik} – то же в пробе k .

В настоящее время продолжают поиски, объединяющих количественные и качественные характеристики экосистем. Так, например, в системе гидрометеослужбы РФ оценка состояния сообществ планктона и бентоса вычисляется по следующей формуле (Абакумов, 1978):

$$S_m = (S_1 \Sigma h_1 + S_2 \Sigma h_2 + S_3 \Sigma h_3 + S_4 \Sigma h_4) / (\Sigma h_1 + \Sigma h_2 + \Sigma h_3 + \Sigma h_4),$$

где: S_1, S_2, S_3, S_4 – индексы сапробности проб соответственно зообентоса, макрофитов, фитопланктона, зоопланктона, $\Sigma h_1, \Sigma h_2, \Sigma h_3, \Sigma h_4$ – сумма значений частот встречаемости организмов зообентоса, макрофитов, фитопланктона, зоопланктона.

Разнообразные способы расчетов коэффициентов сходства можно рассматривать как формальные приемы получения количественных оценок, облегчающих сопоставление признаков функциональной и структурной организации сообществ (Федоров, 1979).

ИНДЕКСЫ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Ниже приведены **индексы видового разнообразия**, которые могут быть использованы для оценки уровня загрязнения водоемов. Они учитывают всю структуру исследуемого сообщества, а степень ее изменения в условиях токсического воздействия оценивают по разности одного и второго измерения.

В отличие от качественных индексов загрязнения, в формулах индексов видового разнообразия используется число видов (S) и их численность (N), поэтому в этом случае тип полученных данных только количественный.

Фишер с соавторами (Fisher et al., 1943) нашли, что логарифмический ряд хорошо передает расположение видов по их численности, и предложил константу α в качестве меры разнообразия:

$$\alpha = (\ln N_m - \ln N_1) / m,$$

где: N_m – численность вида m в ряду видов, ранжированных по численности;

N_1 – численность первого вида с наивысшей численностью;

m – порядковый номер вида в ряду 1, 2, 3, ... m .

Информационный **индекс Шеннона** (Shannon, 1948):

$$J = \Sigma p_r \log_2 p_r,$$

где: p_r – доля особей r -го вида ($r = 1, 2, 3, \dots, n$)

Информационный **индекс Макинтоша** (McIntosh, 1967):

$$J = \Sigma n_i^2,$$

где: n_i – число особей каждого вида.

В сущности эти оба индекса достаточно иллюстративны. Они могут быть использованы в качестве дополнения к другим более убедительным обоснованиям видового разнообразия организмов.

Индекс разнообразия **Менгиника** (Menhinick, 1964):

$$J = S / \sqrt{n},$$

где: **S** - число видов, **n** - число особей.

Индекс последовательного сравнения **Кернса** (Cairns et al., 1968):

$$J = R / N,$$

где: **R** - число изменений видов, **N** - общее число проанализированных видов.

Для изучения степени загрязненности вод требуется большое количество квалифицированных специалистов по систематике гидробионтов. Тогда как авторы этого индекса (Cairns et al., 1968) предлагают ограничиться только определением численности видов, которые хорошо различимы по форме тела, размеру, цвету и другим признакам. Исследования показали, что установленное таким образом количество “видов” приблизительно равно истинному количеству видов. Для определения индекса последовательного сравнения достаточно, когда в анализируемой пробе находится 200-250 организмов. В незагрязненных водоемах индекс имеют значение 12 и выше, а в загрязненных – 8 и ниже (Макрушин, 1974).

Индекс разнообразия **Маргалефа** (Margalef, 1951, 1960):

$$J = (S - 1) / \ln n,$$

где: **S** - число видов, **ln n** - натуральный логарифм числа особей.

Индекс **J** принимает максимальное значение, если все особи принадлежат к разным видам (**S = n**) и равен нулю, когда все особи принадлежат к одному виду (**S = 1**).

Индекс разнообразия **Симпсона** (Simpson, 1949):

$$J = \sum n_i (n_i - 1) / [N (N - 1)],$$

где: **N** - число видов, **n_i** - число особей **i**-го вида. Здесь, чем выше значение индекса, тем меньше видовое разнообразие.

Общим недостатком всех приведенных выше индексов (за исключением индекса Симпсона) является широкий диапазон получаемых результатов самого индекса, что в существующем виде делает их трудносравнимыми между собой. Последнее устранимо путем приведения их к виду, где шкала индекса изменялась бы от нуля до единицы.

Представляется необходимым, чтобы этому условию отвечали все индексы, имеющие какую-либо экологическую ценность. В такой интерпретации результаты легко представлять в процентах, что сделало бы их удобными в обращении.

Вместе с тем нельзя не отметить, что приведенные выше индексы видового разнообразия, за исключением индекса Шеннона, носят фрагментарный характер. Во всех сообществах имеются доминантные виды,

обладающие высокой численностью особей, субдоминантные и случайные виды, число которых достаточно велико, а их численность крайне низкая. Кроме того, характер доминирования претерпевает сезонные и пространственные изменения.

Частично решению этого вопроса отвечает индекс видового разнообразия **Маргалефа** (Margalef, 1958, 1963):

$$J = 1,443 \ln [N! / (n_1! + n_2! + \dots + n_s!)] ,$$

где: **N** - число видов в данном биотопе (участке), **n₁**, **n₂**, ...**n_s** - численность организмов отдельных видов.

Абсолютная величина индекса возрастает за счет видов, численность которых наименьшая, т.е., за счет случайных видов, трофическая значимость которых в данный момент незначительна. Это обстоятельство снижает ценность указанного индекса.

ГЕРБАРИЗАЦИЯ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Для уточнения видового состава и сохранения прибрежно-водных растений их необходимо гербаризировать. **Гербарий** (от лат. herba – трава) – коллекция специально собранных и засушенных (обычно в бумаге под прессом) растений. Гербарий имеет важное значение не только для изучения систематики растений, но и для ознакомления с флорой того или иного региона и проведения научных исследований. Засушенные и снабженные этикеткой растения являются документом, который нельзя заменить ни рисунком, ни самым точным описанием. Методы гербаризации растений, в том числе прибрежно-водных, описаны в монографии А.К. Скворцова (1977).

При сборе растений для гербария необходима картонная папка размером 35 x 50 см или 40 x 50 см, бумага (газетная, оберточная, фильтровальная) сложенная вдвое (размер листа 45 x 60 см) и копалка для выкапывания растений.

Сбор растений лучше всего проводить в ясную сухую погоду. Наиболее удобным временем для этого считается 10-11 часов. Растения, собираемые для коллекции, должны быть сухими, без следов росы или дождя (для наземных растений). На лист кладут 1-2 экземпляра крупных растений и по 10-12 мелких, с таким расчетом, чтобы лист был полностью занят ими.

Для составления гербария собирают по 2-3 экземпляра нормально развитых растений, без повреждений, с цветками и, по возможности, с плодами, корнями и другими подземными органами. То есть, в гербарии должны быть представлены все части растения – корневая система или система корневищ, подземные и приземные образования, все типы вегетативных не цветущих побегов, все ярусы стебля и листьев цветущего побега (цветки,

плоды, семена) и зимующие органы. Если растение двудомное или неполно-двудомное (органы другого пола присутствуют в недоразвитом состоянии) надо собирать оба типа под разными номерами.

Если растения одного и того же вида, произрастая в разных условиях, несколько видоизменяются, то его берут во всех вариациях.

Значение тех или иных органов для морфологического и таксономического исследования может быть различным. Так, например, у осок большое значение имеют подземные органы, у зонтичных – плоды, у гвоздичных – зрелые семена.

Растения с воздушными стеблями и листьями, поднимающимися над водой, растущие обычно на небольших глубинах, выкапываются при помощи различных орудий – ножей, лопат, копалок, грабель или вырываются руками.

Выкопав растение, нужно отряхнуть или отмыть грунт. Свежесобранные растения укладываются на листы бумаги и гербарную папку, по возможности равномерно. Небольшие растения можно располагать по несколько экземпляров на одном листе. Крупные растения необходимо резать на части и размещать на нескольких листах. У крупных растений приходится вырезать некоторые части и класть несколько сегментов каждого типа органов так, чтобы были видны следы искусственного удаления. Например, у цикуты – часть среза корня, несколько листьев, часть зонтика.

Если растение высокое, но не очень ветвистое, его стебель следует перегнуть несколько раз под тем или иным углом, чтобы все растение уместилось на одном листе. Стебли следует перегибать под углом, а не сгибать их дугой, чтобы не создать ложного впечатления о таком характере их роста.

По отношению к каждому собираемому виду нужно ориентироваться в его изменчивости и собирать экземпляры, представляющие средний, наиболее характерный для данной популяции тип. Не рекомендуется брать обломанные, поеденные или поврежденные, угнетенные и больные растения.

На гербарных листах растения размещают так, чтобы было видно расположение листьев на стебле, почек, бутонов, цветков и плодов, а также была видна нижняя сторона листа.

Тонкие и нежные растения (например, рдесты) кладут под водой на лист плотной бумаги и расправляют их. Затем бумагу осторожно вынимают за один край из воды и помещают в папку. Если это по какой-то причине нельзя сделать прямо на месте сбора, то растение помещают в полиэтиленовый пакет и переносят на экспедиционную базу. На базе растения выкладывают в кюветы с водой и кладутся на лист плотной бумаги. Вынув лист с налипшим на него растением, дают воде стечь, отсасывают лишнюю воду куском фильтровальной бумаги и складывают в гербарную папку. Некоторые авторы рекомендуют перед раскладкой заворачивать водные растения в материю.

Собранные растения могут находиться в папке от нескольких часов до одних суток. Обычно бумага в папке быстро отсыревает и ее необходимо менять на свежую.

Растения, собранные во время экскурсии, снабжают рабочей этикеткой. На ней обозначается место сбора, условия местообитания растения, сообщество, степень распространения вида (единично, группами, редко и т.д.), дату сбора и фамилию собравшего. Подробные записи можно делать в дневнике, а растение снабжать этикеткой с номером.

Сушка растений представляет одну из важных операций при составлении гербария, так как от нее в значительной степени зависит качество гербария. Для сушки нужен достаточный запас сухой бумаги, прокладки, которыми переслаиваются листы с растениями при укладке под пресс. Функция прокладок двоякая: выравнивать давление под прессом и поглощать воду, выделившуюся из растения в процессе сушки.

Грубые растения надо класть на поверхность сложенного листа, а не внутрь его. Растения с мясистыми частями следует отделять от других несколькими пустыми листами (прокладками). Мясистые сочные растения перед сушкой опускают на некоторое время (от нескольких секунд до 5 минут) в кипяток или проглаживают горячим утюгом. Клубни, луковицы и корневища разрезают вдоль и тоже обваривают кипятком. Растения с нежными и быстро увядающими частями следует класть на фильтровальную бумагу, тщательно расправив их. Крупные цветки должны быть раскрыты. Для получения наилучших результатов рекомендуется положить на расправленный цветок слой ваты или сложенный в четыре раза кусок фильтровальной бумаги.

Сушат растения в ботаническом прессе. Пресс состоит из двух рамок 35 x 45 см, с натянутой на них проволочной сеткой. Чтобы растения при сушке не деформировались, они должны быть правильно спрессованы. Для хорошего прессования необходимо правильно, равномерно уложить растения, проложить достаточное количество прокладок, найти оптимальную степень стягивания пресса. Толщина стопки с растениями должна быть равномерной.

Сетки (прессы) вешиваются на открытом воздухе, лучше на солнце и хорошо проветриваемых местах. В прессах растения высыхают в течение 5-7 дней. В первые два дня сушки растений бумага заменяется сухой 1-2 раза в день. На ночь папки необходимо убирать в помещения.

Окончание сушки определяется по исчезновению живого зеленого цвета. Чтобы определить, высохли растения или нет, достаточно приподнять их с гербарного листа. Невысохшие растения обвисают, тогда как высохшие становятся упругими.

Высушенные растения переносятся на чистые гербарные листы размером 42 x 30 см и снабжаются чистовыми этикетками, написанными тушью или чернилами. На них должны быть следующие данные: учреждение, кому

принадлежит гербарий, семейство, род, вид растения, автор, географическое положение местности, местообитание растения (лес, луг, болото), рельеф, субстрат (песок, скала и т.п.), степень распространения (единично, редко, обильно), фамилия собравшего и определившего растение с инициалами. Этикетка с заполненными сведениями является научным документом. Размер этикетки различен, но чаще всего употребляются 10 x 7 см, 14 x 9 см или 12 x 10 см. Этикетка обычно помещается в правом нижнем краю гербарного листа. Для наклеивания следует пользоваться казеиновым клеем.

БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Определение первичной продукции, в том числе и создаваемой прибрежно-водной растительностью, является одной из центральных задач гидробиологии. Это связано с тем, что создаваемое растениями органическое вещество, так же как и в наземных сообществах, является первопищей для всех гетеротрофных организмов.

В прибрежье (литорали) основная масса органического вещества продуцируется прибрежно-водными растениями. А в небольших и мелководных водоемах (рыбоводных прудах, небольших реках, озерах и водохранилищах) продукция, создаваемая водной растительностью, соизмерима с продукцией фитопланктона, а иногда и превышает ее.

Прежде чем перейти к конкретному рассмотрению методов определения биомассы и продукции прибрежно-водной растительности необходимо уточнить терминологию этих понятий, поскольку часто специалисты для одного и того же понятия используют совершенно разные термины: «урожай», «фитомасса», «растительная масса», «продуктивность», «продукция» и др. (Распопов, Белавская, 1973).

Международный союз биологических наук (International Union of Biological Sciences) разработал широкую программу исследований биологической продуктивности биоценозов суши и водоемов. Для руководства этими исследованиями была создана Международная биологическая программа (International Biological Programme). Для унификации применяемых в современной литературе терминов и понятий в 1966 году терминологический комитет Международной биологической программы утвердил понятия, относящиеся к первичной продукции.

Биомасса – масса живого вещества, накопленная в экосистеме к данному моменту времени на определенной площади.

Биомасса растений (синоним – **фитомасса**) – масса живых и отмерших растений, но сохранивших свое анатомическое строение к данному моменту времени на определенной площади.

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

Структура биомасса – соотношение подземной и надземной частей растений, а также однолетних и многолетних, фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих частей растений.

Ветошь – отмершие части растений, сохранившие механическую связь с растением.

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

Подстилка – масса многолетних отложений растительных остатков разной степени минерализации.

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

Истинный прирост – отношение величины прироста к величине опада за единицу времени на единице площади.

Первичная продукция – количество органического вещества, создаваемое автотрофами на единицу площади за определенный промежуток времени.

Общая, или валовая первичная продукция - общее количество органического вещества, создаваемое автотрофами в процессе фотосинтеза на определенной площади за определенный промежуток времени. Эту величину еще называют валовым фотосинтезом.

Чистая первичная продукция – количество органического вещества, создаваемое автотрофами в процессе фотосинтеза на единицу площади за определенный промежуток времени, за вычетом его некоторого количества, потраченного продуцентами на поддержание жизни (при дыхании).

Абсолютно чистая первичная продукция – количество органического вещества, синтезированного автотрофами на единице площади за определенный промежуток времени за вычетом потерь, связанных с поддержанием жизни продуцентов, отмерших органов, потреблением растений и их частей различными гетеротрофами.

Скорость биологического круговорота – промежуток времени, в течение которого химический элемент проходит путь от поглощения его живым веществом до выхода из состава живого вещества.

БИОМАССА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Изучение продуктивности прибрежно-водных растительных сообществ в настоящее время строится в основном на определении растительной массы весовым методом в период их максимального развития. Максимальная биомасса растений условно приравнивается к их годовой продукции. Эти величины, как показали исследования, не всегда совпадают, так как годовая продукция может превышать максимальную биомассу, причем разница между ними иногда значительна (Распопов, 1973; Белавская, 1979).

Для количественного учета водной растительности, прежде всего, необходимо определить видовой состав биоценоза, выявить характер распределения растений по площади и степень зарастания водоема. Необходимо установить экологические особенности произрастания доминирующих растений (Распопов, 1962).

Перед началом работ, так же как и при описании растительности, необходимо провести рекогносцировку береговой зоны водоема и детально изучить (пока только предварительно) произрастающую там растительность. На карту наносятся внешние границы произрастания растений. Районы отбора проб отмечаются кольями, веревками (если участки большие) или квадратной рамкой (если меньшие). Затем производится описание группировок растительности; для этого пользуются геоботаническими методами и приемами (см. выше). Примеры описания прибрежно-водной растительности имеются в ряде работ (Богачев, 1950; Экзерцев, 1960; Белавская, 1969; и др.).

Для начала выбирается наиболее характерная пробная площадка (около 100 м²), на которой и определяется биомасса растений (Унифицированные методы..., 1976). Для отбора проб воздушно-водной растительности, произрастающей у берега или на незначительной глубине, используются те же орудия, что и для наземных растений, - ножницы, нож, серп, коса с укороченной режущей частью, грабли и др. (рис. 4; см. главу «Инструменты для сбора и учета ...»). Такой способ отбора проб получил название – метод «укося». Растительность с плавающими листьями, а так же погруженные в воду растения (до глубины 70-80 см), вырываются руками.

Один из основных методов сбора биомассы – метод пробных площадок (метод квадратов). Сущность метода заключается в том, что пробы (укося) для определения биомассы берутся в наиболее типичных местах описываемой растительности с 0,25 до 1,0 м². Для ограничения пробной площадки используется квадратная или прямоугольная рама. Для

растений с плавающими листьями рекомендуется брать укосы с площади 2-4 м². Для густого однородного сообщества (к примеру, тростника) достаточно 0,5 или 0,25 м². Необходимая повторность и размеры площадок в каждом конкретном случае определяются сложностью и густотой растительного сообщества и особенностями его сложения.

Для ограничения укосной площади используется деревянная или легкая металлическая рама (рис. 5). Выкашиваются и выбираются все растения, основания которых попали в ограниченное рамкой пространство. Количество повторностей варьирует от 3 до 5-10, в зависимости от типа сообщества (Экзерцев, 1958). Учетные площадки небольшого размера берутся в большем количестве; то же самое имеет место и в разнородных сообществах. В сообществах с изреженным травостоем рекомендуется брать несколько учетных площадок в различных его частях большего размера, в пределах 1,0 м². Независимо от того, какова площадь пробного участка, все растения, находящиеся на нем и их подземные части должны быть срезаны или выкопаны.

Взятие укосов на глубинах превышающих 1-1,5 м, с выкашиванием растений косой, осуществляется с лодки. При срезании растений косой работают вдвоем: один косит, а второй выбирает скошенные растения. Скошенные растения, насколько это возможно, отмываются от грязи, очищаются от обрастателей и сортируются по группам. Каждый укос снабжается этикеткой и регистрируется в дневнике.

Для сбора погруженной растительности на относительно больших глубинах используются разные гидробиологические орудия – дночерпатели различных конструкций, скребки, драги, а в некоторых случаях водолазная аппаратура (рис. 6, 7). Если для отбора проб на биомассу используются зарослечерпатели разных конструкций, у которых площадь захвата очень мала, необходимо произвести такое количество опусканий (отбор проб), чтобы ими была покрыта площадь не менее 0,25 или 0,5 м². Одно опускание прибора с небольшой площадью захвата не дает надежных результатов.

Модификацией метода площадок является метод трансекта, сущность которого заключается в том, что учет растений производится из полосы определенной ширины (от 0,2 до 1 м) под прямым углом к береговой линии до открытой части водоема. Полосу ограничивают размеченными по всей длине веревками, и выбирают все растения, попавшие в это пространство (Распопов, 1962, 1969; Экзерцев, 1966; Экзерцева, 1971).

На больших глубинах укосы можно брать, погружаясь в воду в легких водолазных костюмах или с аквалангами. При этом применяется окрашенная в белый цвет металлическая рама. Растения выбирают руками

и складывают в мешок. Помехой при сборе растений является легкая взмучиваемость донных отложений. Несмотря на это, такой способ взятия укосов на больших глубинах дает более надежные результаты по сравнению с другими способами отбора проб.

Расстояние между трансектами зависит от величины водоема, от степени равномерности произрастания растительности и задач исследования. Учет и отбор проб ведется последовательно, начиная с прибрежья и заканчивая последним метром произрастания растений, например:

1. прибрежная зона (производится описание растительных группировок и отбор проб);
2. 0 - 5 м – зона земноводных растений, глубина 0,5 м, грунт – торфянистый ил (далее проводится описание растительных группировок и отбор проб);
3. 5 - 25 м – зона высоких водных растений (тростник, рогоз и др.), глубина 0,1-1 м, грунт - торфянистый ил (производится описание растительных группировок и отбор проб) и так далее.

При окончательной обработке материала составляется карта распределения растительности, устанавливаются характерные типы растительных группировок, и дается анализ их местообитания в водоеме и определяется биомасса растений (Унифицированные методы, 1976; Методика изучения биогеоценозов..., 1975).

Методика учета биомассы прибрежно-водных растений различна для воздушно-водных растений, растений с плавающими и погруженными листьями и свободно плавающими растениями (Распопов, 1962; Белавская, 1975).

Для получения достоверных результатов биомассы используют те же статистические методы, что и в геоботанике, с учетом биологических особенностей водных растений, особенно погруженных.

Биомассу прибрежно-водной растительности оценивают по трем показателям (Воронов, 1973): вес свежей, только что срезанной массы, воздушно-сухой и абсолютно сухой массы.

Зеленые части растений после срезания быстро теряют воду, поэтому для определения массы свежей растительности, взвешивание осуществляют сразу же. Водную растительность обсушивают фильтровальной бумагой и взвешивают. Получают величины биомассы в сыром виде.

Вес воздушно-сухой массы зависит от влажности воздуха и способа высушивания (в тени, на солнце) и особенностей мест хранения. Поэтому результаты могут сильно различаться.

Третий способ (абсолютно сухой вес) требует сушки образцов в сушильном шкафу и быстрого взвешивания, пока образцы не впитали влагу. Абсолютно-сухой вес достигается высушиванием растений в сушильном шкафу при температуре 105⁰С в течение суток. Затем растения охлаждают в сушильном шкафу или полиэтиленовых мешках. Взвешивание производят сразу же, так как сухие растения могут «набрать» из воздуха до 10% влажности.

В зависимости от экспериментальных задач используются все эти три способа учета водной растительности, однако последний метод является наиболее предпочтительным, так как позволяет сравнивать результаты, полученные разными авторами.

Перед сушкой собранный материал предварительно хорошо споласкивают или промывают под струей воды, чтобы очистить от ила, эпифитов и животных. Общий вес такого побочного материала иногда может превышать вес самих растений. Затем растения разбирают по видам, помещают в полиэтиленовые мешки и первое время хранят в холодильнике при температуре около 5⁰С, или замораживают.

На поверхности растений часто осаждаются карбонаты кальция и магния, которые могут составлять 50% и более сухого веса растений. Для удаления карбонатов собранные растения (если их количество невелико) или навеску (в случае больших количеств) обрабатывают 3-5% раствором соляной кислоты. Затем растения промывают водой и снова высушивают в термостате до абсолютно сухого веса. По разности веса определяют количество осажденных карбонатов. При дальнейших расчетах биомассы растений вводят соответствующую поправку.

Биомасса водной растительности выражается в единицах веса на единицу площади (г/м², кг/м², ц/га) с включением в эту величину (или наоборот исключением) подземных органов. Зная площади отдельных ассоциаций и их биомассу, можно рассчитать запас растительной массы на весь водоем.

Сложнее обстоит дело с отбором количественных проб подземных органов растений, так как многие из них достигают значительной глубины. К примеру, тростник - до 1 м, хвощ – 80 см, белокрыльник и вахта трехлистная – 70 см, осока дернистая – 60 см.

Анализ корневой системы имеет большое значение при определении биомассы, так как у многих растений (таких как рогоз, камыш, кубышки, кувшинки) подземные органы могут превышать наземные по биомассе в несколько раз. Так, отношение подземных частей у рогоза узколистного к надземной части составляет 2,5:1, рогоза широколистного и тростника – 1:1, а у камыша озерного 9:1 (Гаевская, 1966). В сформированных сообществах подземные органы (корни, корневища) составляют 50-100%

биомассы растений. Однако необходимо иметь в виду, что они накапливаются в течение ряда лет, поэтому не могут составлять большой доли в общей годовой продукции (Вестлайк, 1968). По другим данным около половины подземной массы отрастает за один вегетационный сезон. Отсюда следует, что фитомасса и возраст подземных органов должны изучаться параллельно при определении общей продукции.

В условиях осеннего обсыхания или спада вод (особенно в водохранилищах), подземные органы выкапывают так же, как и у наземных растений. Для этого берут монолиты грунта определенного размера, подземные части отделяют из взятых проб механически или промывкой в системе сит.

Вестлэйком (1968) предложены три метода определения фитомассы подземных органов.

1. *Извлечение растения.* Растение выкапывается и анализируется корневая система. Для большинства растений с густым переплетением корневищ данный метод неприемлем. Применяется он в тех случаях, когда можно выделить корневища одного растения.

2. *Метод мелких монолитов.* Цилиндр диаметром несколько сантиметров загоняется в почву. Содержимое цилиндра вытряхивается, живой материал разбирается, и его масса рассчитывается на определенную площадь. При использовании этого метода необходимо отбирать большое количество образцов, чтобы можно было получить достоверные результаты. Такая техника отбора образцов пригодна для изучения роста растений с густым переплетением корней.

3. *Метод крупных монолитов* (выкапывание квадратов).

Выбирается наиболее удобная площадка (к примеру, 0,5 x 0,5 м). С площади квадрата выкапываются до необходимой глубины все растения вместе с подземными органами. Этот метод дает меньшую ошибку, чем метод мелких монолитов. К тому же в ходе разборки можно проводить наблюдения за ростом подземных органов. Основной недостаток – это трудоемкость; приходится анализировать большой объем грунта.

Учитывая, что корни у некоторых растений распространяются очень глубоко, поэтому предварительно проводят специальные исследования; определяют глубину, на которой находится 80-90% корневой массы, которую и выкапывают. Затем в результаты вводят соответствующие поправки.

Для получения сопоставимых результатов биомассу растений переводят в единицы органического вещества или углерода с тем, чтобы можно было перейти к выражению ее в энергетических величинах (в Международной системе единиц СИ 1 кал = 4,19 Дж, а 1 Дж = 0,24 кал). Один грамм сухого вещества соответствует примерно 0,4 г углерода.

Калорийность водных растений, вычисленная по углероду, составляет 4,3-4,8 ккал/г углерода (Westlake, 1965).

Следует учитывать, что калорийность водных растений изменяется в зависимости от видовой принадлежности, фенологической фазы развития; калорийность отдельных частей растений также различается. У кубышки желтой, к примеру, калорийность плавающих листьев составляет 3,8 ккал/г, черешков – 3,3, а плодов – 4,1 ккал (Кокин, Носов, Белая, 1981). Наибольшая калорийность отмечается весной и в начале лета с постепенным ее снижением к осени. Кроме того, значения энергетического эквивалента для разных видов растений могут существенно различаться: так, для горца земноводного и камыша – 4,2 ккал/г, рдеста, элодеи, хвоща – 3,3-4,0 ккал, Хара, мох, нитчатки имеют более низкий энергетический эквивалент – 1,2-2,9 ккал. У жесткой прибрежной растительности калорийность несколько ниже, чем у растений, обитающих непосредственно в воде.

Для рутинных исследований для определения калорийности используется следующее уравнение (Хабибулин, 1977): $Y = 0,0422X$, где: Y – калорийность сухого вещества (ккал/г),

X – процент органического вещества в пробе (%).

Таким образом, по содержанию беззольного органического вещества в пробе можно быстро определить калорийность растения. Однако необходимо иметь в виду, что зольность разных частей одного и того же растения может сильно различаться. Плавающие листья кубышки желтой содержат 91% органического вещества, плоды – 96%, тогда как черешки и цветоножки – 77-79% (Кокин, Носов, Белая, 1981).

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ ПО ИХ БИОМАССЕ

Растительная продукция – это новообразованное органическое вещество за определенный период времени (сутки, месяц, год). Этот процесс характеризуется скоростью, именуемой продуктивностью. В зарубежной литературе в это понятие входит образование продукции в единицу времени. В отечественной литературе этот термин используется в ином контексте. Специалисты рассматривают «продуктивность», как свойство популяции, сообщества, экосистемы (например, озера, болота, реки и т.д.).

Согласно мнению большинства специалистов (Щербаков, 1950; Экзерцев, 1958; Белавская, Серафимович, 1973; и др.) годовая продукция высших водных растений равна их максимальной биомассе, приуроченной

к концу цветения. Для средней полосы России - это конец июля - начало августа; в более южных районах – июль.

Однако этот метод не учитывает прижизненные выделения растений, отмирание листьев и стеблей, сброс органов размножения, выедание животными. А эти величины бывают достаточно значительными и в сумме могут превышать так называемую «биомассу на корню». Поэтому некоторые специалисты считают, что принимать максимальную биомассу за продукцию не совсем корректно, а для ряда видов растений (таких как, элодея) совсем неприемлемо. Ее годовая продукция примерно в 5 раз выше, чем весенняя биомасса (Боруцкий, 1950).

Для начала необходимо отметить, что максимальная фитомасса может соответствовать продукции (конечно, с учетом изложенного выше) только в том случае, если начальная биомасса растений очень незначительна (Westlake, 1965). К примеру, у тростника, рогоза ежегодный прирост растений начинается как бы с нуля, от корня, тогда как элодея, рдесты, мхи вегетируют круглый год.

В пресных водоемах животные могут выесть от 3 до 90% водной растительности (Смирнов, 1959, 1961; Гаевская, 1966), а вес пищевых отходов при питании может превышать количество съеденной пищи в несколько раз (Гаевская, 1958). Неудивительно, что при определении первичной продукции Ладожского озера биомасса тростника увеличивалась в течение лета, тогда как количество стеблей на исследуемых участках уменьшалось (Распопов, Рычкова, 1969).

Кроме того, почти все макрофиты, в отличие от наземных растений, теряют за вегетационный сезон в виде опада в среднем до 15% годовой продукции (Westlake, 1965). Наблюдения за приростом и опадом тростника, проведенные на Ладожском озере, показали, что эти потери в течение лета составляют 15-20% годовой продукции (Распопов, Рычкова, 1969). Аналогичные наблюдения над погруженными растениями Онежского озера показали, что за вегетационный период масса разрушившихся листьев составляла в среднем 7%. Поэтому сбор и учет мертвого органического материала (опада) в какой-то степени может компенсировать эти потери и позволяет при расчетах продукции вводить необходимые поправочные коэффициенты. Нельзя забывать, что наряду с естественным опадом часть листьев и побегов выедают водные животные (Гаевская, 1966). Следовательно, при подсчете продукции необходимо вводить поправку на опад, выедание и другие потери.

Для более корректного решения вопроса о величине Р/В-коэффициента, проводят специальные опыты и наблюдения на постоянных площадках или за отдельными растениями. Определяя прирост растений и различные потери в течение вегетационного периода, рассчитывают

поправочные коэффициенты для получения величины продукции по биомассе.

Е.В.Боруцкий (1950) провел детальное изучение продукции элодеи, которая вегетирует круглый год. Ранней весной растения высаживали в деревянные заполненные песком ящики и экспонировали на разной глубине водоема в течение всего года. У растений предварительно просчитывали количество и размеры старых и молодых веточек, почек, листьев. Кроме того, определяли их сухой вес на разных стадиях роста и в разные месяцы сезона. Ящики периодически вынимали из водоема и просчитывали прирост различных органов. Эти скрупулезные исследования позволили установить, что продукция элодеи в 5 раз превышает ее биомассу (Боруцкий, 1950).

Для анализа прироста корней и корневищ специалисты рекомендуют проводить эксперименты по выращиванию тех или иных растений в погруженных в водоем специальных поддонах заполненных грунтом или илом. В некоторых случаях целесообразно выращивать растения на значительно больших площадках. Для этого на дне водоема выкапывают яму, выстилают ее полиэтиленовой пленкой и высаживают растения. Для выращивания слабоукореняющихся растений не обязательно выкапывать яму; пленку кладут на дно и засыпают ее грунтом. Полиэтиленовая пленка позволяет доставать растения без повреждения корневой системы. Для изучения развития подземных органов иногда используют методы гидропоники.

Поэтому для правильного сопоставления биомассы и продукции высшей водной растительности необходимо проведение специальных опытов на постоянных (стационарных) площадках или тщательные наблюдения за отдельными растениями. Определяя, таким образом, прирост и опад растений в течение вегетационного сезона, развитие корневой системы можно рассчитать поправочные коэффициенты для определения продукции не только отдельных растений по их биомассе, но и целых сообществ.

Такой экспериментальный метод таит в себе большие возможности. Опыты могут проводиться не только на стационарных точках в природных условиях, но и в лабораториях. Они позволяют изучать не только биомассу и продукцию растений, но и биологические и экологические особенности в монокультуре и сообществе. Подобные работы требуют в каждом конкретном случае разработки специальных приемов, методик и оборудования.

Многие данные показывают, что величины Р/В-коэффициентов непостоянны, и годовая продукция водных растений может существенно отличаться от их максимальной биомассы. Очевидно также, что в

зависимости от климатических и других условий величина Р/В-коэффициента для одного и того же вида может быть различной.

Поэтому в практике гидробиологических исследований чистая годовая продукция прибрежно-водных растений рассчитывается по формуле, предложенной И.М.Распоповым (1972):

$$P=1,2 V_{\text{макс}},$$

где: **P** - годовая продукция,

V_{макс} - максимальная биомасса.

Для растений с плавающими листьями применяется следующая формула:

$$P= 1,2 V_{\text{макс}} + wn,$$

где: **w** – средняя масса листа,

n – число мутовок, лишенных листьев.

Это связано с тем, что плавающие листья растений (в частности, у кубышки желтой, рдеста плавающего и др.) возобновляются примерно три раза в течение вегетационного сезона (Распопов, 1972).

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ ПО ВЕЛИЧИНЕ ФОТОСИНТЕЗА

Кислородная модификация скляночного метода. Мерой величины первичной продукции служит скорость образования органического вещества во времени. Как известно, фотосинтез, а, следовательно, и образование органического вещества, происходит только на свету при участии хлорофилла; при этом поглощается углекислота и выделяется свободный кислород. Таким образом, определяя количество поглощенного CO₂ или количество выделившегося O₂ при фотосинтезе, можно получить представление о величине первичной продукции.

Определение продукции растений с помощью измерения динамики растворенного в воде кислорода или потребления меченой по ¹⁴C углекислоты в замкнутых сосудах (склянках) за определенный период экспозиции впервые было применено при изучении фитопланктона. В дальнейшем эти методы были распространены и на определение продукции высших водных растений.

Суть скляночного метода определения продукции заключается в том, что в прозрачный сосуд (из стекла, плексигласа и др.) помещают воду с фитопланктоном или побеги растений и экспонируют в водоеме в течение нескольких часов. В светлой склянке осуществляется фотосинтез с выделением кислорода, в темной – дыхание (соответственно - с потреблением кислорода). По разности между концентрацией кислорода в

начале и конце опыта (в светлой и темной склянках) определяют величину продукции и деструкции.

При определении продукции высших водных растений скляночным методом, в сосуд помещают побег целого растения (или его часть) и экспонируют его в водоеме в течение нескольких часов. Так как в склянке находится и фитопланктон, то отдельно определяют его продукцию, чтобы можно было рассчитать продукцию высшего растения. Продукцию пересчитывают на единицу массы макрофита.

Фитопланктон в силу малых размеров относительно равномерно распределяется в сосуде (батометре), из которого заполняются светлые и темные склянки. Предполагается, что во всех продукционных склянках концентрация фитопланктона идентична. Объем продукционных склянок в этом случае не превышает 100-150 мл, в которых и определяется концентрация кислорода (Садчиков, 2003). Погруженные водные растения как объект менее удобны (по сравнению с фитопланктоном) для определения первичной продукции скляночным методом.

Водная растительность - это, прежде всего, крупные объекты. В связи с этим для определения их продукции необходимо использовать широкогорлые склянки большого объема, что не всегда удобно при проведении работ в полевых условиях. Однако, несмотря на это данный метод достаточно широко используется в гидробиологических исследованиях.

При определении продукции макрофитов целое растение (или его часть) помещают в продукционные склянки – две светлые и одну темную (что является минимальным количеством). Склянки заполняют водой, взятой из зарослей макрофитов. Одновременно заполняют водой три продукционные склянки (две светлые и одна темная) для определения продукции фитопланктона. Еще заполняют одну серию склянок для измерения в них начальной концентрации кислорода.

Продукционные склянки с макрофитами и фитопланктоном помещают в водоем, на глубину произрастания растений, то есть «in situ». Время экспозиции может колебаться от 0,5 до 2-4 ч (максимум 6 ч), так как более длительная экспозиция может привести к ингибирующему скляночному эффекту (Потапов, 1956; Астапович, 1967; Садчиков, 2003).

После экспозиции растение с помощью пинцета извлекают из продукционной склянки, высушивают до абсолютно-сухого веса и взвешивают. Если на растении имеется налет извести, его обрабатывают 3-5% раствором соляной кислоты. Продукцию рассчитывают на единицу массы макрофита.

В продукционных склянках (светлых и темных) измеряют концентрацию кислорода методом Винклера или электрохимическим

способом. Кроме того, измеряют концентрацию кислорода и в склянках с фитопланктоном, чтобы можно было отдельно определить продукцию макрофитов и микроводорослей; из величины концентрации O_2 в сосудах с макрофитами вычитают значения O_2 в сосудах с фитопланктоном.

Расчет продукции макрофитов проводят в два этапа.

1. Из значений концентрации кислорода в продукционных склянках с макрофитами (после экспозиции) вычитают концентрацию O_2 в продукционных склянках с фитопланктоном, чтобы получить только значения продукции макрофитов. После этого производят расчет продукции и деструкции собственно макрофитов.

2. Продукцию макрофитов в отличие от продукции фитопланктона выражают на единицу массы растения, так как в серию продукционных склянок помещают разные по массе макрофиты.

Расчет валовой (**Pg**) и чистой (**Pn**) продукции, а также деструкции (**D**) макрофитов проводятся по следующим формулам:

$$Pg = (Vc - Vt) / t W \quad (\text{мг } O_2 / \text{г ч});$$

$$Pn = (Vc - Vn) / t W \quad (\text{мг } O_2 / \text{г ч});$$

$$D = (Vn - Vt) / t W \quad (\text{мг } O_2 / \text{г ч});$$

где: **t** – время экспозиции (ч),

W – г/л; масса макрофита (г), приведенная к объему экспериментального сосуда с макрофитом (л),

Vc – конечная концентрация кислорода с макрофитом в светлой склянке (мг O_2 /л),

Vt – конечная концентрация кислорода с макрофитом в темной склянке (мг O_2 /л),

Vn – концентрация кислорода в склянке перед началом эксперимента (мг O_2 /л).

Из приведенных формул видно, что при определении продукции макрофитов (в отличие от фитопланктона) необходимо учитывать объем продукционной склянки и массу растения. Все расчеты, соответственно, ведутся с учетом этих показателей. Поэтому для эксперимента необходимо подбирать растения близкого веса и размера.

При определении продукции макрофитов скляночным методом необходимо обращать внимание на следующее.

При проведении работ используют склянки (сосуды) относительно большого объема с тем, чтобы в них могло уместиться целое растение (к примеру, мох, спирогира, ряска, элодея и др.). Исследователи используют для этой цели сосуды объемом от 1 до 34 л и более (Астапович, 1972; Садчиков, 1976; Хромов, Садчиков, 1976), с которыми не всегда удобно работать в полевых условиях.

Растения, находящиеся на разной стадии роста, продуцируют неодинаково (Садчиков, 1976). Это, соответственно, оказывает влияние на разброс результатов при использовании в эксперименте нескольких склянок.

При использовании крупных растений (к примеру, рдестов) не всегда удается поместить в сосуд все растение. Чаще всего от него отрезают верхушечную часть и экспонируют отдельно. Иногда в опытах используют и другие части растения. Однако необходимо иметь в виду, что интенсивность фотосинтеза отдельных частей растения различна; апикальная часть растения обладает более высокими продукционными показателями, чем нижние, что приводит к завышенным результатам первичной продукции.

Разрезанное на части растение чаще всего экспонируют на одной глубине, так как довольно трудно экспонировать пробы на глубинах от поверхности до 0,5-0,8 метра (то есть, экспонировать каждую часть одного растения на глубине ее нахождения).

В прибрежье вода мутная и большая часть солнечной радиации задерживается в верхних слоях водоема. Многие растения адаптированы к низкой освещенности, и даже короткая экспозиция их в поверхностном слое, может изменить скорость физиологических процессов.

Так, в 10-сантиметровом слое Рыбинского, Горьковского, Угличского, Цимлянского водохранилищ и озерах Ленинградской области поглощается до 56% проникающей солнечной радиации, а в 30-сантиметровом слое – 67-92% (Рутковская, 1961). Следовательно, отдельные части растения, расположенные на разных глубинах, находятся в различных световых условиях (Распопов, Белавская, 1973), из-за чего их продукционные характеристики сильно различаются.

Погруженные водные растения имеют воздушные полости, которые у разных видов составляют 1,5-7 см³/г (Hejny, 1960), у *Potamogeton pectinialis* - до 25% объема растения. При фотосинтезе в первую очередь происходит накопление кислорода в воздушных полостях растений, а затем медленная его диффузия в среду. В связи с этим концентрация кислорода в лакунах не всегда пропорциональна его концентрации в воде. Такая диспропорция сохраняется в течение нескольких часов. Так что воздушные полости выполняют роль своеобразных резервуаров; выделение кислорода при фотосинтезе и его потребление при дыхании осуществляются в первую очередь из этих полостей. Повреждение растения приводит к выделению в среду газов, в том числе и кислорода. Это иногда приводит к большим расхождениям результатов (Астапович, 1967, 1972). Кроме того, само повреждение отрицательно сказывается на усвоении питательных веществ

и процессе фотосинтеза (Астапович, 1972; Рубин, Логинова, 1963). Все это мешает корректному определению продукции растений.

Чтобы исключить (или, по крайней мере, уменьшить) описанные выше негативные явления, на произрастающее в водоеме растение надевают колбу или иную широкогорлую склянку, затягивая ее на растении мягкой резиной (Астапович, 1967, 1972). Колба крепится на специальном каркасе. Таким способом изучают продукцию физиологически нормального укорененного растения. Однако, и здесь возможны ошибки, так как верхушечная часть растения физиологически более активна, чем иные его части. Кроме того, она находится у поверхности водоема, в наиболее благоприятных световых условиях.

Чтобы в какой-то мере учесть изложенные выше методические сложности, специалисты рекомендуют использовать “пеналы” и “рукава” большого объема, которые позволяют экспонировать крупные растения (Садчиков, 1976; Хромов, Садчиков, 1976). В других случаях предлагают использовать пластиковые или полиэтиленовые цилиндры (светлые и темные), которыми накрывают целое растение или группу растений, вдавливая его края в грунт (Wetzel, 1964, 1965; Биочино, 1976). Проба для анализа отбирается через закрытое пробкой боковое отверстие специальным шприцом. У данного способа определения продукции имеются свои недостатки; возникает проблема, связанная с поглощением выделившегося при фотосинтезе кислорода донными организмами.

В заключении отметим некоторые рекомендации, на которые необходимо обращать внимание при изучении продукции погруженных растений кислородным методом.

Время экспозиции должно быть не более 4-6 часов. Это связано с тем, что при высокой скорости фотосинтеза часто происходит насыщение (или пересыщение) воды кислородом, в результате - появляются пузырьки газа. Это приводит к его потерям при определении растворенного в воде кислорода. Кроме того, на поверхности сосудов могут развиваться бактерии. На конечные результаты эксперимента могут также влиять обитающий на растениях перифитон. В связи с этим рекомендуется (Покровская, 1976) определять продукцию погруженных макрофитов по данным трех наблюдений, приуроченных к 8-9 часам утра, к 12-13 часам дня и к 17-18 часам вечера. За отмеченный восьмичасовой отрезок времени погруженные макрофиты, независимо от их видовой принадлежности, продуцируют около 70% суточной нормы органического вещества. Несмотря на большую трудоемкость, такие данные являются более представительными, чем результаты, полученные при длительном времени экспозиции.

При определении продукции водных растений используют, как правило, три сосуда (два светлых и один темный), хотя такого количества явно недостаточно. Даже и в этом случае довольно трудно подобрать растения одного и того же размера и веса с одинаковой физиологической активностью.

Радиоуглеродная модификация скляночного метода. Принцип определения первичной продукции радиоуглеродным методом основан на допущении, согласно которому внесенный в склянку меченый углерод (обычно в виде $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) включается в процесс фотосинтеза с той же скоростью, что и немеченый изотоп углерода ^{12}C . Зная радиоактивность внесенного в экспериментальные сосуды меченого углерода (**R**), радиоактивность меченых в процессе фотосинтеза растений (**r**), содержание в водоеме углекислоты во всех формах (**Cк**) можно рассчитать потребление минерального углерода за время экспозиции (**t**), то есть первичную продукцию (**P**), выраженную в единицах углерода:

$$P = (r \text{ Cк}) / R t \quad (\text{мг C/л ч})$$

Эта формула используется для определения продукции фитопланктона (Федоров, 1979; Садчиков, 2003).

В отличие от кислородной модификации скляночного метода, в котором мерой первичной продукции является, выделившийся при фотосинтезе, кислород, в радиоуглеродной модификации о продукции растений судят по количеству углекислоты, потребленной растением в процессе фотосинтеза. Количество ассимилированной углекислоты при этом рассчитывают по величине скорости потребления меченого минерального углерода ^{14}C и общему содержанию минерального углерода в воде.

При определении продукции радиоуглеродным методом очищенные от перифитона и отмытые от взвеси растения (так же, как и в кислородном методе) помещают в светлые и темные сосуды, добавляют определенное количество $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ и экспонируют их в водоеме.

Если известно общее содержание минерального углерода в воде (**Cк**), активность внесенной в склянку ^{14}C (**R**), количество ассимилированного растением меченого ^{14}C (**r**) в конце эксперимента, то можно рассчитать его продукцию (**P**) по формуле:

$$P = r \text{ Cк} / R t \quad (\text{мг C/г ч}),$$

где: **t** – время экспозиции (ч),

r - радиоактивность растения после экспозиции в пересчете на вес навески (мCu/г),

R - радиоактивность внесенного в склянку $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (мCu/л),

Cк –концентрация растворенных в воде карбонатов (мг C/л).

Как видно из приведенной формулы, в ней отсутствуют вес экспериментального растения и объем склянки (в отличие от формулы продукции, измеренной O_2 -методом). Это связано с тем, что расчет продукции предполагает знание величины радиоактивности целого растения (или же его части), которую пересчитывают на единицу массы. Количество внесенной в сосуд метки ($NaH^{14}CO_3$) пересчитывают на его объем.

Несмотря на кажущуюся простоту ^{14}C -метода, возможность его применения для массового определения продукции водных растений сильно ограничена техническими и методическими трудностями. Поэтому радиоуглеродный метод определения продукции находит применение в основном в экспериментальных исследованиях при попытках выявить потенциальные возможности вида, при изучении влияния биогенных веществ на развитие растений, влияния токсических веществ на продукционные процессы и т.д.

Несмотря на недостатки, методы определения продукции макрофитов по их биомассе в настоящее время считаются наиболее удачными, так как изоляция растения от среды обитания и окружающих его организмов не позволяет получать значения его истинной продукции в составе биоценоза.

ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАЗВИТИЕ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Интенсивность развития водных растений зависит от многих факторов, и в первую очередь – прозрачности и температуры воды, содержания в водоеме биогенных макро- и микроэлементов, газового состава вод, величины рН и др. В этой главе мы рассмотрим влияние некоторых из них на развитие и распределение растений в толще воды.

Прозрачность воды. Свет является необходимым условием существования всех фотосинтезирующих организмов, в том числе и прибрежно-водной растительности. Солнечные лучи, падающие на водную поверхность, частично отражаются от нее, другая часть, преломляясь, проникает вглубь. Количество отраженного света зависит от высоты солнца, то есть, от угла, под которым солнечные лучи падают на водную поверхность.

Когда солнце находится в зените (угол падения лучей 0^0) и солнечные лучи падают отвесно на водную поверхность, в воду проникает около 98%, а отражается только 2% всей радиации. При уменьшении угла падения до 30^0 отражается 25% радиации. Если солнце находится на горизонте, и лучи образуют почти прямой угол с нормалью к водной поверхности, они почти полностью отражаются от нее. Если водная

поверхность нарушается волнением, отражение падающей радиации возрастает (Давыдов, Дмитриева, Конкина, 1973). Во всех случаях световой день под водой значительно короче, чем на суше.

В водной среде световой поток подвергается ослаблению за счет избирательного поглощения и рассеивания световых лучей. Ослабление света происходит различно в коротковолновой и длинноволновой областях солнечного спектра. Длинноволновая радиация (инфракрасные, красные и оранжевые лучи) интенсивно поглощается в поверхностных слоях воды, а синие и фиолетовые лучи, рассеиваясь, проникают на значительную глубину (табл. 3).

Как видно из приведенных данных, даже в чистой не загрязненной примесями воде, красно-оранжевая область спектра поглощается почти полностью.

Основная часть проникающего в воду солнечного света поглощается молекулами воды, растворенными и взвешенными в ней веществами. Наибольшее препятствие к проникновению света в водную толщу оказывают растворенное органическое вещество, прежде всего водный гумус, минеральные частицы и планктонные организмы.

Таблица 3

**Интенсивность поглощения света разной длины волны в чистой воде
(в процентах)**

Длина волны (А°)	Цвет	Глубина	
		1 м	10 м
6200 – 7600	красный	36	98
5850 – 6200	оранжевый	23	92
5750 – 5850	желтый	7	68
5100 – 5500	зеленый	1,6	-
4500 – 4800	синий	0,5	25

Водоёмы, в которые поступают болотные воды, имеют коричневую окраску и низкую прозрачность (чаще всего не более 1 метра). Значительное влияние на распространение света оказывает поверхностный сток, который приносит в водоём различные взвешенные вещества, особенно при паводках. Прозрачность воды сильно снижается при развитии планктонных организмов, особенно при цветении водорослей.

Световые условия в водоёме меняются в течение суток и по сезону. Зимой ледовый покров и снег на нем сильно сказываются на световом режиме водоёмов. Однако при небольшом снежном покрове освещённость

подо льдом порой бывает достаточно для вегетации водной растительности, в том числе и фитопланктона.

В гидробиологических исследованиях прозрачность воды определяют пиранометром; определяют количество поступающей в толщу воды солнечной энергии (выражается в калориях на единицу поверхности за определенное время). При рутинных исследованиях – с помощью очень простого прибора диска Секки (назван по имени впервые использовавшего его в 1865 г. итальянца А.Секки); характеристикой прозрачности служит глубина, на которой становится невидимым белый диск диаметром 30 см.

В большинстве водоемов нашей страны прозрачность воды не превышает 2-4 м (по диску Секки) и только в некоторых из них – значительно больше. Так, в озере Байкал прозрачность достигает 40 м, в Иссык-Куль (Киргизия) – 20 м, в оз.Телецкое – 22, в оз.Севан (Армения) – 21 м, во многих Альпийских озерах - 16-20 м.

В озерах и водохранилищах с прозрачностью 1-2 м (по диску Секки) на глубину один метр проникает не более 5-10% солнечной радиации, глубже 2 м - от нее остаются только десятые доли процента. В некоторых водоемах, в частности, Рыбинском водохранилище, около 80% солнечной радиации поглощается в 10 сантиметровом слое, а на глубине 70 см – все 100% (Рутковская, 1961). Максимальное проникновение света в воду наблюдается в период между 10 и 14 часами.

Прибрежно-водные растения сами оказывают влияние на световой режим литоральной зоны водоемов. Массовое развитие растений с плавающими листьями (нимфейные) и плавающие на поверхности воды ряски сильно затеняет воду. Ухудшение световых условий отмечается и в зарослях прибрежных растений (тростника, рогоза и др.), особенно в период активного их роста.

Как бы то ни было, в прибрежье солнечного света бывает вполне достаточно для роста растений. Даже подо льдом освещенность достаточно для вегетации водных растений; в зимнее время фотосинтез составляет 10-20% от летних значений (Бондарева и др., 1973).

В связи с жесткими световыми условиями водные растения обитают на небольших глубинах, в пределах нескольких метров. Однако при большой прозрачности водоема они проникают значительно глубже, до 8-11 м (Кокин, 1982).

Большинство погруженных растений относится к тенелюбивой флоре, максимально использующей сравнительно небольшое количество света. Опыты показали, что компенсационная точка находится в среднем на глубине между 2-3 метрами, а оптимум фотосинтеза – между 1-2 м.

В зависимости от интенсивности фотосинтеза погруженных растений толщу воды в прибрежье делят (Кокин, 1982) на три слоя:

- верхний (зона угнетения фотосинтеза у поверхности),
- средний (зона оптимального фотосинтеза),
- глубокий (зона светового лимитирования фотосинтеза).

Температура водоемов. Термический режим водоемов определяется их географическим положением, глубиной, особенностями циркуляции водных масс и многими другими факторами. В первую очередь, температура воды зависит от количества солнечной радиации, в связи с чем носит зональный характер. Как правило, с продвижением из низких широт в высокие, водоемы становятся более холодными и менее термостабильными, особенно в поверхностных слоях (Константинов, 1979).

В зависимости от температурного режима водоемы делят на четыре типа (Березина, 1973):

1. Тропические водоемы, для которых наиболее характерна постоянно высокая температура при незначительных сезонных колебаниях. Разница между температурой поверхностных и глубинных вод невелика;

2. Водоемы умеренных областей, которые характеризуются резкими сезонными колебаниями температуры. Разница между температурой поверхностных и придонных вод значительна, особенно в глубоких водоемах;

3. Полярные и высокогорные водоемы, которые характеризуются низкими температурами воды в течение всего года;

4. Горячие источники и водоемы, широко распространенные в вулканических областях.

Тропические и полярные водоемы характеризуются относительно стабильными температурами, хотя в одном случае – высокой (до 28-35⁰С), а в другом – низкой (в пределах 4⁰С). К водоемам второго типа относятся большинство водоемов нашей страны.

Поверхностный слой воды летом всегда более теплый, чем глубинный, зимой – наоборот. Переход от более к менее нагретым слоям часто происходит не постепенно, а скачкообразно, и между ними образуется слой так называемого температурного скачка, или **термоклин**. Расслоение воды на теплые и холодные называется **температурной стратификацией**. Различают прямую стратификацию, когда более нагретые слои лежат ближе к поверхности (летом), и обратную стратификацию, когда с продвижением в глубь температура немного повышается (зимой).

В зависимости от температурного расслоения водные массы делят на **эпилимнион** (слой воды, находящийся выше температурного скачка), **металимнион** (слой самого скачка) и **гиполимнион** (слой воды, находящийся под металимнионом).

Осенью поверхностный слой воды охлаждается (соответственно повышается ее плотность) и в результате вертикальной циркуляции водных масс происходит их перемешивание; температурные градиенты выравниваются. Такое состояние называется **гомотермией**. Продолжающееся похолодание приводит к понижению температуры верхних слоев воды, в результате - образуется лед.

Весной с таянием льда происходит повышение температуры верхних слоев воды. Это приводит к весенней циркуляции водных масс и очередному выравниванию температуры (весенняя гомотермия). С дальнейшим повышением температуры начинается летний прогрев поверхностных слоев воды.

Интенсивные волновые процессы и течения сравнительно быстро выравнивают температуру в верхних слоях водоема; термоклин при этом быстро размывается. Летнее перемешивание вод чаще всего не затрагивает температуру нижних холодных слоев водоема. К такому типу относятся почти все водоемы нашей страны.

Существует иная терминология, в основе которой лежит циркуляция вод (Хатчинсон, 1969):

1. Озера, в которых циркуляция вод осуществляется дважды в год – **димиктические**;
2. Тропические озера, в которых циркуляция происходит один раз в год, зимой при температуре выше 4° , - **теплые мономиктические**;
3. Полярные озера с летней циркуляцией при температуре ниже 4° - **холодные мономиктические**;
4. Озера, круглогодично покрытые льдом (в Антарктиде) – **амиктические**.

Температура воды оказывает большое влияние на интенсивность фотосинтеза и распространение растений в толще воды. Оптимальными для развития прибрежно-водной растительности являются теплые и умеренные воды. В теплых водах (тропики, субтропики) вегетация водных растений продолжается практически круглый год. В умеренных широтах с резкими годовыми колебаниями температуры воды вегетация растений начинается сразу же после освобождения водоема ото льда. Однако рост растений из-за низких температур воды происходит достаточно медленно. Фенологический сезон развития растений во многом зависит от температурных условий.

У прибрежно-водных растений в осенний период после созревания плодов наблюдается отток питательных веществ из надземных органов в корневища, где они запасаются, обеспечивая начало вегетации следующего года.

С понижением температуры вегетация растений прекращается, а с наступлением холодов происходит их отмирание. Однако такие растения, как элодея, мхи, уруть, ситняг, полушник продолжают вегетировать и подо льдом.

Осенью часть видов (рдесты, уруть) опускаются на дно. Некоторые растения меняют свои морфологические особенности. Так, роголистник в летний период имеет тонкие и удлиненные листья, тогда как зимой они становятся грубее и короче.

Многие растения (уруть, лягушатник, гидрилла, пузырчатка, рдесты и др.) образуют приспособления - зимующие почки (синонимы – турионы, геммы, гибернакулы), которые помогают им приспособливаться к неблагоприятным условиям среды. Они представляют собой укороченные побеги с сильно скрученными листьями. Зимующие почки отделяются от материнского растения и опускаются на дно. Весной они дают начало новым растениям. У тропических видов таких образований нет.

Некоторые растения в зависимости от температурных условий имеют разный тип размножения. Так, телорез в северной части ареала распространения размножается только вегетативно, а в южной – вегетативно и половым путем. Это связано с тем, что мужские особи, как более чувствительные к температуре, выше широты 55⁰ не произрастают; женские особи выдерживают более низкую температуру, и обитают между 55⁰ и 68⁰ северной широты. Несомненно, вегетативный тип размножения в этом случае связан с отсутствием в северных широтах полового партнера.

Повышение температуры воды в водоемах-охладителях тепловых электростанций оказывает влияние на развитие в них прибрежно-водных растений. Происходит увеличение биомассы водных растений, удлиняется срок их вегетации, появляются теплолюбивые виды. Так, на ряде водоемов-охладителей отмечено появление *Vallisneria spiralis*, которая ранее там не встречалась (Шкорбатов и др., 1976; Ваулин, Зубарева, 1979).

ОСНОВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Азот является наиболее важным элементом питания растений. От его количества зависит продуктивность растений, как на суше, так и в водоемах. В процессе круговорота азота в природе он переходит из одной формы в другую.

Газообразный азот, в огромном количестве находящийся в воздухе, растениям недоступен, а из большого разнообразия соединений азота, встречающихся в среде, они могут использовать для питания в основном минеральные формы этого элемента. Поэтому превращения соединений азота в среде требуют детального рассмотрения.

В природе азот встречается в восстановленной форме в виде аммиака и аминных групп в органическом веществе, в молекулярной форме и в целом ряде окислов - от закиси азота до нитратов. В процессе круговорота азота в природе он переходит из одной формы в другую. В этих процессах принимают участие различные группы микроорганизмов. Они способны осуществлять не только окислительные реакции, но и восстановительные (Горленко, Дубинина, Кузнецов, 1977).

Содержание отдельных форм азота в водоемах сильно меняется в течение года и зависит не только от потребления его организмами и минерализации органического вещества, но и поступления извне (Кузнецов, 1970). В природных водоемах содержание азота следующее: аммиак - обычно не превышает 0,1 мг/л, нитриты - 0,001-0,01 мг/л, нитраты - 0,01-0,5 мг/л. Летом концентрация нитратов составляет сотые доли миллиграмма в одном литре воды, а осенью и зимой поднимается до нескольких десятых долей мг/л, что объясняется разложением отмерших организмов и небольшим их потреблением растениями. При поступлении в водоемы бытовых загрязняющих веществ количество различных форм азота резко повышается - до 100 мг/л.

Для оценки качества воды необходимо знать концентрацию трех соединений азота - аммиака, нитритов и нитратов. Формы азота не только индикатор, позволяющий судить о загрязнении вод и степени их минерализации, но и токсичности. Высокие концентрации этих соединений отрицательно воздействуют на организм животных и человека.

Микробиологические процессы, связанные с круговоротом азота в водоеме, можно разбить на три основные группы (Горленко, Дубинина, Кузнецов, 1977):

1. Процессы фиксации свободного азота, ведущие к обогащению водоема связанным азотом;
2. Процессы, связанные с превращением одних форм азота в другие;
3. Процессы, ведущие к обеднению водоема связанным азотом.

Фиксацию атмосферного азота осуществляют свободноживущие микроорганизмы в аэробных и анаэробных условиях. Фиксировать свободный азот в большей или меньшей степени могут микроорганизмы, обладающие набором ферментов гидрогеназ, и способностью к фотосинтезу или хемосинтезу.

Атмосферный азот фиксируется бактериями *Azotobacter*, *Clostridium*, *Rhizobium*, синезелеными водорослями (= цианобактериями) и другими микроорганизмами. Фиксированный азот в дальнейшем используется растениями, (превращаясь в растительный белок); животные, поедая растения, преобразуют его в животный белок и т.д. (Мишустин, Емцев, 1987).

Многие синезеленые водоросли способны фиксировать свободный азот. К группе азотфиксаторов относятся одноклеточные и нитчатые водоросли из

семейства *Nostocaceae*, многие виды родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Calothrix*, *Scytonema*, *Gloeotrichia*, *Trichodesmium*, *Microcystis*, *Lyngbya*, *Plectonema*, *Gloeocapsa* и др. Фиксация свободного азота синезелеными водорослями осуществляется на свету.

Синезеленые водоросли в водоемах представлены очень широко; они ведут планктонный и бентосный образ жизни, входят в состав перифитона, поэтому фиксация азота из воздуха ими может достигать в природных водоемах значительных величин (Горленко, Дубинина, Кузнецов, 1977).

Водная растительность представляет собой поверхность, на которой осуществляется рост микроорганизмов-азотфиксаторов. Так, *Azotobacter* и *Clostridium* были обнаружены в слизи на поверхности стеблей и листьев стрелолиста, рдестов, рогоза, тростника, которые часто доминируют по массе в водоемах. Специалисты высказывают мысль о симбиозе азотобактера с водной растительностью, считая, что растения выделяют в среду метаболиты, которые стимулируют рост азотфиксаторов.

Еще одним местом обитания азотфиксирующих бактерий являются грунты. Количество микроорганизмов в них во многом зависит от трофности водоема. Чем выше трофность, тем больше в илах органического вещества, а это положительно сказывается на численности бактерий-азотфиксаторов.

Синезеленые водоросли могут быть фиксаторами азота в симбиозе с высшими растениями. У водного папоротника *Azolla*, растущего на поверхности стоячих водоемов, цианобактерии (*Anabaena azollae*) находятся в полостях листьев. Накопление азота в результате симбиоза *Anabaena* и *Azolla* составляет около 300 кг/га в год. Азолла растет на поверхности затопленных рисовых полей и может при надлежащей агротехнике полностью удовлетворить потребность риса в азоте.

Сходный симбиоз наблюдается между печеночниками (*Blasia pusilla*, *Anthoceros punctatus*, *Peltigera*) и цианобактерией *Nostoc* (Г.Шлегель, 1987).

При отмирании растительных и животных организмов и их метаболитов (в результате разложения белков) в водоемах накапливается аммиак (NH_3) и другие соединения. Этот процесс называется **аммонификацией**. Белки разлагаются аэробными и анаэробными гетеротрофными аммонифицирующими бактериями (в основном *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Clostridium*), актиномицетами, грибами. Особенно активны в этом процессе представители семейства *Pseudomonadaceae* рода *Pseudomonas*, семейства *Bacillaceae* родов *Bacillus* и *Clostridium*, семейства *Enterobacteriaceae* рода *Proteus*.

При аэробном распаде белка основными конечными продуктами этого процесса являются CO_2 , аммиак, сульфаты и вода.

В анаэробных условиях при распаде белка образуется аммиак, амины, CO_2 , органические кислоты, меркаптаны, индол, скатол и сероводород.

Некоторые из этих соединений имеют неприятный запах. Таким образом, при анаэробном разрушении белка могут образовываться токсичные соединения, которые нередко вызывают угнетение развития растений.

Аммиак в дальнейшем подвергается окислению нитрифицирующими бактериями и превращается в соединения азотной кислоты (нитриты и нитраты). Этот процесс называется **нитрификацией**.

Процесс нитрификации осуществляется двумя группами бактерий. Бактерии рода *Nitrosomonas* способны окислять аммиак до нитритов, а бактерии рода *Nitrobacter* окисляет нитриты до нитратов. Энергия, выделяющаяся при окислении аммиака и нитритов, используется бактериями для ассимиляции углекислого газа и других процессов жизнедеятельности.

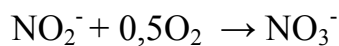
Процесс нитрификации в аэробных условиях осуществляется двумя группами бактерий и протекает в двух фазах.

Первый этап нитрификации сводится к окислению аммиака до нитритов:



В этом процессе принимают участие бактерии, относящиеся к пяти родам: *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrospira*, *Nitrosolobus*, *Nitrosovibrio*.

Вторую фазу нитрификации осуществляют представители родов *Nitrobacter*, *Nitrospira*, *Nitrosococcus*, которые окисляют нитриты до нитратов:



Специалисты отмечают способность осуществлять нитрификацию некоторыми гетеротрофными микроорганизмами из родов *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Nocardia* и некоторыми грибами из родов *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium*.

Гетеротрофная нитрификация может приобретать главенствующее положение при высоких концентрациях органического вещества в щелочной среде, так как нитрифицирующие бактерии развиваются в основном при pH 6-8,6 (оптимум pH 7,5-8).

Следующий этап трансформации соединений азота – это **денитрификация**, при которой нитраты восстанавливаются бактериями (главным образом *Pseudomonas* и *Paracoccus*) в газообразный азот. Денитрификация приводит к потерям ценных для растений соединений.

В процессе денитрификации нитраты используются микроорганизмами в качестве окислителя органических веществ вместо молекулярного кислорода, что обеспечивает их необходимой энергией. Эти энергетические процессы называются нитратным дыханием.

Денитрифицирующие бактерии используют нитраты в качестве акцептора водорода для окисления органических веществ в присутствии O_2 . Денитрификаторы растут аэробно без нитратов или анаэробно в их присутствии.

Способностью денитрификации обладают только специфические факультативно-анаэробные бактерии, главным образом *Pseudomonas* и *Paracoccus*.

В зависимости от вида микроорганизма, осуществляющего денитрификацию нитратов, конечными продуктами этих процессов могут быть N_2 , N_2O и NO .

Этот процесс осуществляется в следующем виде:



Высшие водные растения лучше всего потребляют азот в виде нитратов, однако с тем же успехом утилизируют и другие его формы. Интенсивность потребления последних во многом зависит от концентрации в среде нитратов. В то же время некоторые виды растений (в частности, тростник) значительно лучше растут на аммиачном азоте, чем на нитратной среде. Некоторые растения способны утилизировать и аминокислоты. Так, добавление в среду аминокислот увеличивает биомассу тростника на 25-40%. Хотя аминокислоты усваиваются растениями незначительно, однако они оказывают большое влияние на интенсивность фотосинтеза. При недостатке азота в толще воды многие растения способны извлекать его своими корнями из донных отложений (Кокин, 1982).

Фосфор относится к числу наиболее дефицитных элементов, определяющих развитие растений. По значимости он занимает второе место после азота. Основное физиологическое значение этого элемента состоит в том, что он входит в состав макроэнергетических соединений, участвующих в запасании и расходовании энергии в процессе клеточного обмена.

Фосфор в природных водоемах встречается в основном в трех формах:

- растворенный фосфатный;
- растворенный органический;
- нерастворенный органический (во взвешенных частицах).

Кроме того, он входит в состав первичных минералов и встречается в форме фосфатов кальция, фосфатов или оксифосфатов железа.

Среднее содержание фосфора в пресных озерах и реках составляет 30-70 мкг/л (хотя чаще всего бывает значительно ниже), причем большая его часть находится в виде органических соединений. Максимум фосфатов наблюдается зимой. По мере развития фотосинтезирующих организмов концентрация фосфора в толще воды постепенно понижается, достигая во второй половине лета минимальных значений. При цветении водорослей его количество в эпилимнионе может понижаться до нулевых значений. Отмершие планктонные организмы, их фекалии, опад водных растений, различная ветошь выносит соединения фосфора на дно или в нижние слои водоема. Стратификация вод способствует обеднению эпилимниона (где интенсивно осуществляется

фотосинтез растений) фосфором и наоборот, приводит к увеличению его концентрации в придонных слоях и на дне.

Гидробионты оказывают большое влияние на седиментацию фосфора и его извлечение из грунта. Особую роль в процессах седиментации играют планктонные фильтраторы (ракообразные, коловратки). Они являются основными потребителями сестона (планктонных водорослей, бактерий и детрита) в пресных водоемах. Их фекалии оседают с относительно большой скоростью, «пробивают» термоклин и довольно быстро оказываются на дне. Планктонные водоросли минерализуются в основном в эпи-и металимнионе.

Извлечение фосфора из грунта – прерогатива высших водных растений. Они своей корневой системой способны извлекать фосфор с глубины до 1 метра и более.

Осенью и весной во время перемешивания вод толща водоема обогащается соединениями фосфора. Кроме того, в открытую часть водоема фосфор поступает из литорали при разложении прибрежных растений.

Фосфор потребляется водной растительностью в виде фосфатов. В ионной форме фосфор находится главным образом в виде H_2PO_4^- , в меньшей степени – PO_4^{2-} , и еще в меньшем количестве присутствуют ионы HPO_4^{3-} . Содержание тех или иных производных форм фосфорной кислоты в природных водах зависит от величины рН.

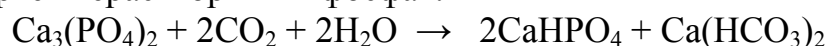
Органические соединения фосфора разлагаются бактериями родов *Pseudomonas*, *Bacillus*, грибами из родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Trichthecium*, некоторыми актиномицетами, дрожжами и другими микроорганизмами.

Ряд неорганических форм фосфора представлены нерастворимыми фосфатами кальция, которые либо недоступны, либо слабо доступны растениям.

Однако многие микроорганизмы могут переводить нерастворимые соединения фосфорной кислоты в растворимую форму. К ним относятся представители бактерий, актиномицетов, грибов и других групп микроорганизмов.

Растворение фосфатов происходит при появлении в среде достаточного количества углекислого газа или различных кислот.

Появившийся в процессе дыхания или разрушения органического вещества углекислый газ (CO_2) переходит в угольную кислоту, которая достаточно быстро растворяет нерастворимый фосфат:



Мобилизация нерастворимых соединений фосфора происходит также благодаря образованию микроорганизмами органических кислот при неполном окислении углеводов или их брожении.

В некоторых случаях растворению фосфатов способствует азотная кислота, образуемая нитрифицирующими бактериями.

В анаэробных условиях при наличии свободного сероводорода фосфор переходит из иловых отложений в водную среду. Таким образом, соединения фосфора не захороняются в донных отложениях, а активно участвуют в круговороте веществ.

Все эти процессы повышают доступность фосфора для растений, и в первую очередь – прибрежных, так как перечисленные выше процессы наиболее интенсивно протекают в литорали.

В настоящее время в водоемы с сельскохозяйственных угодий поступает значительное количество фосфора. Это довольно часто приводит к их эвтрофированию.

Для прибрежно-водных растений азот и фосфор не являются лимитирующими элементами (в отличие от фитопланктона, обитающего в открытой части водоема). Растения потребляют эти элементы из водной среды и донных отложений. Кроме того, существенное их количество поступает в водоемы с различными стоками и паводками.

АКТИВНАЯ РЕАКЦИЯ СРЕДЫ (рН)

В природных водоемах часть молекул воды (а также и других веществ) находится в состоянии диссоциации, то есть, расщеплены на положительно (катионы) и отрицательно (анионы) заряженные ионы. Так, молекула воды диссоциирует на ион водорода (H^+) и ион гидроксила (OH^-):



Скорости диссоциации и образования молекул воды равны, поэтому произведение концентрации ионов водорода и гидроксила в воде является постоянной величиной – константой равновесия воды, которая равна 10^{-14} моль² кг⁻². В чистой воде концентрация H^+ и OH^- равны, поэтому концентрация каждого иона равна 10^{-7} моль кг⁻¹.

Если в растворе больше ионов водорода, чем ионов гидроксила, то этот раствор кислый; при избытке ионов гидроксила раствор становится щелочным. Таким образом, концентрация каждого из ионов – водорода и гидроксила – является мерой кислотности или щелочности раствора.

Концентрация водородных ионов или активная реакция среды, выражается показателем рН. Он используется для характеристики кислотности и щелочности раствора.

Концентрацию этих ионов в связи с малой величиной принято обозначать в виде их логарифмов, взятых с обратным знаком. Если раствор нейтральный, то концентрация ионов водорода равна 10^{-7} моль кг⁻¹ и $pH = -\lg 10^{-7}$ моль кг⁻¹ = 7. В щелочной среде $pH > 7$, в кислой - < 7 .

В природных водоемах активная реакция среды редко бывает нейтральной и подвержена значительным колебаниям. Это связано с тем, что в

среде находятся и другие вещества, способные распадаться на ионы, нарушающие равновесие между ионами H^+ и OH^- . Таким образом, активная реакция характеризует состояние веществ в растворе.

Все пресноводные бассейны можно объединить в две основные группы: воды нейтрально-щелочные с $pH > 6$ и воды торфяные с $pH < 5$ (Зернов, 1949). В природе встречаются и отклонения от этих двух групп. В период массового развития фитопланктона и в зарослях высшей водной растительности активная реакция среды смещается в щелочную сторону с $pH = 7,8-8,8$ и даже $9,5-10,5$. В сфагновых озерах и болотах, богатых гуминовыми веществами, $pH = 4,0-4,5$ или $3,4-3,8$.

В природных водоемах величина pH зависит от многих физико-химических и биологических факторов. Из физико-химических факторов наибольшее значение имеет наличие в среде углекислоты и углекислых солей – карбонатов и бикарбонатов. Эти вещества в основном регулируют pH среды, как в морских, так и пресных водоемах.

При растворении CO_2 в воде происходит образование угольной кислоты, которая диссоциирует с образованием ионов H^+ и HCO_3^- и способствует, таким образом, подкислению воды. Углекислые соли находятся в водоемах в виде карбонатов и бикарбонатов. В растворах эти соли диссоциируют с образованием гидроксильных ионов, в результате чего происходит подщелачивание воды.

На изменение величины pH большое влияние оказывают происходящие в водоемах биологические процессы. Дыхание гидробионтов, разложение органического вещества, сопровождающиеся выделением CO_2 , способствуют повышению кислотности воды. Потребление CO_2 растениями при фотосинтезе, наоборот, подщелачивает среду. Летом при интенсивном развитии фитопланктона и прибрежных водных растений, в поверхностных слоях воды происходит повышение значений pH до 9-10.

Сильное подщелачивание воды во время развития растений связано не только с тем, что они потребляют свободную углекислоты, но и тем, что в этот период в воде накапливаются карбонаты: растения отщепляют углекислоту от бикарбонатов, переводя их тем самым в карбонаты.

В морских водоемах активная реакция среды слабощелочная. Она практически постоянна и колеблется лишь в пределах от 8,0 до 8,3. Это связано с сильной забуференностью среды и относительно слабым развитием фитопланктона.

В пресных водоемах активная реакция среды испытывает сезонные колебания. Зимой в результате замедления жизнедеятельности организмов pH составляет 7,0-7,5, летом она возрастает, а в периоды цветения водорослей и активной вегетации водных растений достигает 9-10.

Наблюдаются и суточные изменения величины рН, в основном летом, что связано с высокой активностью биологических процессов в дневное время.

Изменяется значение рН и с глубиной: в придонных слоях, где отсутствует фотосинтез, наблюдается повышение кислотности воды (Березина, 1973).

В водоемах кислого типа рН среды более постоянен, и меньше зависит от жизнедеятельности организмов, так как их население очень бедно. Подкисление болотных вод связано также с деятельностью мха сфагнума, способного избирательно адсорбировать различные катионы солей, замещая их водородными ионами. За счет этого рН повышается до 4; когда наступает ионное равновесие процесс обмена приостанавливается (Кокин, 1982).

Активная реакция среды оказывает влияние на жизнедеятельность водных организмов. Это влияние может быть как прямым, так и косвенным.

Косвенное влияние проявляется через изменение содержания в воде различных соединений макро- и микроэлементов, растворимость которых (а, соответственно, и доступность для водных организмов) во многом зависит от величины рН. Так, многие водоросли не могут существовать при слишком высоких значениях рН из-за низкой растворимости многих микроэлементов.

Непосредственное влияние рН среды на организм сводится к воздействию водородных и гидроксильных ионов на проницаемость клеточных мембран, а, соответственно, и на их метаболизм.

Активная реакция среды определяет наличие в среде биогенных элементов и степень их доступности для прибрежно-водной растительности и фитопланктона. Это связано с тем, что многие элементы в щелочной среде переходят в нерастворимую форму, тогда как в кислой среде растворимость их, а, соответственно, и доступность для растений повышается.

Активная реакция среды имеет большое экологическое значение. Изменение рН среды влияет на выживаемость организмов, интенсивность питания, рост, уровень газообмена и другие жизненные процессы.

Величина рН оказывает влияние и на водную растительность, в первую очередь погруженную. Наиболее благоприятные условия для развития прибрежно-водных растений - это слабощелочные воды; в кислых водоемах они растут значительно хуже.

Погруженная водная растительность в большей степени зависит от величины рН, состава и концентрации газов, химического состава илов, чем растения с плавающими и надводными листьями.

ГАЗОВЫЙ РЕЖИМ ВОДОЕМОВ

Наибольший интерес в газовом режиме водоемов представляет концентрация кислорода (O_2), свободной углекислоты (CO_2), сероводорода (H_2S) и метана (CH_4).

Газовый режим морей и пресных водоемов тесно связан с термическими и биологическими процессами, активной реакции среды (рН) и др. Распределение газов по глубине иногда приобретает довольно сложный характер, объясняемый индивидуальными особенностями водоемов и интенсивностью биологических процессов (Давыдов, Дмитриева, Конкина, 1973).

Кислород – один из основных факторов, обеспечивающих наличие жизни в водоемах. Обогащение воды кислородом в основном происходит за счет его **инвазии** (вторжения) из атмосферы и выделения фотосинтезирующими организмами. Убыль O_2 происходит в результате его **эвазии** (выхода) из воды в атмосферу и потребления при дыхании животных и растений (Константинов, 1979).

Коэффициент адсорбции O_2 водой при $0^\circ C$ равен 0,04898. Следовательно, при нормальном содержании этого газа в атмосфере (210 мл/л) в 1 л воды окажется растворенным $210 \text{ мл} \times 0,04898 = 10,29 \text{ мл}$ кислорода. На содержание кислорода в воде большое влияние оказывает ветровое волнение и течения. Роль диффузии O_2 из атмосферы в спокойной воде имеет весьма малое значение.

Кислород отличается умеренной растворимостью в воде, которая зависит от ряда факторов, прежде всего от температуры и солености. С повышением температуры и солености коэффициент адсорбции уменьшается и величина содержания O_2 в воде снижается (Табл. 4).

Кислородный режим водоемов зависит от многих факторов. Учитывая, что инвазия O_2 из атмосферы происходит только через поверхность воды, а зона фотосинтеза располагается в верхнем слое, последний, как правило, более насыщен кислородом, чем нижележащая толща. В процессе фотосинтеза растения выделяют огромное количество кислорода. В отдельные периоды сезона его содержание в воде оказывается в 3-4 раза большим, чем при тех же условиях O_2 мог бы раствориться из атмосферы.

Абсолютный показатель содержания кислорода в водоеме еще не показывает полностью, много или мало его в воде при данных условиях. Поэтому очень часто используют иной показатель - относительное содержание O_2 в воде (в процентах насыщения воды кислородом по отношению к нормальной величине его растворимости при данной температуре и давлении):

$$O_2 = a \frac{100}{760} / N P \quad (\%)$$

где: **a** – количество кислорода в воде,

N - нормальное количество кислорода при данной температуре и давлении 760 мм рт. ст.,

P – атмосферное давление.

Пересыщение воды кислородом особенно бывает значительным при цветении фитопланктона. В морских водоемах максимальное содержание кислорода в поверхностных слоях не превышает 110-120% полного насыщения. Зона фотосинтеза находится в верхнем слое (до глубины 20-50 м), который, как правило, более насыщен кислородом, чем остальная толща воды. В пресных водоемах концентрация водорослей выше, а фотосинтез осуществляется более интенсивно; концентрация O_2 нередко достигает 300% и более от полного насыщения воды кислородом.

Таблица 4.

Растворимость атмосферного кислорода в воде в зависимости от температуры и солености (мл/л)

Температура, °C	Соленость, %				
	0	1	2	3	4
0	10,29	9,65	9,01	8,36	7,71
10	8,02	7,56	7,10	6,63	6,17
20	6,57	6,22	5,88	5,53	5,18
30	5,57	5,27	4,96	4,65	4,35

Снижение концентрации кислорода в воде осуществляется в результате его выхода из воды в атмосферу из пересыщенной воды кислородом. Особенно интенсивно это осуществляется при повышении температуры. Значительное количество кислорода тратится организмами при дыхании. Особенно велико потребление O_2 бактериями – до 90% от всего количества, потребляемого другими организмами. Кроме того, часть кислорода расходуется на окисление минеральных и органических соединений.

Поступление кислорода в водоем (из атмосферы и фотосинтеза растений) ограничивается только верхним его слоем. Потребление кислорода на дыхание и окислительные процессы проходит во всей толще, в том числе и на дне. Поэтому в водоемах с интенсивными деструкционными процессами дефицит кислорода бывает весьма значительным.

В больших и глубоких водоемах (в основном олиготрофного типа) с относительно низкими температурами воды в течение большей части года и малым содержанием биогенных элементов кислородный режим связан с температурой и условиями перемешивания водных масс. Содержание кислорода в этих водоемах повышенное и близкое к полному насыщению.

Максимальная концентрация кислорода (мг O_2 /л) в этих водоемах наблюдается в предледоставный период, что соответствует хорошей его

растворимости при низкой температуре. В период весенней и осенней гомотермии кислород распределяется равномерно во всей толще. Летом кислородный максимум может несколько смещаться вглубь толщи воды (за счет фотосинтетических процессов микроводорослей).

В мелких, хорошо прогреваемых озерах эвтрофного типа, с обилием водной растительности (прибрежной и фитопланктона), животных и богатых органическим веществом, режим газов определяется в основном биологическими процессами, протекающими в толще воды и в илах.

Летом в распределении O_2 наблюдается отчетливо выраженная стратификация, аналогичная температурной. Верхние слои водоема сильно насыщены кислородом; с увеличением глубины концентрация его резко падает. В неглубоких водоемах биологические процессы в придонных слоях и илах бывают настолько интенсивными, что образуют дефицит кислорода.

В металимнионе также возможен дефицит кислорода. Это связано с интенсивными биологическими процессами в этом слое за счет концентрирования здесь легкоокисляемого органического вещества, поступающего из эпилимниона. Перепад температур в слое температурного скачка способствует задерживанию на границе холодного слоя отмерших планктонных организмов.

Зимой, при ледоставе, приток O_2 становится ничтожным. К концу зимы содержание его уменьшается как в эпилимнионе, так и в более глубоких слоях водоема. В гиполимнионе интенсивное потребление кислорода приводит к заморам, в результате чего гибнут многие животные, в том числе и рыба.

В эвтрофных водоемах максимальное количество кислорода наблюдается во время весенней и осенней циркуляций. В теплое время года в течение длительного периода устойчивой стратификации запасы O_2 в гиполимнионе могут быть полностью исчерпаны уже к середине лета. Если в это время под влиянием ветра происходит перемешивание поверхностных и глубинных вод, то в эпилимнионе на какой-то момент концентрация O_2 может резко снизиться, что иногда приводит к заморам и в верхнем слое водоема.

Все озера можно разделить на **голомиктические**, где перемешивание воды в течение всего летнего сезона идет до дна, **димиктические** и **меромиктические**, где летом устанавливается температурная стратификация (Горленко, Дубинина, Кузнецов, 1977).

В таких озерах аэробная зона в зависимости от трофности водоема начинает более или менее быстро сокращаться в своем объеме; в придонных слоях, а иногда и во всей зоне гиполимнионе создается анаэробная обстановка.

Так, в олиготрофных водоемах аэробная зона сохраняется круглый год во всей водной массе, в мезотрофных – в придонных слоях кислород исчезает в конце лета и зимы, а пополняется в периоды весенней циркуляции. В

эвтрофных озерах в зависимости от степени трофии кислород может исчезать в течение 2-3 недель после весенней и осенней циркуляций.

В водной среде значительная часть животных и бактерий населяет глубины, где света для существования фотосинтезирующих растений недостаточно и, следовательно, дышать им приходится за счет O_2 , поступающего извне (атмосферы и верхних слоев воды, где происходит фотосинтез растений). Из-за этого организмам часто приходится испытывать острый дефицит кислорода. В связи с этим, для водных организмов кислород является важнейшим фактором существования.

По отношению к кислороду водные организмы делятся на **эври-и стеноксидные** формы (**эври-и стеноксибионты**), способные соответственно жить в пределах широких и узких колебаний концентрации O_2 .

К эврибионтам относятся рачки *Cyclops strenuus*, многие рачки рода *Daphnia*, черви *Tubifex tubifex*, моллюски *Viviparus viviparus* и ряд других организмов, живущих в условиях почти полного отсутствия или высокого содержания O_2 . Все они являются обитателями зарослей прибрежно-водной растительности.

Водные растения в меньшей степени зависят от наличия кислорода, чем животные, так как сами являются его продуцентами. Однако, в некоторых водоемах при повышении температуры воды и разложении отмерших организмов наблюдается дефицит кислорода, что сказывается на жизнедеятельности, как животных, так и погруженных растений; на последних, в основном - опосредованно. Отсутствие кислорода приводит к изменению окислительно-восстановительного потенциала среды, концентрации водородных ионов, появлению сероводорода и метана. Все это неблагоприятно сказывается на физиологических процессах водных растений.

Углекислота. Обогащение природных вод углекислым газом происходит за счет его диффузии из атмосферы, в результате дыхания водных организмов, геохимических процессов (разрушения осадочных пород), поступления из различных соединений, в первую очередь - угольной кислоты.

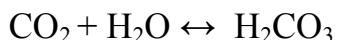
Снижение концентрации углекислого газа в воде происходит в результате его потребления фотосинтезирующими организмами и связывания в соли угольной кислоты.

В водоемах концентрация CO_2 невелика. Так, при $0^{\circ}C$ в 1 л чистой воды может раствориться 0,5 мл CO_2 . С повышением температуры и солености растворимость CO_2 в воде снижается. Однако в природных условиях вода поглощает гораздо больше углекислоты, благодаря тому, что CO_2 связывается в карбонаты кальция или магния.

С увеличением глубины концентрация CO_2 повышается, особенно зимой, когда ледяной покров препятствует его выходу в атмосферу. К примеру, в гиполимнионе озер концентрация свободной углекислоты достигает 10-20 мг/л.

В эпилимнионе во время цветения водорослей она может почти полностью потребляться. При этом рН смещается в щелочную сторону. Такие резкие изменения концентрации CO_2 в толще водоемов в основном обусловлены биологическими процессами.

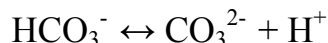
Когда двуокись углерода (CO_2) растворяется в воде, она частично реагирует с водой, образуя угольную кислоту, причем равновесие сильно сдвинуто влево:



Угольная кислота диссоциирует, образуя ион (H^+) и гидрокарбонатный (HCO_3^-):



Гидрокарбонатный ион может потерять ион H^+ и становится карбонатным ионом (CO_3^{2-}):



Относительные концентрации H_2CO_3 , HCO_3^- и CO_3^{2-} зависят от концентрации водородных ионов (H^+) в растворе. При низких значениях рН = 4-6, наблюдается высокая относительная концентрация H_2CO_3 ; при высоких (рН 9-11) – преобладает CO_3^{2-} , а при средних (рН 6-9) – бикарбонаты (HCO_3^-).

Ионы HCO_3^- и CO_3^{2-} , реагируя с ионами различных элементов, образуют соли, из которых в природных водах наибольшее значение имеют карбонаты кальция и карбонаты магния.

Так как растворимость CaCO_3 не очень высокая, то уже при небольших концентрациях ионов Ca^{2+} и CO_3^{2-} эта соль выпадает в осадок. Это имеет место в щелочной среде, когда количество ионов CO_3^{2-} становится выше некоторого критического.

Когда вода подкисляется и количество ионов CO_3^{2-} , образующихся за счет диссоциации угольной кислоты понижается, она начинает поступать в воду в результате растворения монокарбонатов.

Если реакция воды остается кислой, ионы CO_3^{2-} превращаются в ионы HCO_3^- (происходит связывание ионов H^+ и повышение рН), а дефицит первых покрывается образованием дополнительных количеств за счет дальнейшего растворения монокарбонатов.

Процесс растворения монокарбонатов будет идти до тех пор, пока не истощится их запас или не повысится рН среды, подщелачивающейся в результате растворения монокарбонатов.

Обратная картина будет наблюдаться в щелочной среде: в результате повышения концентрации ионов CO_3^{2-} (соответствующая диссоциация H_2CO_3) они, соединяясь с ионами Ca^{2+} , образуют осадок CaCO_3 и одновременно среда подкисляется (накапливаются ионы H^+).

Таким образом, в природных водах создается буферная система, предупреждающая заметное изменение рН среды, пока в ней содержатся карбонаты и есть контакт с CO_2 атмосферы (Константинов, 1979).

Данная система подвижного равновесия имеет схему:
 CO_2 воздуха \leftrightarrow CO_2 воды \leftrightarrow H_2CO_3 \leftrightarrow $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ \leftrightarrow CaCO_3 (растворен в воде)
 \leftrightarrow CaCO_3 (в осадке).

Огромное влияние на содержание свободной углекислоты оказывает фотосинтетическая деятельность водных растений. В летний период при интенсивном фотосинтезе CO_2 может полностью исчезать из воды. Активная реакция среды при этом смещается в щелочную сторону.

Высшая водная растительность, активно потребляя углекислый газ, способствует осаждению известковых солей на своей поверхности, образуя известковые корочки. В процессе фотосинтеза растения могут высоко поднимать активную реакцию среды. Это связано с тем, что снабжение углекислотой растений возможно только посредством утилизации бикарбонатов, поскольку с повышением рН свободная углекислота связывается в углекислые соли. Водные растения поглощают растворимый бикарбонат, выделяя на своей поверхности эквивалентное количество $\text{Ca}(\text{OH})_2$.

Выпадение кальция из раствора в результате фотосинтеза получило название **биогенной декальцинацией**. Основными образователями извести в водоемах нашей страны являются рдесты, роголистник, телорез, уруть, элодея, кувшинки, харовые водоросли и другие погруженные растения. Растения при фотосинтезе (в пересчете на 100 кг сухой массы) в течение 10 ч осаждают на своей поверхности до 2 кг извести (Воронихин, 1953; Кокин, 1982). Так, в ряде озер Псковской области в зоне произрастания харовых водорослей содержание кальция достигало 32-37% сухой массы грунта, в озерах Тульской области – 52%. По мере удаления от зарослей этих водорослей количество извести резко падает (Абрамов, 1956; Николаев, 2003). Осаждение кальция на поверхности растений препятствует их росту (Потапов, 1956).

В то же время ряд растений не обладают способностью использовать в больших количествах бикарбонат в качестве источника углерода (рдест плавающий, кубышка, пузырчатка). Такие виды не очень сильно подщелачивают воду и не откладывают кальций на своей поверхности. Они обитают в слабокислых водах, где углекислота имеется в достаточном количестве.

Метан (CH_4) или же болотный газ образуется за счет бактериального разложения клетчатки и других органических веществ в толще воды и грунтах пресных водоемов, реже в морях (в основном в анаэробных условиях). Метан является важным звеном в круговороте углерода в водных экосистемах. Так, около половины органического углерода, поступающего в донные отложения, выделяется затем в форме метана. Обычно его объем составляет около 30-50%

от всех газов, выделяемых донными отложениями. Скорость образования метана зависит главным образом от количества разлагаемого субстрата и температуры среды. Его концентрация достигает 6-10 мл/л. Особенно много метана выделяют грунты прудов и озер с высоким содержанием органических веществ и повышенной температурой воды. Так, в водоемах-охладителях тепловых и атомных электростанций выделяется до 300 мл CH_4 на 1 м^2 в сутки. Нередко видно, как пузырьки метана поднимаются к поверхности воды. Особенно это хорошо заметно на болотах, из-за чего этот газ называют **болотным**.

Часть образующегося в водоемах метана поступает в атмосферу, часть окисляется микроорганизмами до H_2CO_3 . Количество метанооксиляющих бактерий (в основном *Pseudomonas*) в толще воды достигает сотен клеток в 1 мл воды, а в грунтах – сотен тысяч в одном грамме. Эти бактерии могут использовать CH_4 даже в очень малых концентрациях, препятствуя его накоплению в толще воды. Для других организмов метан ядовит.

Высшие водные растения с хорошо развитой корневой системой способствует выносу метана в атмосферу. Установлено, что около 75%, выносимого из литорали озер CH_4 , удаляется водными растениями (Decey, Klug, 1979).

Метан образуется не только на дне водоемов и болотах, но и в отстойниках очистных сооружений. Человек уже давно научился его использовать, трансформируя органические отходы в биогаз (смесь метана и углекислоты). Содержание метана в биогазе варьирует от 50 до 85% и определяется составом сбраживаемой массы. Так, при распаде жироподобных веществ образуется больше биогаза, причем содержание в нем метана достигает 70%; при сбраживании углеводоподобных соединений доля метана уменьшается до 50%. Присутствие углекислоты снижает теплотворную способность биогаза.

Биогаз получали уже в девятнадцатом столетии, и в принципе существенных изменений в технологии за все это время не произошло. Процесс получения биогаза отличается простотой оборудования и доступностью сырья. Он обладает двумя важными преимуществами: во-первых, происходит образование газа, который используется в качестве источника энергии. Во-вторых, оставшийся шлам (отходы после получения газа) является хорошим удобрением длительного действия.

Технология получения биогаза настолько проста, что во многих странах, расположенных в теплом поясе (в частности, Китае и Индии), ее применение приобрело массовый характер. В Китае в сельской местности действует около 15 миллионов дешевых и простых установок вместимостью 10-15 л, достаточных для удовлетворения энергетических потребностей семьи из нескольких человек. В Индии функционирует несколько миллионов таких

установок. В качестве сырья используется навоз и растительные отходы. В среднем 1 кг навоза крупного рогатого скота позволяет получать около 200 л биогаза, навоза свиней – 300 л, птичьего помета – 400 л.

Сбраживание органического субстрата осуществляется в специальных бродильных камерах (метантенках). Твердые органические отходы предварительно должны быть смочены водой (влажность около 95%). Метантенки представляют собой герметичные сосуды в форме куба или цилиндра. В них помещают сырье, содержащее 2-12% органического вещества, и герметично закрывают, так как образование биогаза осуществляется в анаэробных условиях.

В процессе сбраживания выделяют две фазы: вначале микроорганизмы, используя органическое вещество, потребляют кислород и создают анаэробные условия. При этом в среде накапливаются органические кислоты, водород и углекислота. Вторая стадия приводит к образованию метана. Метановое брожение осуществляется при 30-40° (мезофильный процесс) или 50-60 ° (термофильный процесс). Последний является наиболее быстрым и эффективным.

В индивидуальных хозяйствах используют метантенки объемом около 1 м³. Промышленные установки достигают объема несколько тысяч кубических метров. Изготавливают их из металла или железобетона. Метантенки снабжены мешалками для перемешивания бродящей массы, что ускоряет процесс образования метана и поддерживает необходимую температуру внутри реактора. Образующиеся газы удаляются через трубку, расположенную в верхней части метантенка.

Скорость процесса определяется температурой ферментации (в термофильных условиях она в 2-3 раза выше, чем в мезофильных), химическим составом сырья, его вязкостью, количеством бактерий и степенью перемешивания. Важным моментом является скорость поступления сырья в реактор или время нахождения в нем.

Чем интенсивнее процесс брожения, тем должна быть выше скорость загрузки сырья в реактор и рентабельнее само производство биогаза. Интенсивно работающий метантенк необходимо перезагружать один раз в 5-14 суток, а в среднем - через 10-20 дней. Необходимо иметь в виду, что твердые отходы сельскохозяйственного производства (животноводства и растениеводства) сбраживаются медленнее, чем отходы пищевой промышленности.

На интенсивность газообразования большое значение оказывает перемешивание и температурный режим. Это связано с тем, что в процессе метанового брожения биогенное разогревание невелико. Поэтому в условиях средней полосы России приходится максимально экономить тепло: метантенки хорошо термоизолируют и немного подогревают. В противном

случае значительную часть производимого метана пришлось бы использовать на обогрев самого метантенка. Это является одной из причин, из-за чего метантенки в домашнем хозяйстве привились, прежде всего, в тропических областях, где температура воздуха довольно высока.

При существующих ценах на газ производство биогаза вряд ли оправдано, однако в общей системе мероприятий по переработке жидких отходов животноводческих ферм с получением газа и удобрений представляется перспективным.

Сероводород (H_2S) образуется в водоемах при гниении белков и восстановлении сульфатов микроорганизмами. Сероводород даже в самых малых концентрациях вреден для организмов. Кроме того, снижая концентрацию кислорода, идущего на окисление S^{2-} до S , он косвенно отрицательно влияет на их жизнедеятельность.

В морских водоемах в образовании сероводорода принимают участие десульфлирующие бактерии, восстанавливающие сульфаты воды. Развитию этих бактерий способствуют пониженное содержание O_2 , застойные зоны на больших глубинах, присутствие в значительных количествах сульфатов. Количество H_2S , образованного десульфлирующими бактериями (главным образом, *Desulfovibrio*), может быть довольно высоким. Например, в Черном море вся толща воды за исключением тонкого поверхностного слоя (0-200 м) содержит большое количество сероводорода (до 6 мг/л), поэтому единственными обитателями зараженной зоны являются микроорганизмы.

В пресных водоемах содержание сульфатов невелико. В связи с этим, образование H_2S за счет жизнедеятельности десульфлирующих бактерий наблюдается крайне редко и обычно связано с загрязнением водоемов стоками, содержащими сульфаты.

В пресных водоемах сероводород выделяют гнилостные бактерии, поскольку именно здесь на дне скапливается разлагающиеся белковые вещества. Значительные количества сероводорода (до 790 мг/л) отмечены на дне водоемов во время их стагнации (Константинов, 1979).

Освобождение воды от сероводорода осуществляется за счет химического окисления до сульфата и тиосульфата в присутствии кислорода и за счет жизнедеятельности бактерий, главным образом серных.

Абиогенное окисление H_2S осуществляется в поверхностных слоях воды, где всегда имеется достаточное количество кислорода. Биологическим путем окисляется около трети S^{2-} , в основном на границе сероводородной зоны, так как на больших глубинах деятельность серных бактерий подавляется.

Помимо серных бактерий сероводород окисляют фотосинтезирующие пурпурные и некоторые зеленые бактерии, использующие сероводород в качестве донатора водорода (Константинов, 1979).

ТРОФИЧЕСКАЯ РОЛЬ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Прибрежно-водная растительность используется в пищу животными разных систематических групп – червями, брюхоногими моллюсками, ракообразными, насекомыми, рыбами, птицами и млекопитающими.

Водные растения, как и растительность суши, обеспечивают энергией все трофические звенья пищевой цепи литоральной зоны водоемов. Гидробионты потребляют не только прижизненные части растений, но и отмершие. Последние, кроме того, разлагаются бактериями, грибами и простейшими, и вместе с детритом утилизируются различными детритофагами.

В настоящее время значение и роль водных растений в трофике прибрежных сообществ не вызывает сомнения (Гаевская, 1966), однако в начале XX века существовала иная точка зрения. Считалось, что обитающие в зарослях животные, используют их только в качестве среды обитания, а непосредственные трофические взаимоотношения при этом крайне ничтожны. Высказывалось даже мнение, что замена растений на стеклянные структуры той же формы и поверхности, не окажет существенного влияния на структуру прибрежных биоценозов. При этом основным фактором, определяющим видовое разнообразие и численность населения зарослей, является степень расчлененности листовой поверхности водных растений.

Однако дальнейшие исследования, опровергли это ошибочное мнение. Суммарная поверхность водных растений, несомненно, оказывает большое влияние на обитающих там животных, однако, их роль как продуцентов органического вещества имеет значение не только в трофике литорали, но и всего водоема в целом. Прибрежно-водные растения являются важным элементом пищевой цепи, так как нет видов, которые бы не использовались в пищу теми или иными водными организмами.

В монографии Н.С.Гаевской (1966) представлен обобщенный материал о трофической роли прибрежно-водной растительности. В данной главе приведены некоторые выдержки из этой книги.

Автор отмечает 314 видов водных и болотно-водных растений, которые потребляются водными животными, и считает, что эти величины являются приуменьшенными. Зарегистрированные растения принадлежат к трем экологическим группировкам: 1) растения погруженные в воду; 2) растения, плавающие на поверхности воды; 3) полупогруженные в воду растения. В последнюю группу включены не только растений, корневая система которых находится в воде, но и растения, сырых и избыточно увлажненных мест.

Установление видового состава кормовых растений дает необходимые данные для освещения качественной стороны исследуемой проблемы. Однако этого еще недостаточно для того, чтобы характеризовать значение растений в питании животных. Для этого необходимо знать и количественную сторону этого процесса, выделить растения, широко используемые в питании, и растения, играющие в трофике водных животных более скромную роль. Необходимо установить какие части растений поедаются, и осветить воздействие животных в процессе питания на структуру растительных сообществ. К сожалению, мы не имеем возможности рассмотреть все эти проблемы, мы их только обозначаем, чтобы студенты – будущие исследователи обращали на это свое внимание.

Значение отдельных групп водных растений в питании животных неодинаково. Имеется значительное количество видов растений, которые служат основой питания для многих видов водных животных. Вместе с тем выявлена немногочисленная группа растений, включающая и некоторые массовые виды с широким географическим распространением, которые в живом виде слабо включаются в трофический цикл водоемов. Между этими крайними группами имеются растения, занимающие промежуточное положение.

В зоне зарослей кроме трофических взаимоотношений между растениями и животными, существуют и другие, не менее важные – использование растений в качестве среды обитания, субстрата для откладки яиц, в качестве укрытия и строительного материала. Таким образом, растение должно быть многофункциональным, чтобы удовлетворять потребностям животных. Ведь личинка, вышедшая из яйца, отложенного на растение, как правило, остается на нем жить и питаться.

С прибрежно-водными растениями связана жизнь многих сотен различных организмов (Пашкевич, Юдин, 1978). Так, с зарослями тростника имеют пищевые связи 85 видов различных животных (беспозвоночных и позвоночных). У ежеголовника число таких связей достигает 65. Рогоз широколистный трофически связан с 56 видами, рогоз узколистный – с 16, частуха подорожниковая – с 34, стрелолист – с 25 видами. Исключительно разнообразны пищевые контакты водных организмов с зарослями рдестов. С рдестом плавающим трофически связан 51 вид животных, с рдестом блестящим – 35, с рдестом пронзеннолистным – 34, с рдестом гребенчатым – 19. Биомасса животных в зарослях рдестов по сравнению с другими растительными сообществами самая высокая; достигает 500 г/м² и более.

Не меньшее значение для животных имеют и другие погруженные и плавающие растения. Урутью питаются 53 вида животных, роголистником – 42, гречихой земноводной – 29, рясками – 24 (Пашкевич, Юдин, 1978).

Активными потребителями водных растений являются паразитические **нематоды (*Nematoda*)**, минирующие листья, стебли, корни, корневища растений и питающиеся их тканями. Нематоды разрушают клетки растений крепким полым стилетом, через который высасывают их содержимое. Стиллет служит и для передвижения нематод внутри тканей растений. Некоторые из растительноядных нематод, например виды рода *Heterodera*, погружают в ткани растения передний конец своего тела, остальная часть остается снаружи. У галловых нематод рода *Meloidogyne* самки проникают в растения, образуя галлы, клетками которых они питаются. Нематоды обитают в разных биотопах и характеризуются широкими пищевыми пристрастиями; нет таких растений, которыми бы они не питались.

Моллюски (*Mollusca, Gastropoda*) составляют существенную часть населения внутренних водоемов. Большинство из них обитает в прибрежье среди водной растительности. В зарослях они очень часто доминируют по биомассе, хотя по численности уступают более мелким организмам. Пик размножения и обилия брюхоногих моллюсков приходится на лето, совпадая с массовым развитием макрофитов.

Моллюски являются всеядными (потребляют животных, растения и разлагающиеся организмы), но все же отдают предпочтение растительной пище; обгрызают зеленые и разлагающиеся ткани растений, соскабливают с них микроводоросли. Размножаются брюхоногие моллюски на водных растениях, откладывая на них крупные кладки яиц, покрытые студенистой оболочкой. Личинок у моллюсков нет, из яиц выходят маленькие (около 1 мм) улитки, уже имеющие раковину. Они питаются перифитоном, а когда подрастают переходят на питание живыми растениями.

Роль моллюсков в питании водными растениями неодинакова. Одни из них (*Melanopsis dufouri, Limnaea stagnalis, L. columella, Galba palustris, Radix pereger*) поедают живые растения, у других (*Radix ovata, R. auricularia, R. lagotis, Physa acuta*) – в питании преобладают отмершие части (опад), а живые как бы являются дополнительной пищей. У третьих – в рационе преобладают обростатели – перифитон.

При питании разлагающимися компонентами растений большое значение имеют находящиеся там бактерии, грибы и водоросли, которые повышают калорийность этого вида пищи. Моллюски в некоторых случаях потребляют перифитон, нитчатые водоросли, ил, а также аллохтонный материал – листья деревьев и кустарников.

У моллюсков наблюдается избирательное отношение к разным видам корма. Излюбленными растениями для большинства моллюсков являются рдесты, ряска, частуха, стрелолист, далее идут телорез, незабудка болотная и др. В то же время некоторые моллюски отвергали элодею, ежеголовник, водокрас. Роголистник и некоторые другие растения одними моллюсками поедались охотно, другими отвергались.

Далеко не во всех случаях выяснено положительное и отрицательное отношение моллюсков к тем или иным растениям. Несомненно, степень механической доступности тканей для радулы играет важную роль в избирательности. Считается, что потребление моллюсками растений во многом зависит от механических свойств их тканей; животные в первую очередь поедают те растения, которые поддаются действию радулы и челюстей. По-видимому, также имеют значение и такие факторы, как пищевые качества растений, наличие защитных химических соединений, запахи и другие особенности растений. Некоторые растения очень часто бывают инкрустированы корочкой извести. Это тоже сказывается на их поедаемости. Несмотря на то, что моллюски в большинстве своем являются растительноядными, животная пища (чаще всего трупы) является необходимой в их питании.

Прудовик обыкновенный (*Limnaea stagnalis*) поедает около 40 видов прибрежно-водных растений, относящихся к 20 семействам. Исходя из анатомии и морфологии ротового аппарата и пищеварительной системы, этот моллюск приспособлен к питанию как мягкими, так и жесткими растениями. Отмирающие части растений являются одним из главных пищевых компонентов прудовиков в естественных условиях. Прудовики в водоемах активно поедают стрелолист, рдесты, ряску, телорез, водяную сосенку. Однако, ряд широко распространенных видов (таких как кувшинка, роголистник, гречиха земноводная, элодея) практически не потреблялись. В то же время в лабораторных экспериментах прудовики из водоемов Подмоскovie поедали все те растения, которые отвергались ими в природных условиях. Так что поедаемость растений во многом зависит от условий их произрастания. Допускается, что эти растения в водоемах содержат вещества, делающие их непригодными для питания (Цихон-Луканина, 1987).

Катушки (*Coretus corneus*, *Planorbarius corneus*, *Planorbis planorbis*, *Anisus vortex*, *Gyraulus albus*) хорошо поедают ряску, причем это мягкое и нежное растение всегда доминирует в их рационе. Немного меньше потребляются рдесты, незабудка болотная, гречиха земноводная, роголистник, элодея, тогда как ежеголовник совершенно не используется в пищу. Эти моллюски (особенно молодь) в значительной мере являются детритофагами; ил, водоросли, разлагающиеся растительные остатки

составляют основу рациона. При их отсутствии эти моллюски начинают потреблять живые растения.

Физы (*Physa fontinalis*) из Рыбинского водохранилища поедают зеленые нитчатые водоросли и водную растительность (рдесты, турчу, многокоренник и др.).

Живородки (*Viviparus contectus*) являются детрито-растительноядными моллюсками; они потребляют ил, водоросли, ткани водных растений и аллохтонный растительный материал. В экспериментах живородки активно потребляли рдесты, телорез, незабудки, турчу болотную, и в то же время отвергали элодею, роголистник, кубышку, гречиху земноводную, частуху, водокрас, ежеголовник.

Таким образом, различные виды моллюсков имеют свои пищевые пристрастия. Излюбленными являются растения с мягкими и нежными листьями; жесткие и инкрустированные известью растения потреблялись значительно хуже. Однако, нельзя не учитывать и степень механической доступности этих растений для моллюсков, пищевые качества, запах и иные защитные приспособления.

Среди **низших ракообразных (*Entomostraca*)** питание живыми водными растениями отмечено у листоногого рачка – всеядного щитня (*Arus cancriformis*) и ракушковых ракообразных (остракод). Щитни поедают молодые листья водных растений. Отмечены случаи массового развития щитня в рисовых чеках, где он, поедая проростки риса, наносит большой ущерб посевам.

Остракоды обладают грызущим аппаратом, поедают не только жесткие нитчатые водоросли (*Cladophora*), но и листья водных растений. Они соскабливают мягкие ткани листа, оставляя нетронутыми одни только жилки. Некоторые виды в массе развиваются ранней весной в пойменных временных водоемах; первое время они поедают опавшую листву, а в дальнейшем переходят на питание тканями водных растений.

Из представителей **равноногих ракообразных (*Isopoda*)** – растительноядным является водяной ослик – *Asellus aquaticus*. Основной пищей этого вида являются мертвые части растений (в том числе опавшие листья деревьев), а из живых – ряска, мхи, болотник. Такой характер питания обусловлен приуроченностью этого ракообразного к прибрежью - биотопу опавших листьев, где он развивается в больших количествах.

Из пресноводных ***Amphipoda*** наибольшее внимание уделяется изучению питания гаммаруса (*Gammarus pulex*), что в значительной мере связано с его культивированием в качестве корма для рыб. Подчеркивается, что *G. pulex* является в основном растительноядным животным. Отмечается преобладание живых водных растений в питании этого рачка. В качестве любимых растений указываются ряска, роголистник,

элодея, мхи. Очень часто в кишечнике отмечается наличие пыльцы сосны, которая во время цветения деревьев попадает в воду и оседает на растениях. Отмершие растения играют значительную роль в питании гаммаруса лишь при недостатке живых растений.

Основой пищи распространённого в Европе гаммаруса *Carinogammarus roeseli* также является растительная пища (живые ткани растений и опавшие листья).

Пищевой спектр *Gammarus lacustris*, широко распространённого в водоемах Европы и Азии, чрезвычайно разнообразен; в его состав входят одноклеточные, нитчатые и харовые водоросли, мхи, ряска, уруть, роголистник. Они потребляют их как в живом, так и в отмершем виде (Козлов, Садчиков, 2002). У *G. Lacustris*, из озер Сибири, значительную часть содержимого кишечника наряду с водорослями и детритом составляют ткани водных растений - ряски, элодеи, хары, печеночника, сфагнума, урути, пузырчатки и др. Роль растений в питании гаммаруса особенно велика с октября по апрель; в это время они активно поедают и отмершие части жесткой растительности (тростник, рогоз, камыш). В летнее время гаммарус наряду с растениями потребляет и животную пищу (губки, ракообразные, личинки насекомых, черви). Отмечались случаи потребления гаммарусом мертвой рыбы в сетях.

Речные раки (*Astacus astacus*) также питаются исключительно водными растениями, хотя одно время считалось, что они являются зоофагами, а растения являются сопутствующим кормом. Основными кормовыми растениями являются рдесты, роголистники, стебли камыша, мхи, уруть. Они используют в пищу как живые, так и отмершие растения. Ротовой аппарат речных раков позволяет потреблять не только мягкие побеги рдестов, жерухи, урути, мхов, но и растения, инкрустированные известью – роголистник, харовые, элодею. Раки используют в пищу и более калорийные части растений - мучнистые корневища нимфейных, тростника, камыша, рогоза. Раки потребляют отмершие растения в основном зимой. В это время они малоактивны, но периодически нуждаются в приеме пищи. Животная пища встречается в желудках раков достаточно редко, в основном во время массового развития зообентоса. Раки увеличивают потребление животной пищи (насекомые, моллюски, трупы) в периоды усиленного расхода энергии (во время спаривания, линьки, роста молоди, после голодания).

Пресноводные креветки (*Leander modestus*, *Palaemonetes sinensis*, *Palaemon superbus*) из озера Ханка питаются в основном остатками отмерших растений и детритом. Животная пища составляет лишь небольшую часть рациона. Эти ракообразные являются перспективными для акклиматизации в водоемах в качестве корма для рыб.

Насекомые составляют значительную часть животного населения пресных водоемов. По количеству видов и биомассе насекомые и их личинки превышают другие группы водных животных. Жизнь значительной части насекомых связана с прибрежной растительностью, среди которой они развиваются и которой они питаются.

Личинки **поденок** (*Ephemeroptera*) нередко занимают доминирующее по массе значение в бентосе водоемов. Большинство поденок, обитающих среди зарослей водных растений, являются растительноядными - используют в пищу живые растения, растительный опад и детрит. У *Cloeon dipterum*, *Ephemerella ignita*, *Heptagenia sulphurea*, *Blasturus cupidus* в кишечниках встречаются осоки, рдесты, роголистник, мхи, элодея, ежеголовник и другие высшие растения. Во всех случаях многие виды поденок наряду с живыми растениями поедают полуразложившиеся листья и стебли многих водных растений, перифитон и аллохтонный листовый опад. Животная пища в кишечнике личинок поденок практически не встречалась. В экспериментах поденки живых животных отвергали, тогда как трупы мелких животных поедали.

Равнокрылые хоботные – тли (*Homoptera*) связаны с надводными частями высших водных растений. Среди гомоптер не обнаружено видов, которые вели бы подлинно водный образ жизни, однако среди них имеется довольно многочисленная группа гигрофильных видов, связанных трофическими связями с водными растениями. В связи с этим их с полным основанием можно включить в состав населения зарослей пресных водоемов. Эти виды могут оказывать существенное влияние на заросли прибрежных растений.

Многие виды гомоптер являются фитофагами, высасывающими соки из тканей надводных частей растений, причем многие из них используют широкий спектр водных растений, принадлежащих к различным семействам. Однако среди них имеется небольшая группа тлей, которые в течение значительной части их жизненного цикла пребывают на подводных частях растений или же в грунте. Есть виды, обитающие на нижней поверхности листьев кувшинок и на ряске. Быстро размножаясь и образуя многочисленные популяции, тли могут оказывать сильное воздействие на водные растения и динамику продуцирования ими органического вещества.

Большинство водных видов **полужесткокрылых – клопов** (*Heteroptera*) являются хищниками. Растительноядные виды среди них составляют исключение. Из них три вида (*Aelia acuminata*, *Eurygaster testudinarius*, *Eusarcocoris inconspicuus*) - типичные гигрофилы. Они широко распространены в водных биотопах и являются потребителями молодых растений, в том числе и риса. Некоторые виды клопов, наряду с наземными растениями, питаются листьями и семенами рогоза.

Н.С.Гаевская (1966) отмечает 117 видов жуков (**жесткокрылые, Coleoptera**), относящихся к 45 родам и 5 семействам, питающихся водными растениями (112 видов водных и водно-болотных растений). Эта группа насекомых является одной из наиболее многочисленных, оказывающих большое влияние на водную растительность.

Многие виды семейства **плавунцов – Dytiscidae** (а это около 2000 видов) являются обитателями зоны зарослей. Большинство плавунцов являются хищниками. Однако в опытах эти жуки наряду с животной пищей потребляют нитчатки (*Cladophora, Spirogira*), роголистник, валлиснерию, тогда как элодею и уруть отвергали. Так что многие из плавунцов являются видами со смешанным типом питания.

Водолюбы - Hydrophilidae, как и плавунцы, являются обычными обитателями зоны зарослей. Они насчитывают около 1700 видов. Взрослые питаются в основном растениями и детритом, а личинки ведут хищный образ жизни. Эксперименты с большим водолюбом (*Hydrous piceus*) показали, что наряду с животной пищей он потребляет манник, роголистник и в меньшей степени - валлиснерию и частуху. Элодею и уруть не потребляет, даже при отсутствии иной пищи.

Обширное семейство **листоедов (Chrysomelidae)** – целиком состоит из растительноядных видов, большинство из которых олиго- или монофаги. С прибрежно-водными растениями трофически связаны подсемейства – *Halticinae, Cassidinae, Chrysomelinae, Galerucinae, Donacinae, Criocerinae*.

Представители первых трех подсемейств – обитатели болот и сильно увлажненных мест. Обитая на болотных растениях, они активно поедают их. Личинки обладают высокой прожорливостью; в сутки съедают растений около 170% массы их тела. Рацион у других видов составляет около 250% массы их тела. Жуки обычно летают мало, в основном находятся на листьях. За питающимися личинками и жуками тянется шлейф обильных фекалий. Животные усваивают лишь небольшую часть съеденного материала. Содержимое фекалий имеет зеленый цвет, что свидетельствует об избыточном потреблении пищи, а, соответственно, и большом воздействии на растительное сообщество.

В подсемействе *Galerucinae* имеются виды, обитающие в озерах, прудах, водохранилищах. В их питании преимущественное значение имеют растения с плавающими листьями; полупогруженные растения имеют подчиненное значение. На листья откладываются яйца, личинки и жуки питаются листьями того же растения; здесь же происходит окукливание.

Представители семейства **радужниц (Donacinae)** обнаруживают различную степень приспособления к обитанию в водной среде. Среди них имеются виды, обитающие на надводных частях растений и опускающиеся в воду только для откладки яиц на подводные части растений; для дыхания они

несут пузырек воздуха на покрытой пушком брюшной поверхности. Другие виды в воду не входят и откладывают яйца на надводных частях растений. Наряду с этими существуют виды, имаго которых являются настоящими водными обитателями. Их личинки используют для дыхания воздух из воздухоносных полостей растений. Окукливание их происходит под водой.

Личинки радужниц, как правило, живут в воде, на стеблях и листьях растений. Для каждого вида (жуков и личинок) кормовым служит, как правило, один и тот же вид растений.

Виды радужниц на основании потребляемых растений можно распределить на четыре группы. К первой группе относятся виды, питающиеся полупогруженными растениями. Вторая группа включает виды, питающиеся водными растениями с плавающими листьями, в третью входят виды, питающиеся погруженными в воду растениями, и в четвертую – виды, питающиеся растениями из двух или трех названных выше групп.

Жуки питаются листьями и пыльцой прибрежно-водных растений, причем ряд видов строго приурочен к определенным растениям. Так, *Donacia crassipes* обитает на листьях кувшинки и кубышек; *D. clavipes* – на тростнике; *D. dentata* – на стрелолисте; *D. versicoloraria* – на листьях рдестов; *D. semicuprea* – на листьях манника; *D. aquatica* – на осоке и ежеголовнике; *D. tomentosa* – на листьях сусака.

Из богатого видами семейства **долгоносиков** - *Curculionidae* значительное число видов - типичные обитатели прибрежно-водных растений, в тканях которых они развиваются и окукливаются. Имаго главным образом обитают на подводных частях растений, а некоторые - на плавающих листьях. В работе Н.С. Гаевской (1966) представлен список из 45 видов растений, служащих пищей долгоносикам, и в первую очередь – стрелолист, рдесты, уруть, осоки, камыш, ряска, гречиха земноводная и др.

Долгоносики поедают главным образом подводные части полупогруженных растений, и только небольшое число видов питаются надводными частями растений и, в частности, соцветиями рогоза. Личинки большинства видов являются минерами, прокладывают ходы в стеблях и корневищах растений и поедают их мягкие ткани. Так, у рода *Bagous* личинки живут в стеблях хвоща, телореза, манника; у рода *Hydronomus* – в частухе подорожниковой; *Tanysphyrus lemnae* развивается на ряске; *Grypus equiseti* – на хвоще; *Icaris sparganii* – на ежеголовнике; *Phytobius comari* – на сабельнике.

Двукрылые (Diptera) являются одними из самых многочисленных групп насекомых, обитающих в пресных водоемах. Личинки многих видов являются обитателями прибрежных зарослей, где служат кормом для многих рыб.

Среди двукрылых выявлено 148 видов, личинки которых (а в некоторых случаях и имаго) трофически связаны с водными растениями. Среди них около

100 видов являются облигатными фитофагами. Для двукрылых указаны 88 видов водных растений, которыми эти насекомые питаются. Наиболее богато представлены три семейства: звонцы *Chironomidae* - 71 вид, *Agromizidae* - 26 видов и береговушки *Ephydriidae* – 22 вида. Более половина видов насекомых связана в основном с полупогруженными растениями. С растениями, имеющими плавающие листья, и растениями, целиком погруженными в воду, связано гораздо меньшее число видов двукрылых, соответственно 21 вид и 18 видов (Гаевская, 1966).

Большинство личинок ведет водный образ жизни, и используют в пищу нежные и механически доступные подводные части полупогруженных растений. Кроме того, наличие у этих растений надводных частей позволяет взрослым насекомым использовать их для посадки, откладывания яиц и т.д.

У одних видов личиночная стадия протекает в междоузлиях растений, где личинки поедают паренхиму и сосудистые пучки. Их деятельность приводит к образованию галлов, пожелтению листьев и остановке роста. Другие минируют живые листья и стебли растений, нанося им серьезные повреждения. Они прокладывают мины между двумя эпидермальными слоями листьев, выедая мезофилл. По мере роста личинки, они выедают мезофилл и эпидермис на верхней стороне листа, оставляя нетронутым эпидермис на нижней стороне. Иногда выедание листовой ткани бывает настолько полным, что весь лист или его часть скелетируется, остаются только обглоданные жилки. Личинки большинства видов за сутки съедают пищи в 5-6 раз больше объема самой личинки.

Личиночная стадия отряда **ручейников (*Trichoptera*)** связана с водной средой и длится не менее года. Жизнь взрослого насекомого очень коротка, у некоторых видов совершенно эфемерна. Взрослые ручейники некоторых видов утратили способность к полету. Таким образом, ручейники являются в большей степени водными, чем наземными насекомыми. Личинки ручейников составляют существенную часть населения водоемов и являются кормовой базой для рыб. Среди ручейников имеется большая группа насекомых, которые питаются водными растениями. Имеются сведения о поедании около 40 видов водных растений, в основном погруженных. У многих видов ручейников отмечен смешанный тип питания; поедают растения, детрит, животных. Другие питаются в основном живыми растениями – рогозом, рдестами, мхом, нимфейными, лютиком, осоками, элодеей, кладофорой, урутью и др. Жесткая растительность (рогоз, тростник и др.) в пищу личинками ручейников не используется.

Личинки по мере роста поднимаются на стебли растений, где и питаются ими. Этот процесс протекает до поздней осени. В это время они начинают питаться отмирающими листьями. Зимой, подо льдом, личинки переходят на питание животными, отмершими растениями и детритом.

Растения служат ручейникам не только субстратом для питания, но и - постройки домиков. У большинства личинок ручейников основной является растительная пища, животные поедаются в небольших количествах. Личинки ручейников, когда они появляются в больших количествах, могут оказывать сильное влияние на заросли погруженных растений.

Бабочки, или чешуекрылые (*Lepidoptera*) – большой отряд, все имаго которого и почти все личинки (гусеницы) наземные; лишь небольшое число видов имеют водных личинок. Все виды водных гусениц обитают в густых зарослях водных растений, питаются зелеными частями и часто строят себе рыхлый трубчатый домик из кусочков листьев. Они обитают на 78 видах растений, в основном полупогруженных.

Гусеницы, потребляющие только надводные части растений, не отличаются от их наземных собратий, но, подвергаясь время от времени действию воды, они проявляют к ней большую устойчивость. Они потребляют тростник, рогоз, осоки и другие виды прибрежных растений. Поражая только надводные части растения, в том числе и органы размножения, гусеницы влияют на все растение в целом.

Гусеницы, которые питаются как надводными, так и подводными частями полупогруженных растений, дышат атмосферным воздухом и, когда они питаются подводными частями растений, периодически поднимаются на поверхность для обновления воздуха в трахеях или же используют его из воздушных полостей растений. Сроки пребывания под водой у разных видов различны; у некоторых они исчисляются десятками минут.

Таким образом, у большинства видов *Lepidoptera*, гусеницы которых связаны с полупогруженной растительностью, главную роль в питании играют жесткие растения: тростник, рогоз, камыш. Здесь имеет широкое распространение минирующий образ жизни. Гусеницы, минируя стебли, а также корневища, листья и корни, питаются не их жесткими наружными тканями, а внутренними, более нежными. Для того, чтобы проникнуть в них, гусеницам достаточно пробуравить в жестких тканях небольшое отверстие. Пищевая деятельность гусениц действует разрушительно не только на отдельные растения, но и на целые заросли. Поврежденные гусеницами растения не выдерживают ветрового воздействия и полегают.

Рыб (*Pisces*), потребляющих в той или иной степени растения, делят на три группы:

- Облигатные фитофаги. Прибрежно-водные растения в их питании занимают исключительное или преобладающее значение;
- Всеядные рыбы - эврифаги, в питании которых высшие растения имеют равное значение с животной пищей;
- Всеядные рыбы, в питании которых высшие растения играют роль добавочного корма.

Необходимо отметить, что границы между этими группами рыб в значительной степени являются условными.

К первой группе относят семь видов рыб из семейства *Cyprinidae*. Среди этих видов наиболее выраженная форма облигатной фитофагии проявляется у белого амура – *Stenopharyngodon idella*. Его молодь на первых стадиях развития потребляет мелких планктонных животных, а несколько позже - переходит к фитофагии; причем поедает как погруженные, так и наземные растения. Взрослые особи являются чисто растительноядными рыбами. Амур способен жить не только в пресной воде, но и в солоноватой - до 10-12‰.

Белый амур лучше всего ест рдесты, роголистник, ряску, элодею, мох, молодые побеги рогоза и тростника, и в то же время ряд растений не используются им в пищу. К таким растениям относятся кувшинка, кубышка, ежеголовник, гречиха земноводная, водяной перец, водные лютики, крупные экземпляры рогоза, камыша, тростника. Однако имеются и другие сведения; белый амур способен ломать высокий тростник, дергая за опустившиеся в воду листья, и поедать мягкую верхушечную часть стебля. Рогоз, более мягкий, чем тростник, растрепывается им у основания куста, а после падения в воду поедается целиком. Белый амур способен питаться наземными растениями во время высокого стояния воды и паводках.

В опытах, проведенных на ряде водоемов-охладителях тепловых электростанций, также наблюдалось избирательное отношение белого амура к растениям. Из 22 видов обитавших там прибрежно-водных растений в первую очередь поедались рдест гребенчатый, роголистник, элодея, ряска, лягушатник, мятлик болотный, рогоз, тростник. В то же время ситники, осоки, валлиснерия, калла, горец земноводный, камыш и ряд других растений не поедались белым амуром (Веригин и др., 1963; Никольский и др., 1979).

Белый амур обладает большой прожорливостью; при питании мягкой водной растительностью (лягушатником, рдестами, роголистником, элодеей, ряской) суточные рационы достигают 100-150 % массы тела рыб. Белый амур имеет более короткий кишечник по сравнению с другими рыбами-фитофагами, поэтому, чтобы удовлетворить потребность в питательных веществах, ему приходится пропускать через пищеварительный тракт большую массу растительности. К примеру, длина кишечника амура лишь немногим более чем в 2 раза превышает длину тела рыбы, тогда как у толстолобика она превышает длину рыбы более чем в 10 раз. В итоге, белый амур оказывает мощное воздействие на заросли прибрежно-водных растений и вовлекает этот вид первичной продукции в трофический цикл. Необходимо отметить и то, что значительная часть поглощенного амуром растительного материала, выделяется в слабо переваренном виде. По сведениям Н.С.Строганова (1963) в рыбоводных прудах Подмосковья количество фекалий, выделяемых популяцией белого амура за сезон, достигало 700-1000 кг/га. Фекальные массы являются хорошим

пищевым компонентом и доступны для использования бентосными организмами, в том числе и рыбами. Это создает предпосылку для увеличения продукции многих кормовых беспозвоночных, в первую очередь личинок комара-толкунца (мотыля) – ценной пищи для бентосных рыб. Все это делает рыб-фитофагов перспективными объектами искусственного расселения и разнообразных форм хозяйственного освоения.

Высокая прожорливость позволила использовать белого амура в борьбе с зарастанием водоемов, имеющих различное назначение – рыбоводных прудов, ирригационных каналов, водохранилищ, дренажных систем, водоемов-охлаждателей тепловых и атомных электростанций.

Белый лещ (*Parabramis pekinensis*), черный лещ (*Megalobrama terminalis*) и колючий горчак (*Acanthorhodeus asmusi*) также переходят после личиночной стадии на потребление растительной пищи. В строении пищеварительного тракта белого леща имеется ряд черт, характерных для растительноядных рыб; длина кишечника составляет 220-430% размера тела рыб разного возраста. На протяжении жизни белого леща происходит переход от животной пищи к растительной. С этим связано увеличение длины кишечника по мере роста рыбы. Размер кишечника колючего горчака составляет 580% длины тела. Основная его пища – это водоросли обрастаний и прибрежно-водная растительность. Животная пища у этих видов рыб отмечается в пищевом комке крайне редко.

Красноперка (*Scardinius erythrophthalmus*) относится к рыбам, в питании которой растительная пища (высшие растения, нитчатые водоросли, перифитон) имеет преобладающее значение над животной пищей. Мальки питаются в основном животной пищей, а с двухлетнего возраста эта рыба начинает отдавать предпочтение растительной пище.

К всеядным рыбам, с широким спектром питания и составом пищи относят язя (*Leuciscus idus*), голавля (*Leuciscus cephalus*), линя (*Tinca tinca*), плотву (*Rutilus rutilus*), каспийскую воблу (*Rutilus rutilus caspicus*), сазана (*Cyprinus caprio*) и ряд других. В их рационе водная растительная имеет не меньшее значение, чем животная пища.

К третьей группе рыб, для которых прибрежно-водные растения играют роль добавочной пищи, можно отнести чебака (*Leuciscus schmidti*), карася (*Carassius carassius*), уклею (*Alburnus alburnus*), окуня (*Perca fluviatilis*), подуста (*Chondrostoma nasus*) и др.

Все перечисленные виды рыб потребляют в основном мягкую водную растительность, и только рыбы, относящиеся к первой группе, поедают прибрежные растения.

К группе **птиц** (*Aves*), для которых растительные корма имеют первостепенное значение, относятся многие водоплавающие – это различные виды уток, лысуха, лебедь-шипун, лебедь-кликун, серый гусь, нырки и другие.

Первую группу составляют виды, для которых растительность является основным видом корма. К ней относятся, в первую очередь, свиязь (*Anas penelope*), серая утка (*Anas strepera*), лысуха (*Fulica atra*). Лысухи, камышницы (*Gallinula chloropus*), разные виды поганок (в основном *Podiceps auritus*) чаще всего поедают харовые водоросли, рдесты, роголистник, ряску, рогоз, элодею и тростник. Суточная норма лысухи и камышницы составляет около 100 г растений, утки – 120-150 г, серого гуся и лебедя-шипунa – около 1 кг. Стебли, листья и молодые побеги тростника охотно поедают гуси, особенно во время линьки, когда они не могут летать и прячутся среди высоких и густых зарослей. Молодыми побегами и корневищами растений питаются также многие виды уток (серая кряква, красноголовый нырок), лысухи.

Свиязь – специализированный растительноядный вид, поедает в основном зеленые части растений (хвощ, роголистник, ряска и др.), а также плоды рдестов, камыша и осок. Общее число кормовых растений при этом достигает 39 видов. Серая утка, ряд нырковых уток - красноносый нырок (*Netta rufina*), белоглазый нырок (*Aythya nyroca*) и красноголовый нырок (*Aythya ferina*) по типу питания близки к связи. Летом они потребляют вегетативные части (листья, побеги, корневища) 35 видов водных растений, причем наряду с мягкими используют в пищу и жестколистные - тростники, камыши, ежеголовники. Корм животного происхождения присутствует в рационе этих видов в незначительном количестве.

К группе растительноядных птиц, потребляющих как вегетативные части растений, так и их семена относится лысуха. Отмечено питание этого вида рдестами, урутью, роголистниками и харовыми водорослями, а также семенами камыша, ежеголовников, руппии и др. Животную пищу лысухи потребляют в незначительном количестве.

Лебедь-шипун (*Cygnus olor*), лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*), а также серый гусь (*Anser anser*) питаются подводными и надводными частями прибрежно-водных растений (камышом, ежеголовником, рогозом и телорезом), семенами и плодами ежеголовника, чилима, ежовника и др.

Ко второй группе водоплавающих птиц, у которых растительные и животные корма имеют одинаковое значение, относятся кряква (*Anas platyrhynchos*), шилохвость (*Anas acuta*), широконоска (*Anas clypeata*), чирок-свистунок (*Anas crecca*), чирок-трескунок (*Anas querquedula*). Они потребляют те же растения, что и перечисленные выше виды птиц. У кряквы кормовой рацион наполовину состоит из водных растений. В желудках чирка-свистунка и чирка-трескунка встречаются растительные остатки плодов рдестов, ежеголовника, вахты, стрелолиста, нимфейных и др. Даже такие нырковые утки, как гоголь, хохлатая чернеть, которые питаются в основном животными, в определенные периоды сезона переходят на растительную пищу.

Водная растительность для водоплавающих птиц имеет не только кормовое значение; их заросли служат местом гнездовий и надежной защитой во время линьки.

Из млекопитающих (*Mammalia*) активными потребителями прибрежно-водной растительности являются выхухоль (*Desmana moschata*), бобр (*Castor fiber*), ондатра (*Ondatra zibetica*), водяная крыса (*Arvicola terrestris*) и нутрия (*Myocastor coypus*). С зарослями растений связана жизнь многих млекопитающих. Так, у ондатры, бобра, водяной крысы в растительный рацион включены более 50 видов водных растений, а у насекомоядной выхухолы – 20 видов. Связь с растениями может быть не только прямой, но и опосредованной. Существование таких хищников, как колонок, лисица, горноста́й, корсак зависит от обилия мелких грызунов, размножение которых в немалой степени связано с наличием кормовых прибрежных растений. Очень часто эти хищники строят свои логова в густых зарослях тростника.

Выхухоль охотно поедает вегетативные органы, корневища, плоды и семена многих видов растений, и в частности кувшинку, нижние части стеблей ежеголовника, камыша и манника, корневища и клубневидные образования стрелолиста и рогоза. Причем установлено, что потребление разных видов растений и их органов приурочено к определенным периодам года. Камыш активно поедается в весенний период, ежеголовник – летом, корневища рогоза – в зимнее время. В течение круглого года выхухоль потребляет в пищу семена многих видов растений, нередко предпочитая их животным кормам. Считается, что ряд неудачных попыток акклиматизации выхухолей в новых местах, а также плохая выживаемость их в неволе, возможно, связана с недооценкой роли растительных кормов в их питании.

Речной бобр считается древесноядным и короядным животным, однако, как было установлено, он с удовольствием потребляет и прибрежно-водную растительность. В его рационе отмечено 75 видов растений; наиболее предпочитаемыми являются вахта, камыш, тростник, рогоз, кувшинка, таволга, зюзник, грави́лат. Поедает он молодые побеги растений, листья и их корневища.

В потреблении бобром древесных и травянистых кормов наблюдается отчетливо выраженная сезонность. В период с мая по август бобр отдает предпочтение травянистым растениям, в сентябре-октябре – их подземным органам, а в более холодное время года – древесным кормам и корневищам водных растений.

У ондатры излюбленным кормом являются рогоз, тростник, камыш – их молодые побеги, корневища и основания стеблей. Зверьки поедают зелень крестовника, основания розеток телореза, побеги тростянки, ве́ха, вахты, хвоща, завязи и плоды кувшинки и кубышки, аира пахучего. Последний является одним из излюбленных растений ондатры. Сусак зонтичный также является ценным кормовым растением для ондатры. Она поедает сочные основания стеблей и

корневища растений. При этом животные губят растений в 9 раз больше, чем их поедают. При высокой плотности популяции ондатры, она может практически полностью уничтожить прибрежно-водную растительность водоема, что вынуждает ее переселяться в другие места. Помимо питания, значительное количество прибрежных растений идет на строительство ее «хаток».

Водяная крыса питается исключительно растительной пищей. Состав ее кормов в течение года сильно различается. Летом крысы предпочитают зеленые корма - молодые побеги тростника, камыша, рогоза, хвоща, листья гречихи, рдестов, стрелолиста, вахты, белокрыльника, цветоносы сусака, корневища кувшинок. С наступлением осенне-зимнего периода животные переходят на питание корневищами и клубнями осок, рогоза, нимфейных, хвоща. Велико кормовое значение стрелолиста, особенно клубеньковых образований на корневищах, в которых осенью накапливается большое количество крахмала. Водяные крысы очень прожорливы. Суточная норма пищи близка к их массе. Воздействие крыс на прибрежно-водную растительность усугубляется еще и тем, что, поедают они только молодые части растений, оставляя при этом большое количество отходов.

У нутрий, также как и у других водных млекопитающих, животная пища, имеет второстепенное значение. Видовой состав кормов нутрии включает многие виды прибрежно-водных и болотных растений, и в первую очередь камыш, тростник, манник, лягушатник, ряску, рогоз, ежеголовник, стрелолист. Нутрии, так же как и водяные крысы, съедают только нижние, нежные части растений. Из-за этого объем остатков во много раз превосходит съеденную часть. Взрослое животное весом в 6-7 килограмм съедает в сутки 2-3 килограмма растений. Так что, воздействие нутрий на сообщество прибрежно-водных растений может быть исключительно велико.

ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ В СИСТЕМЕ ВОДНОГО БИОЦЕНОЗА

Прибрежно-водные растения - это не только пищевой компонент для организмов, но и среда обитания. Видовое разнообразие животных в зарослях макрофитов значительно выше, чем в открытой части водоема; велика численность и биомасса планктонных и бентосных организмов. Растения является поверхностью для развития перифитона; кроме того, они связаны между собой трофическими и метаболическим взаимоотношениями.

Растения определяют газовый состав воды, что оказывает непосредственное влияние на многие группы животных. В зарослях водных растений многие виды рыб (лещ, сазан, окунь, щука, карась золотой, карась

серебряный, вобла, язь, плотва, верховка, уклейка, белоглазка, густера, линь, вьюн, голец, щиповка, ротан и др.) мечут икру. Здесь же происходит нагул молоди и взрослых рыб, которые питаются различными беспозвоночными и водорослями, обитающими в зарослях водной растительности, а также находят укрытия от хищников.

Богатые растительными остатками донные отложения представляют собой питательную среду для бентосных организмов. Донные животные являются одной из наиболее многочисленных групп организмов, имеющих большое экологическое и хозяйственное значение. Они потребляют органическое вещество, принимают участие в самоочищении водоемов, составляют основу питания большинства видов рыб и водоплавающих птиц.

Сообщества растений играют существенную роль в жизни зоопланктона и других водных организмов. В их зарослях формируются благоприятные температурные условия и газовый режим, способствующие размножению и интенсивному росту животных. Они служат им надежным убежищем и защитой от хищников. Более половина видов ветвистоусых (Cladocera) в той или иной степени связаны с прибрежно-водными растениями. Для этого у них в процессе эволюции были выработаны специальные морфологические, физиологические и поведенческие адаптации (Н.Н.Смирнов, 1975).

Для большинства видов водоплавающих птиц заросли водных растений служат кормовой базой, а прибрежные растения – местом гнездовий.

Водная растительность регулирует не только концентрацию кислорода и углекислоты в воде, но и влияет на минеральный состав воды, кислотность и др. и этим оказывает воздействие на экосистему. В зарослях растений интенсивность физико-химических процессов значительно выше, чем в открытой части водоема. Этому способствуют не только сами растения, но и их обрастатели (перифитон), бактерии, планктонные и донные организмы.

Помимо абиотических факторов среды на состав и распределение прибрежно-водных растений значительное влияние оказывают взаимоотношения их с другими организмами водоема. От них зависит состояние водоемов, разнообразие, обилие населяющих их животных, водорослей, бактерий и грибов. В зарослях водной растительности обитает огромное множество разных беспозвоночных, биомасса которых может достигать несколько сот граммов на один квадратный метр поверхности воды.

ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Прибрежно-водная растительность играет существенную роль в жизни различных беспозвоночных (зоопланктона, зообентоса, обрастателей); в их зарослях формируются благоприятные температурные условия и газовый режим, способствующие размножению и росту животных. Они служат надежным убежищем и защитой от хищников. Богатые растительными остатками донные отложения представляют собой питательную среду для донной фауны. При умеренном зарастании водоемов создаются благоприятные условия для развития фитофильной фауны планктонных беспозвоночных, которые находят благоприятные условия для жизни. Ряд животных использует заросли погруженных растений только в период кладки яиц, нереста, питания личинок или в качестве убежищ.

В зарослях растений встречаются представители всех групп беспозвоночных, населяющих пресные водоемы: простейшие, моллюски, ракообразные, черви, насекомые и др. Большинство из них обитает на поверхности растений или на дне.

Бентос водоемов (организмы, обитающие на дне) состоит из личинок амфибиотических насекомых (хирономид и других групп двукрылых, ручейников, стрекоз, поденок), олигохет, моллюсков, ракообразных и др. Наибольшего развития достигают олигохеты, хирономиды и моллюски. Из них по численности преобладают олигохеты и хирономиды. Последние определяют сезонные колебания численности бентоса в результате вылета взрослых насекомых (имаго). Моллюски и олигохеты (в отличие от хирономид) – это постоянные обитатели водоемов, что и объясняет меньшие сезонные колебания их биомассы по сравнению с биомассой личинок насекомых. Моллюски, хирономиды и олигохеты являются кормом рыб, водоплавающих птиц, норки, выдры, выхухоли, обитающим по берегам водоемов.

Отличают также протозойный и бактериальный бентос, биомасса которого в ряде водоемов достаточно велика, несмотря на малые размеры слагающих организмов.

По способу питания в составе бентоса встречаются фитофаги, фильтраторы, хищники, некрофаги и сапрофаги, способные осуществлять полный цикл круговорота веществ (Арабина, Савицкий, Рыдний, 1988).

Одной из распространенных групп пресноводного бентоса являются олигохеты – малощетинковые черви (*Oligochaeta*). Они встречаются в любых водоемах, но большой численности достигают на илистом грунте стоячих водоемов и в сточных загрязненных водах. Ряд олигохет (из семейства *Tubificidae*) – чемпионы среди беспозвоночных по существованию в загрязненных водах. В составе пресноводных водоемов олигохеты численно занимают доминирующее место. Благодаря массовому развитию в ряде случаев

имеют основное значение в биологических процессах водоемов. Численность отдельных видов достигает нескольких тысяч экземпляров на один квадратный метр. Большинство видов – детритофаги. В зарослях водной растительности обитают черви семейств *Enchytraeidae*, *Aelosomatidae*, *Naididae*, *Tubificidae*.

В зообентосе видное место занимают моллюски. Они являются существенным компонентом биоценоза, играют немаловажную роль в биотическом самоочищении водоемов.

Брюхоногие моллюски, или улитки – второй после насекомых по разнообразию и значимости компонент пресноводного макробентоса. Большинство видов обитает в зарослях водных растений. Здесь они доминируют по биомассе в сообществе. Пик размножения приходится на середину лета, совпадая с массовым развитием макрофитов. В небольших количествах улитки встречаются в водоемах круглый год, переходя с живых растений на дно; питаются гниющими растениями и листовым опадом. Летом питаются в основном растительной пищей; обгрызают зеленые и отмирающие ткани растений, соскабливают перифитон или заглатывают иловые частицы.

На водных растениях происходит размножение моллюсков; откладывают кладки яиц, покрытые прозрачной студенистой оболочкой. Из яиц выходят маленькие (около 1 мм) улитки, имеющие раковину. Мелкие виды брюхоногих моллюсков живут в течение одного лета, крупные – 1-3 года.

Из моллюсков в зарослях растений обычны прудовики (*Lymnaea stagnalis*, *L. ovata*, *L. auricularia*, *L. truncatula*), физы (*Physa fontinalis*), булиниды (*Planorbarius corneus*, *P. corneus*, *P. purpura*), катушки (*Anisus albus*, *A. vortex*, *A. contortus*, *Planorbis planorbis*, *Armiger crista*), битинии (*Bithynia tentaculata*), затворки (*Valvata piscinalis*), живородка (*Viviparus contectus*), чашечки (*Acroloxus lacustris*) и другие. Все они обитают в зоне зарослей на растениях, камнях, корягах, иле. Численность отдельных видов достигает 500 экз./м².

Двустворчатые моллюски обитают на дне (иле и песке) в открытой части водоемов, однако довольно часто образует большие скопления в разреженных зарослях водной растительности или на границе их произрастания. Все они являются фильтраторами, и являются мощным фактором самоочищения водоемов. Большинство видов (перловицы, беззубки – *Anodonta stagnalis*, шаровки, горошинки) медленно передвигаются по дну (оставаясь при этом в полузакопанном состоянии). Один только пресноводный вид дрейссена (*Dreissena polymorpha*) прикрепляется к субстрату (растениям, камням, песку, бетонным сооружениям, трубам) прочными биссусными нитями. Крупные виды (особенно перловицы – *Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Crassiana crassa*) весьма требовательны к содержанию кислорода и живут в относительно крупных и чистых водоемах; мелкие горошинки (*Pisidium amnicum*, *Euglesa*

obtusalis) и шаровки (*Sphaeriastrum rivicola*, *Sphaerium nucleus*, *Musculium creplini*) встречаются повсеместно.

Насекомые составляют самую большую (по числу видов) часть пресноводного макробентоса и часто доминируют в донных сообществах по численности и биомассе. Они обитают в зарослях всех типов водоемов. Жизненный цикл насекомых включает стадии покоящегося яйца, личинки и имаго. Личинка по мере роста периодически линяет, – сбрасывает старую, потерявшую растяжимость шкурку, и растет скачкообразно, от линьки к линьке. У части насекомых между личинкой и имаго есть промежуточная стадия куколки – обычно малоподвижной, не питающейся и претерпевающей сложные внутренние превращения.

Насекомые сформировались в воздушной среде; большинство видов стадию имаго проводят на суше, но многие имеют водных личинок. В воде обитают личинки всех или некоторых видов примерно 10 отрядов насекомых, а также имаго некоторых видов двух отрядов (жуков и клопов). Наземная стадия имаго чаще всего приходится на летнее время. Летом и осенью из яиц вылупляются личинки, живут в водоеме около года (некоторые несколько лет), а к следующему лету взрослеют и вылетают.

В зарослях прибрежно-водной растительности распространены личинки стрекоз (отряд *Odonata*), которые, также как и взрослые, ведут хищный образ жизни. Они малоподвижны и охотятся главным образом из засады на мелких беспозвоночных (личинок поденок, двукрылых, жуков, рачков). Большая часть видов тяготеет к зарослям водных растений стоячих и слабопроточных водоемов.

Из стрекоз среди прибрежно-водных растений живут многие виды рода *Lestes* (семейство лютки), стрелок (роды *Erythromma*, *Coenagrion*), рода *Aeschna*, *Anax* (сем. коромысла), бабок (роды *Epithea*, *Cordulia*, *Comatochlora*) и настоящих стрекоз (сем. *Libellulidae*) – роды *Libellula*, *Sympetrum*, *Leucorrhinia*. Имаго откладывают яйца на поверхность водных растений, а некоторые – в ткани растения.

Личинки поденок (отряд *Ephemeroptera*) живут в водоемах; одни из них обитают под камнями, другие закапываются в ил или грунт, третьи – взбираются на растения. Большинство из них детритофаги, некоторые поедают растения или ведут хищный образ жизни. Развитие их протекает от одного года до трех лет. В это время они до 25 раз линяют, постепенно превращаясь во взрослую личинку с зачатками крыльев.

Взрослые особи не питаются и живут недолго – от нескольких часов до нескольких дней. Больше всего поденок в реках, в озерах их меньше, а в прудах встречается всего несколько видов. Из поденок среди водной растительности обычны нимфы семейств *Baetidea* и *Siphonuridae*.

Жуки, или жесткокрылые (*Coleoptera*) – один из самых богатых видами отряд насекомых. В нашей стране известно около 700 видов водных жуков. Водные жуки живут в различных водоемах; большинство предпочитает небольшие, стоячие и медленно текущие водоемы с богатой растительностью. В больших водоемах – жуки обычно только у кромки берега и в зарослях растений. Помимо чисто водных жуков, значительное число видов обитает на водных и прибрежно-водных растениях. Водные жуки одними из первых заселяют вновь образовавшиеся водоемы (в основном небольшие) и часто доминируют по разнообразию и обилию в сообществах временных водоемов. Питаются жуки по-разному: многие хищники (особенно плавунцы и их личинки), другие поедают водные растения, перифитон и детрит.

У наиболее типичных водяных жуков (плавунцы, вертячки, часть водолюбов) имеется ряд приспособительных особенностей строения, связанных с обитанием в воде. Их тело имеет обтекаемую форму и гладкую поверхность, что уменьшает сопротивление при передвижении в водной среде. Одна или две пары ног имеют плавательный тип строения и действуют наподобие весел.

Личинки водных жуков разнообразны по облику и строению; обычно они имеют ноги (иногда частично или полностью редуцированные), а по бокам или на конце брюшка часто несут трахейные жабры. Хищные личинки плавунцов или вертячек имеют внутри мандибул сосательный канал или желобок, с помощью которого они высасывают свою добычу.

С водными растениями связаны многие представители отряда жуков. Это прежде всего виды семейства *Chrysomelidae* (листоеды), большинство которых являются олиго- или монофагами. Жуки питаются листьями и пылью прибрежно-водных растений, причем ряд видов строго приурочен к определенным растениям.

Ряд видов семейства *Curculionidae* (долгоносики) – типичные обитатели прибрежно-водных растений, в тканях которых они развиваются и окукливаются. Из клопов, или полужесткокрылых (*Heteroptera*) лишь небольшая часть видов перешла к водному образу жизни. У клопов, как правило, личинки ведут тот же образ жизни, что и имаго, и отличаются только меньшими размерами, укороченными крыльями и недоразвитием половых органов.

Почти все водные клопы и их личинки – хищники (кроме всеядного семейства *Corixidae*); обитают главным образом в зарослях макрофитов прудов, озер и спокойных рек. Часть из них хорошо плавает и догоняет добычу (мелких насекомых, рачков и мальков рыб), другие малоподвижны и охотятся из засады. Водомерки бегают по поверхности воды и высасывают главным образом упавших наземных насекомых. Семейство *Corixidae* (гребляки)

всеядные – питаются животной и растительной пищей (водорослями и водными растениями).

Семейство водомерок *Gerridae* и семейство *Naucoridae* (плавты) зимуют на суше, остальные водные клопы – в воде. Речники (сем. *Aphelocheiridae*) приспособились к дыханию кислородом воды, остальные водные клопы дышат кислородом воздуха (скорпионы водяные – *Nepidae* - с помощью дыхательной трубки).

Бабочки, или чешуекрылые (*Lepidoptera*) – большой отряд, все имаго и почти все личинки (гусеницы) наземные; лишь небольшое число видов имеют водных личинок. Из бабочек с прибрежно-водными растениями связаны, прежде всего, виды семейства огневок (*Pyralididae*). Гусеницы бабочки *Nymphula nymphaeta* откладывает яйца на нижнюю сторону листьев кувшинок, водокраса, рдестов, а их гусеницы питаются тканями этих растений. Гусеницы *Calactysta lemnata* строят чехлик из ряски, которой и питаются.

Ручейники (*Trichoptera*) населяют реки, ручьи, озера и водохранилища. Личинки обитают главным образом среди водной растительности на различных грунтах: песчаных, илистых, каменистых. Предпочитают участки водоемов с чистой водой. Большинство видов являются растительноядными; питаются водными растениями, перифитоном, детритом, в то же время среди них имеются – хищники. Личинки живут как в домиках из песчинок, растительных частиц, так и без домиков – свободно. Куколки всех видов находятся в домиках. Взрослые насекомые живут среди прибрежной растительности всего несколько дней: после спаривания и откладки яиц погибают. Яйца откладывают непосредственно в воду, на водную растительность, камни, коряги.

Одной из преобладающих групп бентоса являются личинки комаров - хирономиды: доминируют несколько десятков видов. В разные годы в одном и том же водоеме преобладают разные виды. Это связано с тем, что для массового развития личинок того или иного вида необходимо благоприятное сочетание многих абиотических и биотических факторов среды. Хирономиды играют важную роль в самоочищении водоемов; не только утилизируют органическое вещество, но и выносят его за пределы водоемов при вылете окрыленных форм. Имеются сведения, что с 1 га поверхности рыбоводных прудов вылетает от 14 до 28 миллионов насекомых, что составляет 37-42 кг сырой массы живого вещества. В естественных водоемах эта цифра составляет около 20 млн.экз./га. На долю хирономид приходится более 50% вылетевших насекомых (Арабина, Савицкий, Рыдный, 1988).

Ракообразные (*Crustacea*) – большая группа беспозвоночных, включающая как крупные донные формы, так и мелкие виды, населяющие толщу воды и дно водоемов. В пресных водах ракообразные наиболее разнообразны в составе зоопланктона. Из планктонных ракообразных в

зарослях встречается ряд видов отрядов *Cladocera*, *Calanoida* и *Cyclopoida*: *Chydorus sphaericus*, *Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina obtusirostris*, *Scapholeberis mucronata*, *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti*.

В зарослях растений зарегистрировано около 100 видов фитофильных ракообразных. Численность отдельных видов рачков достигает 40 тысяч экземпляров на одном растении (в частности, рдесте). Наиболее богато представлены ракообразные на погруженных растениях; их численность достигает свыше 20 тысяч на одном килограмме растений или 1,6 г/кг. Наиболее массово представлены *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus trunkatus* (Ломакина, 1980).

Среди зарослевых ракообразных встречаются как свободноплавающие, так и факультативно планктонные виды (то есть, сидящие на растениях). К последним относится бокоплав (*Gammarus*), который обитает среди водной растительности на глубине около 1 м; в некоторых водоемах он очень часто становится доминирующим по массе видом среди планктонных организмов (Козлов, Садчиков, 2002).

В густых зарослях прибрежно-водных растений (осок, хвощей, тростника, рогоза, ежеголовника, камыша) происходит накопление на дне разлагающихся остатков. Это приводит к ухудшению условий среды обитания животных, в результате чего видовое их разнообразие резко снижается. В таких зарослях встречаются в большом количестве водяные ослики, олигохеты, легочные моллюски.

ПЕРИФИТОН

Поверхность погруженных в воду растений является средой обитания многих организмов, которые объединены общим термином «перифитон» (от «пери» – вокруг, «фитон» – растение). Под перифитоном понимается сообщество организмов, заселяющих поверхность растений и различных предметов, находящихся в толще воды. В состав перифитона входит большое количество различных организмов, относящихся к бактериям, грибам, эпифитным водорослям, простейшим, нематодам, губкам, мшанкам, личинкам насекомых, моллюскам и др.

За счет сорбционных процессов на поверхности растений аккумулируется пищевой субстрат – органические и минеральные соединения. Кроме того, сами растения экскретируют в среду различные органические вещества, которые стимулируют развитие животных и водорослей.

С.Н.Дуплаков (1933) в одной из своих работ приводит историческую справку появления термина «перифитон». Ранее сообщества организмов, обитающих на рыхлых грунтах, камнях, корягах, водных растениях и

погруженных в воду предметах, относили к бентосу (Геккель, 1890; здесь и далее по Дуплаков, 1933). Затем появился термин «нарост» (aufwuchs), в основном для сообществ, обитающих на камнях, растениях, сваях и др. В 1916 г. вместо этого термина стал применяться термин «обрастания» (bewuchs). В 1924 г. А.Л. Бенинг (1924) вводит термин «перифитон» применительно к сообществам, обитающим на твердом субстрате на некотором расстоянии от дна (в основном, предметах, внесенных в воду человеком - сваи, лодки, пароходы и др.). Все остальные сообщества обрастателей он относит к «бентосу». А.Л.Бенинг считал главным фактором среды обитания перифитона – жизнь на субстрате в более динамичных условиях, чем на дне, притом часто вдали от берега и над поверхностью дна.

Г.С.Карзинкин (1925) именуется «наростом» сообщества, обитающие на водных растениях, а «обрастателями» - сообщества на мертвом субстрате. В другой своей работе (Карзинкин, 1927) в понятие «перифитон» включает сообщества организмов, обитающие на растениях, сваях, камнях (то есть, те, которые возвышаются над поверхностью дна). Сообщества, обитающие на дне отнесены к «бентосу». Исследователи, работающие на море, используют термин «обрастание». В настоящее время эта терминология используется большинством специалистов.

В зависимости от условий среды в составе перифитона могут преобладать растения или животные. Растения чаще всего доминируют на субстрате в хорошо освещенных участках (у поверхности или в средней части растений). У дна и в затененных местах преобладают животные (Карзинкин, 1926, 1927). С глубиной биоценозы беднеют, как количественно, так и качественно. На глубине 3 м водорослей уже нет. Биоценоз перифитона, развившийся на стеклах, которых перемещали с поверхности водоема на глубину 5 м, сильно изменялся: водоросли через несколько дней выпадали из его состава, тогда как животные оставались те же (Дуплаков, 1925).

Процесс обрастания внесенных в воду предметов (в частности, стекол и деревянных дощечек) начинается сразу же; уже через несколько часов на их поверхности обнаруживались одиночные клетки многих видов водорослей. Окончательный состав обрастателей формируется уже к 8-10 дню. Руководящими формами являются виды *Oedogonium*, которых сопровождают виды *Spirogira*, *Bulbochaeta*, *Stegioclonium*. В открытой части водоема обрастание предметов осуществляется медленнее, чем у берега. В пелагиали доминирующими являются диатомовые, тогда как в прибрежье – зеленые нитчатки. У берега видовой состав обрастателей богаче, чем вдали от берега (Дуплаков, 1925, 1928).

Состав перифитона очень разнообразен. Так в водорослевых обрастаниях литоральной зоны озера Глубокое (Московская обл.) обнаружено 102 вида водорослей (в основном зеленых) (Ассман, 1951), Онежского озера -

511 видов, из которых доминировали диатомовые (Рычкова, 1975). В начале лета и осенью в озере Красное (Карелия) преобладали диатомовые (в основном виды *Melosira*, *Tabellaria*), в середине лета – зеленые (*Spirogira*, *Oedogonium* и др.). Биомасса перифитона на растениях (тростник, камыш, хвощ, кубышка, рдесты и др.) изменяется в пределах 7-42 грамма на один квадратный метр погруженных растений, на камнях – до 140 г/м² (Рычкова, 1973; Басова, 1974). В Онежском озере перифитон (с учетом скал, камней и др.) составил 53% фитомассы водных растений (Рычкова, 1973, 1975).

Сравнение состава обрастателей на естественных (водные растения) и искусственных (дерево, стекло) субстратах показало, что разница в видовом составе несущественна (Дуплаков, 1925; Ассман, 1951; Рычкова, 1975), однако взаимоотношения между растениями и перифитоном значительно шире, чем связи типа «организм – неорганический субстрат» (Ратушняк, 1993).

В опытах показано, что между хозяином и эпифитными водорослями идет процесс переноса продуктов фотосинтеза. Такой взаимный обмен продуктами проходит не только непосредственно от растения к растению, но и после выделения растением-хозяином метаболитов в воду с последующим поглощением выделенных веществ растением-эпифитом. Выделение метаболитов регулирует рост обрастателя, замедляя или ускоряя его. Однако, несмотря на это эпифитные водоросли, входящие в состав перифитона, часто развиваются в таких количествах, что отрицательно влияют на фотосинтетические процессы растения-хозяина; это порой приводит к их угнетению (Macan, Kitching, 1976).

Видовой состав животных-обрастателей довольно разнообразен: у основания растений преобладают иловые формы животных – тубифициды, личинки тендипедид; в средней части растений – губки, мшанки, личинки и куколки насекомых, а ближе к поверхности, при достаточном освещении – доминируют водоросли.

ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ И ФИТОПЛАНКТОН

Водная растительность и фитопланктон, как все автотрофные организмы, нуждаются в солнечном свете, углекислоте, биогенных элементах.

В разреженных биоценозах прибрежно-водная растительность и фитопланктон развиваются параллельно, не вступая в конкурентные отношения. При увеличении интенсивности зарастания водоема прибрежно-водная растительность начинает подавлять развитие фитопланктона. Это происходит уже при биомассе водной растительности около 1,5 кг/м³ (Кутова, 1973). Объясняется это главным образом недостатком солнечного света в зарослях и конкуренцией за биогенные элементы, изменением ионного состава

водной среды, а также отрицательным метаболическим воздействием. При разрежении зарослей за счет их выедания белым амуром биомасса фитопланктона восстанавливается, а продукция увеличивается в десять и более раз (Кузьмичева, 1976).

Однако некоторые авторы (Астапович, 1967, 1972; Ляхнович, 1972; Астапович и др., 1973; Копылова, 1973) отмечают снижение биомассы фитопланктона в зарослях прибрежно-водной растительности при полной обеспеченности его витаминами, биогенными и микроэлементами, объясняя это отрицательным воздействием метаболитов высшей водной растительности. Экспериментально показано отрицательное влияние высших растений на развитие синезеленых водорослей - *Anabaena robusta*, *Anabaenopsis intermedia*, *Microcystis aeruginosa* и др. (Коган, Крайнюкова, 1977), причем альгицидным действием обладают водные экстракты (в частности, рогоза, тростника), полученные из различных частей растений (Мережко, 1971). Возможность пищевой конкуренции в данном случае исключалась, поскольку в конце опыта в культуральной среде было достаточно азота и фосфора.

Снижение таким способом численности фитопланктона имеет большое значение в системе водоснабжения городов и населенных пунктов, так как многие водоросли при массовом развитии придают воде запахи и неприятные привкусы. «Цветение» водоемов являются настоящим бедствием в водоснабжении, так как по настоящее время практически отсутствуют эффективные способы удаления водорослей и выделяемых ими органических веществ, придающие воде те или иные запахи. Запахи вызывают водоросли, относящиеся к различным систематическим группам:

- *Asterionella* (из диатомых) – слабо выраженный землистый запах; при значительных количествах этих водорослей – запах герани, при больших количествах – сильный рыбный запах;
- *Tabellaria* – (из диатомовых) - ароматичный, гераниевый, рыбный;
- *Dinobryon* (из золотистых) – фиалки, рыбный;
- *Synura* (из золотистых) – огуречный, рыбный;
- *Pandorina*, *Eudorina* (из зеленых) – рыбный запах;
- *Anabaena*, *Aphanizomenon* (из синезеленых) – запах плесени, травы, при больших количествах - настурций;
- *Mallomonas* (из золотистых) – фиалковый и рыбный запах;
- *Cryptomonas* (из криптофитовых) – приторно фиалковый запах;
- *Ceratium* (из динофитовых) – зловонный запах;
- *Uroglenopsis* (из золотистых) – запах рыбьего жира.

Так что не очень приятно пить воду с запахом одеколона или рыбьего жира. Прибрежно-водные растения являются одним из простых способов борьбы с водорослями, а, соответственно, и с запахами воды.

Большое значение в жизни водоемов имеет выделение водными растениями антибиотических веществ, типа фитонцидов. Химический состав фитонцидов разных видов растений различен и представляет комплекс различных органических соединений. Они включают «питательные», «ростовые» и «поведенческие» вещества (Lucas, 1961 по Хайлов, 1971). Выделения растений, подобно биогенным элементам, участвуют в регулировании продукционных процессов. Метаболическая регуляция формирования структуры растительных сообществ является основной, в противовес концепции пищевой конкуренции при сравнительно небольших плотностях особей (Федоров, Кафар-заде, 1978). Выделения водных растений в среду оказывает влияние не только на формирование растительных сообществ, в значительной мере определяют взаимоотношения между видами растений, в том числе и с водорослями.

Таким образом, погруженная водная растительность может использоваться для регуляции численности фитопланктона и в борьбе с «цветением» водоемов, что и предлагается некоторыми исследователями (Францев 1961).

ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ И БАКТЕРИИ

В воде бактерии находятся во взвешенном состоянии (бактериопланктон), на водных организмах в составе обрастаний и в донных отложениях. Стебли и листья прибрежно-водной растительности являются местом обитания не только водорослей, но и бактерий. Заселение любой поверхности, в том числе и растений бактериями осуществляется довольно быстро, начиная уже с первых суток (Карзинкин, 1934).

Растения и обитающие на их поверхности бактерии чаще всего находятся между собой в мутуалистических взаимоотношениях (Горбенко, 1973). Растения выделяют различные метаболиты, которые утилизируются бактериями. Этот процесс имеет в значительной степени общебиологический характер. Экологическое значение этого явления довольно трудно переоценить. Оно оказывает влияние на формирование растительных сообществ, определяет взаимоотношения между растениями и организмами-деструкторами, и в первую очередь бактериями. Последние, разлагая органические вещества, вовлекают в биотический круговорот минеральные соединения, необходимые для роста растений. В процессе эволюции организмы приспособились с одной стороны к использованию метаболитов другого вида, с другой – выработали защитную реакцию от негативного их воздействия.

Роль водных растений (Морозов, 2001) сводится, прежде всего, к:

- стимуляции деятельности микроорганизмов, обитающих на их поверхности и непосредственно в воде, продуктами своего метаболизма;
- созданию активной адсорбирующей и перерабатывающей поверхности;
- поддержанию высокого окислительного уровня за счет обогащения воды растворенным кислородом.

В связи с повышенным содержанием в прибрежной зоне легкоусвояемого органического вещества в зарослях отмечено большее количество бактерий (Кудрявцев, 1978). В толще зарослей растений численность бактерий достигает несколько десятков миллионов клеток в одном миллилитре воды, в илах – несколько десятков миллиардов клеток в одном грамме наилка.

Однако, отмечены случаи отрицательного воздействия растений, в частности, водных мхов (*Riccia fluitans* и *Amblystegium riparium*) на сапрофитную микрофлору (Кокин, Тимофеева, 1962). В зарослях погруженных водных растений содержание сапрофитной микрофлоры было ниже, чем на открытых участках. Эксперименты с элодеей и харовыми водорослями показали, по мере роста растений наблюдается снижение численности бактерий (Кабанов, 1961; Кокин, 1963).

При отмирании прибрежно-водных растений происходит интенсивное развитие бактерий и грибов (Lammens, Veide, 1978). Кроме того, при обогащении воды продуктами распада наблюдается развитие бактериопланктона. По мере разложения прибрежно-водных растений происходит увеличение количества бактерий, разлагающих клетчатку, сахар и крахмал (Мессинева, Горбунова, 1946).

Разложение водных растений происходит в несколько этапов (Кокин, 1982):

- начало распада; происходит выделение в среду водорастворимых веществ, интенсивное развитие микроорганизмов, и как результат – минерализация органического вещества;
- стабилизация содержания в воде биогенных веществ;
- потребление выделенных биогенных веществ и дальнейшее развитие растений.

Водная растительность определяет продуктивность прибрежной зоны водоемов; ее прижизненными и посмертными потребителями являются бактерии, грибы, зообентос и рыба. Однако, чрезмерное развитие прибрежно-водной растительности приводит к эвтрофированию и заболачиванию водоемов (Кокин, 1982).

ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ И ГРИБЫ

Грибы играют важную роль в деструкции органического вещества морских и пресноводных экосистем. Они участвуют в деградации практически всех органических субстратов, в том числе - лигнина, хитина, кератина и других труднодоступных соединений, которые плохо разлагаются бактериями.

Прибрежно-водная растительность относится к категории трудно разлагаемого органического вещества. Кроме водных растений в водоемы поступает большое количество листового опада деревьев и кустарников, произрастающих по их берегам. Именно на растительных остатках (водных растениях и листьях деревьев) часто встречаются сапротрофные грибы. В разложении подобного органического вещества принимают участие бактерии, актиномицеты, беспозвоночные, однако все же главенствующая роль в этом процессе принадлежит грибам. В первую очередь велика роль грибов в разложении лигниноцеллюлозных комплексов (Kaushik, Hynes, 1971).

Как правило, между грибами и бактериями при разложении органического вещества обнаруживается довольно четкая сукцессионная последовательность. Грибы доминируют на начальной стадии разложения органических веществ, содержащих целлюлозу, а бактерии приходят им на смену на заключительной стадии деструкционного процесса (Suberkropp, Klug, 1976).

подавляющее большинство водных грибов развивается на живых и мертвых растениях, являясь перифитонными и бентосными организмами. В то же время некоторые грибы являются паразитами растений и животных. Многие грибы в своем развитии имеют планктонные стадии. Кроме того, грибы являются полноценной пищей для многих гидробионтов, – начиная от простейших и заканчивая рыбами.

Между водными растениями и перифитоном, в состав которого входят и грибы, существуют сложные взаимоотношения. Взаимодействия макрофитов и грибов многогранны. Растения выделяют в среду органические соединения, которые используются перифитонными бактериями, грибами, водорослями и беспозвоночными. Грибы, в свою очередь, продуцируют биологически активные вещества широкого назначения, которые утилизируются растениями. По-видимому, здесь происходит нечто подобное при взаимоотношении гриба и водоросли в лишайнике. Водные растения, как живые, так и мертвые подвергаются постоянному воздействию грибов, как сапротрофных, так и паразитических.

В настоящее время общепризнанно, что грибы являются гетерогенной группой низших безхлорофильных организмов. Но для удобства и по микологической традиции их по-прежнему часто объединяют в одну группу под общим названием «грибы». Под грибами в широком смысле понимают не только собственно настоящие грибы из царства *Fungi* (с 5 отделами - *Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota* и сборным отделом *Deuteromycota*), но и грибоподобные организмы.

На водных растениях обнаружено свыше 200 видов сапротрофных и паразитических грибов и грибоподобных организмов (Кузнецов, 2003 а, б).

В пресноводных водоемах доминируют хитридиевые и сапролегниевые грибы. В зонах с переменной соленостью встречаются как морские, так и пресноводные виды грибов, причем видовое разнообразие в таких местах обычно выше, чем в прилегающих участках моря и рек.

Чем выше степень загрязнения, тем чаще наблюдается поражающее действие паразитарных грибов. Не последняя роль в этом процессе принадлежит обычным сапротрофным грибам, которые вместе с паразитарными грибами поражают живые растения. В водоемах, используемых для выращивания рыбы (пруды, некоторые водоемы-охладители), среди грибов возрастает доля сапротрофных видов с коротким циклом развития: хитридиевые грибы *Rhizophyidium pollinis-pini*, *Phlyctochytrium papillatum*, страменопилы - гифохитриомицет *Anisolpidium saprobium* и оомицет *Lagenidium rugmaeum*.

Паразитические грибы поражают представителей всех систематических групп макрофитов, вызывая в некоторых случаях их эпифитотии. Наиболее известная и масштабная эпифитотия среди макрофитов произошла в Северной Атлантике у берегов Северной Америки и Европы в начале 30-х годов XX века, а в Белом море в конце 50-х годов (Renn, 1936; Young, 1943; Алим, 1962). Морское цветковое растение – зостера морская (*Zostera marina*) было поражено микомиксиной *Labyrinthula sp.*, вызвавшего почти полную гибель этой травы.

В Белом море заросли морских трав *Zostera marina* и *Z. nana* до 60-х годов занимали обширные площади илисто-песчаной литорали на глубинах до 2,5 м (иногда до 6 м). Биомасса зостеры достигала 6 кг/м² (Гемп, 1962). В 1960 г. произошла ее массовая гибель (Алим, 1962), что нанесло колоссальный урон прибрежным экосистемам. Так, например, численность знаменитой беломорской сельди, которая нерестилась в зарослях зостеры, резко сократилась. То что произошло с другими организмами, обитавшими в ее зарослях, не поддается описанию. После этой эпифитотии заросли *Z. marina* восстанавливались очень медленно: в 1980-е годы ее максимальная биомасса составляла всего 2,5 кг/м², обычно значительно меньше – около 0,4 кг/м² (Возжинская, 1986; Вехов, 1995), а *Z. nana* перестала встречаться

(Вехов, Пронькина, 1983). Всего с беломорской зостеры выделено 64 вида сапротрофных и паразитических организмов, из них, 35 - облигатно морские (Кузнецов, 2003 а, б).

Паразитические свойства грибов используют борьбы с зарастанием водоемов макрофитами. Так, дейтеромицетный гриб *Cercospora rodmanii* широко используется в качестве средства биологической борьбы с водным гиацинтом (*Eichhornia crassipes*). Родина этого красивого растения пойма реки Сан-Франциско в Бразилии. Вначале водный гиацинт перебрался в США в качестве декоративного растения, затем в водоемы Центральной Америки, Африки, Азии. Это растение размножается в тропических и субтропических водоемах настолько интенсивно, что препятствует движению судов. По некоторым сведениям растительный покров настолько плотен, что по нему можно ходить. При благоприятных условиях одно растение в течение 10 месяцев может закрыть зеркало воды площадью 4 тысячи квадратных метров, а количество растений на таком участке может достигать 8-18 миллионов экземпляров. Гриб действует избирательно и не оказывает негативного влияния на другие водные растения (Conway, Cullen, 1978). Так что два американских материка дали миру не только водный гиацинт, но и элодею канадскую, с которой мы хорошо знакомы.

ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И САМООЧИЩЕНИЕ ВОДОЕМОВ

Основными источниками загрязнения водоемов являются хозяйственно-бытовые, промышленные и сельскохозяйственные стоки. Хозяйственно-бытовые и сельскохозяйственные стоки содержат большое количество всевозможных органических веществ, детергентов, пестицидов, минеральных удобрений и продуктов их распада, тогда как промышленные - имеют огромный набор разнообразных химических соединений, большинство которых являются токсичными.

Загрязненность многих водоемов РФ превышает предельно допустимые концентрации (ПДК) в среднем по нефтепродуктам на 47-63%, фенолам на 45-68%, легкоокисляемым органическим веществом (БПК₅) на 20-23%, аммиачному азоту на 24% и т.д. (Морозов, 2001).

Загрязнения водоемов подразделяют на **аллохтонное** – вносимое извне, и **автохтонное** - собственное загрязнение. Автохтонное загрязнение происходит в результате жизнедеятельности водных организмов, в том числе и прибрежно-водной растительности. После отмирания в среду поступают их метаболиты, биогенные вещества и продукты распада. Аллохтонные

загрязнения – это все то, что приносят в водоемы сточные воды, поверхностные стоки, дождевые и воздушные массы.

Особой формой загрязнения является эвтрофирование водоемов, то есть обогащение их биогенными веществами, что приводит к интенсивному развитию водорослей и прибрежных растений. Это чаще всего происходит за счет поступления в водоемы бытовых и сельскохозяйственных стоков. Способность водной растительности к накоплению и использованию этих веществ (прежде всего фосфора и азота) делает их активными участниками процесса самоочищения природных вод.

Загрязнение водоемов приводит к изменению структуры сообществ, их видового и количественного состава. Интенсивные загрязнения сельскохозяйственными и бытовыми стоками приводят к зарастанию и заболачиванию водоемов, а промышленными – к нарушению и полной деградации биоценозов.

Водоемы обладают уникальным свойством – способностью к самоочищению. Под самоочищением понимается комплекс воздействия химических, физических и биологических факторов на экосистему водоема, в результате деятельности которых качество воды приходит к первоначальному (или близкому к нему) состоянию. Разумеется, это наблюдается при небольшой степени загрязнения водоемов.

К физическим факторам относятся такие процессы, как седиментация взвешенных веществ, ветровые перемешивания, течения, колебания температур и др. Химические процессы самоочищения – это окисление и распад органических веществ в водоеме, которые приводят к появлению в среде относительно простых соединений (аммиак, углекислота, нитраты, сульфаты, фосфаты, метан). Последние в дальнейшем утилизируются различными гидробионтами. Биологическое самоочищение водоемов осуществляется за счет жизнедеятельности растений, животных, грибов, бактерий и тесно связано с физико-химическими процессами.

Самоочищение водоемов осуществляется в анаэробных и аэробных условиях. Анаэробно протекают процессы разрушения органических веществ с преимущественным участием бактерий, грибов и простейших. В этом случае в процессе распада органического материала в среде накапливают промежуточные продукты (аммиак, сероводород, низкомолекулярные жирные кислоты и др.), которые при наличии кислорода окисляются далее.

В аэробных условиях разрушение органического субстрата осуществляется в присутствии кислорода до простых соединений, которые в дальнейшем вовлекаются в биотический круговорот. В этом процессе принимают участие практически все население водоемов. Большую роль в процессах самоочищения загрязненных вод играют прибрежно-водные растения.

Прибрежно-водная растительность, выделяя при фотосинтезе кислород, оказывает благотворное влияние на кислородный режим прибрежной зоны водоема. Обитающие на поверхности растений бактерии и водоросли (перифитон) выполняют активную роль в очистке воды. В зарослях прибрежно-водных растений развивается фитофильная фауна, которая также принимает участие в самоочищении воды и донных отложений; организмы бентоса утилизируют органическое вещество илов и обитающих там бактерий. Под влиянием всех этих процессов в воде повышается содержание растворенного кислорода, возрастает ее прозрачность и содержание биогенных веществ, снижается минерализация воды и количество промежуточных продуктов распада органического вещества (Кузнецов, 1970).

В последние годы макрофиты стали успешно использоваться в практике очистки вод от биогенных элементов, фенолов, ароматических углеводородов, микроэлементов, нефти и нефтепродуктов, тяжелых металлов, различных минеральных солей из сточных и природных вод, в обеззараживании животноводческих стоков от разных форм патогенных микроорганизмов.

Роль прибрежно-водных растений в самоочищении водоемов в общем виде можно свести к следующему:

1. Механическая очистительная функция, когда в зарослях растений задерживаются взвешенные и слаборастворимые органические вещества;
2. Минерализация и окислительная функция;
3. Детоксикация органических загрязнителей.

Механическая очистительная функция. Вместе с поверхностными стоками в водоемы поступает большое количество взвешенных и слаборастворимых органических и минеральных веществ. Прибрежно-водная растительность вместе с животными-фильтраторами (моллюсками, зоопланктоном) выполняет роль механического фильтра. Роль животных-фильтраторов в этом процессе достаточно велика. Так, в Волгоградском водохранилище двухстворчатые моллюски (при численности порядка 650 экз./м²) за вегетационный период отфильтровывают около 840 млрд. м³ воды. При этом они извлекают из толщи воды 96 млн. тонн взвешенных веществ, из которых 1/3 осаждают на дне (Кондратьева, 1970). Интенсивность фильтрации воды ракообразными такова, что они способны профильтровать весь объем воды всего за несколько суток (Гутельмахер, Садчиков, Филиппова, 1988).

Эффективность действия фильтрующего барьера определяется густотой фитоценоза (то есть, количеством побегов на единицу площади), наличием у растений водных корней и степени их развития, формой и величиной листьев и общей поверхностью растений. Это приводит к уменьшению скорости течения в зоне зарослей и оседанию взвешенных частиц.

Оседанию взвеси способствует слизь на поверхности растений. Исследования показали, чем больше поверхность растений и их ослизненность, тем эффективнее осуществляется очистка воды от взвешенных частиц. Растения способны утилизировать и включать в свой метаболизм некоторое количество осевших на их поверхности органических и минеральных взвесей, в том числе и токсических соединений. Часть их инактивируется в растительных тканях и аккумулируется в надводных и подземных органах растений. Некоторые соединения, такие как фенолы, ароматические углеводороды выделяются в атмосферу через устьица. Стебли и листья растений образуют огромную поверхность для развития перифитона, который выполняет активную роль в очистке воды.

Большое значение имеет наличие у некоторых растений водных корней. У тростника, к примеру, они образуются под водой в узлах побегов. Общая поверхность этих корней в зависимости от числа побегов может в 10-15 раз превышать площадь, занимаемую растениями. Роль водных корней в очистке воды от растворенных и взвешенных частиц чрезвычайно велика. Так, в лабораторных экспериментах заросли тростника и рогоза задерживали водными корнями до 90% взвешенных веществ, содержащихся в животноводческих стоках (Кроткевич, 1982). Эти исследования свидетельствуют о больших возможностях использования прибрежно-водной растительности для защиты водоемов от взвешенного материала, содержащегося в сточных водах.

На растениях хорошо задерживаются не только взвешенные частицы, но и органические эмульсии, жировые и нефтяные пленки. Они вместе с минеральными частицами и органическими суспензиями образуют более крупные агрегаты, которые в дальнейшем разрушаются уже донными организмами. К примеру, разложение нефти в присутствии растений протекает в 3-5 раз интенсивнее, чем без них (Морозов, 2001).

В летнее время при снижении уровня воды в реках и водохранилищах часть прибрежной растительности оказывается на суше. Поверхностные стоки, попав в такие заросли макрофитов, частично задерживаются ими, частично просачиваются в почву, и продвигаются дальше к реке подземным стоком. При этом практически все взвешенные и многие растворенные загрязняющие вещества задерживаются почвой и корнями прибрежных растений. Корнями растений, в первую очередь поглощаются органические вещества и биогенные соединения (азот, фосфор, калий и др.).

В зарослях имеет место и переработка осевшей на растениях взвеси. Органические и минеральные компоненты используются в процессе метаболизма самих растений и их обростателей.

Под влиянием фитофильтрации увеличивается прозрачность воды, снижается ее минерализация. Основная роль в этом процессе принадлежит прибрежным (тростнику, рогозу, камышу, маннику и др.) и погруженным растениям (рдестам, элодее, роголистнику, урути и др.).

Высшая водная растительность оказывает благоприятное влияние на кислородный режим водоема. В фотосинтетической аэрации водоемов макрофиты играют не меньшую роль, чем фитопланктон. Содержание кислорода в воде под влиянием растений, особенно погруженных, увеличивается, в результате чего происходит быстрое окисление органического вещества, ускоряется процесс нитрификации, усиливается потребление фотосинтетиками свободной углекислоты.

Минерализация сложных органических соединений происходит в присутствии кислорода. При сильном загрязнении запасы растворенного кислорода быстро расходуются, отчего самоочищение воды замедляется. Прибрежно-водные растения оказывают благотворное влияние на кислородный режим водоема и тем самым ускоряют процесс самоочищения. Некоторые исследователи считают, что чем богаче водоем растениями, тем выше его минерализующая способность. Это происходит не только за счет выделенного растениями кислорода, но и за счет того, что макрофиты своим присутствием создают благоприятные условия для жизнедеятельности бактерий, перифитона, обитателей толщи и дна водоема.

Крупные макрофиты (такие как тростник, рогоз, рдесты, роголистник и др.), затеняя поверхность воды и поглощая биогенные и другие минеральные соединения, являются мощным антагонистом синезеленых и иных водорослей, подавляют их развитие и этим они устраняют вредное для гидробионтов «цветение» водоемов.

В процессе метаболизма высшие водные растения выделяют в среду физиологически активные вещества, типа фитонцидов и антибиотиков. Это приводит к снижению численности патогенной микрофлоры. Показано, что в зарослях макрофитов коли-титр бывает значительно ниже, чем в открытых участках водоема. Кроме того, растения выделяют в среду различные метаболиты, органические кислоты, полифенолы, которые оказывают благоприятное воздействие на жизнедеятельность гетеротрофных бактерий и других организмов. Стебли растений представляют собой огромную поверхность для развития различных микроорганизмов, которые выполняют активную роль в деструкции органического вещества и очистке воды.

Учитывая положительное влияние растений на минерализацию органического вещества в водоемах, некоторые исследователи предлагают культивировать их с целью повышения очистительной способности водоемов

различного назначения, борьбы с «цветением» вод и размывом берегов (Мережко, 1973; Кроткевич, 1976, 1982; Морозов, 2001).

Каким же требованиям должны удовлетворять прибрежно-водные растения? Они должны быть максимально устойчивы к сильно загрязненным стокам, иметь мощную корневую систему, способную поглощать и перерабатывать многие загрязнения, хорошо расти в загрязненных водоемах, образовывать высокорослые и густые заросли, продуцировать большую биомассу, способную аккумулировать многие минеральные и токсичные вещества, легко возобновляться при скашивании.

В первую группу входят такие прибрежные растения, как тростник, рогоз, камыш, ирис, аир, манник, ежеголовник и др.

Вторую группу представляют растения, плавающие на поверхности воды: ряска, кубышка, кувшинки, сальвиния, водокрас и др. Они используются для доочистки стоков, прошедших полную биологическую очистку. Определенный интерес представляют ряска, хорошо растущие на разбавленных животноводческих стоках.

Третья группа – это полностью погруженные растения. Их роль сводится к механическому задерживанию взвесей и поглощению из воды минеральных и органических веществ. Наиболее типичные виды – рдесты, уруть, роголистник, элодея. Они образуют густые заросли на глубине 2-3 метра. Исследования показали, что скорость поглощения фосфора погруженными растениями в 2-10 раз выше, чем - полупогруженными (такими как стрелолист, манник, рогоз и др.) (Дмитриева, Эйнон, 1987).

Многие специалисты считают, что именно прибрежно-водная растительность является основным фактором формирования и регулирования качества воды природных водоемов, поскольку растения в больших количествах поглощают не только биогенные, балластные, но и токсичные вещества минерального и органического происхождения. К тому же воздушно-водные растения способны расти и развиваться при недостатке и даже при полном отсутствии кислорода в илах благодаря аэренхимному строению корней и других органов.

Кроме того, водная растительность, прежде всего высокорослая, оказывает механическое и физико-химическое воздействие на водную среду, в которой она развивается.

Аккумуляция растениями химических элементов. Растения способны извлекать из воды многие жизненно важные для них элементы и органические соединения и этим снижают степень эвтрофирования водоемов. Так, полупогруженные тростник, рогоз, камыш, ежеголовник, аир в больших количествах извлекают из воды азот, фосфор, кальций, калий, серу, железо, кремний. Для азота и фосфора обнаружена четкая

корреляция между их содержанием в воде и в растениях. Растения накапливают в сотни и тысячи раз больше биогенных веществ по сравнению с их содержанием в окружающей среде.

К примеру, по данным П.Г.Кроткевича (1970) один гектар густых зарослей тростника может аккумулировать в своей биомассе до 6 тонн различных минеральных веществ, в том числе калия – 860 кг, азота – 170 кг, фосфора – 120 кг, натрия – 450 кг, серы – 280 кг, а кремния – 3700 кг. Кремний придает прочность стеблю и другим тканям тростника. По другим данным тот же тростник при урожае 44 т/га (сухого вещества) аккумулирует в своей массе до 670 кг азота, 280 кг фосфора, 420 кг калия, 200 кг кальция, 400 кг хлора и многие другие вещества (Якубовский, Мережко, Шиян, 1975). Погруженные растения на 1 кг сухой массы аккумулируют в среднем 50 г азота, 3 г фосфора и 45 г калия (Гигевич и др., 2000).

Скорость потребления биогенных веществ достаточно высока. К примеру, болотник и камыш уже через 6 часов потребляли до 60% внесенного в среду фосфора. Тростник обыкновенный, рогоз узколистный и рогоз широколистный с такой же скоростью потребляют нитратный и аммонийный азот, который в значительных количествах присутствует в хозяйственно-бытовых и сельскохозяйственных сточных водах. При этом развитие растений происходит лучше при нитратной форме азота; биомасса их в этом случае в 7 раз выше по сравнению с контролем.

В дневное время фосфор поглощается в два раза интенсивнее, чем ночью, что указывает на участие этого элемента в фотосинтетических процессах (Дмитриева, Эйнон, 1987).

Биогенные вещества, прежде всего, накапливаются в листьях и генеративных органах. Наиболее высока их концентрация в побегах ранней весной (за счет перемещения из корневой системы). По мере роста биомассы концентрация постепенно снижается, а к концу вегетации (начиная с августа) происходит отток элементов минерального питания в подземные запасующие органы растений. Так, к концу вегетационного сезона содержание азота в корневой системе тростника возрастало в 3-4 раза. Однако значительная часть элементов все же остается в отмерших остатках растений и при их разложении снова возвращается в водоем, вторично загрязняя его. Поэтому для поддержания водоема в «здоровом» состоянии требуется систематическое выкашивание водных растений.

Концентрация многих химических элементов в тканях растений напрямую зависит от их содержания в грунтах и в воде. Консервация биогенных элементов в подземных органах имеет немаловажное значение для формирования качества воды (Кроткевич, 1976).

Растения, имеющие развитую корневую систему, большей частью черпают запасы биогенов из донных отложений, так как грунты всегда имеют

значительно большую концентрацию питательных веществ, чем вода. Однако содержание биогенных веществ даже в донных отложениях в несколько раз ниже их содержания в органах растений. В целом погруженные растения являются резервуаром-накопителем биогенных веществ, изымая их из воды на длительный срок.

Эксперименты с полупогруженными растениями показали, что в поглощении биогенных и иных элементов существенную роль играет корневая система. Растения с обрезанными корнями теряют способность к потреблению биогенов (в частности, фосфора), тогда как при удалении надводных частей скорость потребления фосфора не изменяется (Дмитриева, Эйно, 1987). В лабораторных экспериментах (Кроткевич, 1970) корневая система ириса ложноаирного, камыша озерного и рогоза узколистного после суточной экспозиции задерживает более 90% взвешенных веществ, содержащихся в животноводческих стоках. Слой песка, через который осуществлялась фильтрация, составлял всего 15 см. Эти результаты свидетельствуют о больших возможностях использования фильтрационного метода для защиты водоемов от поступающих в них с поверхностными стоками загрязняющих и токсичных веществ.

Помимо хозяйственно-бытовых сточных вод в водоемы поступает значительное количество промышленных стоков, содержащих «букет» самых разнообразных соединений, многие из которых являются токсичными для животных и растений. Ряд микроэлементов, присутствующих в водоемах в малых концентрациях, играют положительную роль в жизни растений (влияют на их рост, дыхание, обмен, питание, размножение и др.). При увеличении концентрации этих веществ они становятся токсичными практически для всех гидробионтов.

Прибрежно-водные растения извлекают из воды и грунта не только необходимые им биогенные элементы, но и соединения тяжелых металлов, синтетические поверхностно-активные вещества и многое другое. Поглощение растениями минеральных веществ характеризуется видовой специфичностью и может достигать довольно существенных величин. Так, для ряда водохранилищ Украины содержание цинка в растениях составляло (максимальные значения; выражено в мг/кг сырого веса): камыш озерный – 10, рогоз узколистный – 19, тростник обыкновенный – 10, рдест блестящий – 22, рдест гребенчатый – 20, ряски – 192, нитчатые водоросли – 108, фитопланктон – 144 (Варенко, 1977). По другим данным содержание марганца в различных видах макрофитов составляет в среднем 485 мг на 1 кг воздушно-сухой массы с колебаниями от 66 до 2900 мг. Повышенной способностью накапливать марганец обладает водяной орех, рдест красноватый. Полностью погруженные растения содержат в 2-3 раза больше марганца, чем земноводные и надводные. Ряска малая особенно много накапливает бор, а харовые водоросли – медь (Кокин, 1982).

Способность высших водных растений накапливать вещества в концентрациях, превышающих фоновые значения, позволила использовать их в системе мониторинга и контроля за состоянием окружающей среды (Гигевич, Власов, 2000). Высокая поглотительная способность водных растений делает их идеальными тестовыми объектами для определения антропогенных химических нагрузок на водоем.

Для индикации антропогенной нагрузки специалисты предлагают использовать плавающие на поверхности воды и погруженные гидрофиты: ряску, водокрас, кубышку, рдесты, элодею, роголистник и др.

Обобщенно можно утверждать, что растения накапливают в тканях тем больше химических элементов, чем больше их содержится в воде в доступном для растений виде. Кроме того, высшим водным растениям свойственна избирательность в накоплении не только макро-, но и микроэлементов, в том числе и тяжелых металлов. Ниже приводятся результаты исследований, взятые из работы Г.С.Гигевича, Б.П.Власова, Г.В.Вынаева (2001). В этой работе представлены литературные сведения и собственные исследования авторов по содержанию металлов в тканях водных растений некоторых водоемов Беларуси.

Так, содержание **никеля** в водных растениях колеблется от следовых количеств до 41 мг/кг сухого веса (максимальное значение отмечено у частухи подорожниковой), что в 135 раз превышает среднее фоновое содержание никеля в гидрофитах.

Среднее фоновое содержание **меди** в гидрофитах относительно чистых водоемов составляет 3,5 мг/кг сухого веса. В загрязненных водоемах содержание меди в водных растениях намного превышает фоновые величины, причем максимальные концентрации зафиксированы у воздушно-водных растений (136 мг/кг – у сусака зонтичного).

Высокое содержание **свинца** наблюдается у разных видов гидрофитов загрязненных водоемов. При средней фоновой величине содержания свинца в гидрофитах 2,4 мг/кг (в относительно чистых водоемах) максимальные значения отмечаются у воздушно-водных растений, в частности тростнике – 833 мг/кг сухого веса. Вблизи промышленных городов содержание свинца в растениях составляет 6-56 мг/кг сухого веса, что в 3-20 раз превышает фоновые величины.

Содержание **цинка** в гидрофитах в среднем составляет 1,4 мг/кг сухого веса, а максимальное – наблюдается у элодеи канадской и штукении гребенчатой (178 и 108 мг/кг сухого веса), что в 125 раз выше среднего значения содержания этого элемента по водоемам Беларуси.

Самое высокое содержание **титана** отмечено у харовых водорослей (до 130 мг/кг сухого веса), элодеи канадской и урути мутовчатой (около

100 мг/кг сухого веса) при среднем фоновом содержании титана в гидрофитах 8 мг/кг сухого веса.

Содержание **хрома** у водных растений в среднем составляет 0,3 мг/кг сухого веса, однако у гидрофитов (элодея, рдесты, роголистник, уруть), произрастающих вблизи промышленных городов, зафиксированы высокие концентрации хрома, в 125 раз превышающие средние фоновые значения.

Максимальное содержание **ванадия** (около 19 мг/кг) наблюдается у погруженных растений (харовые водоросли, элодея, штукения гребенчатая, роголистник, уруть), тогда как среднее фоновое значение составляет 3,6 мг/кг сухого веса. Высокие концентрации ванадия отмечаются у растений, как в загрязненных, так и в относительно чистых водоемах.

Концентрация **марганца** колеблется в водных растениях в широких пределах: от следовых до 3180 мг/кг сухого веса (харовые водоросли). Марганец – второй после ванадия элемент, имеющий в водных растениях Беларуси величины, превышающие не только естественные фоновые, но и критические (более 500 мг/кг сухого веса растения). Больше всего марганца накапливают погруженные гидрофиты, причем как в загрязненных, так и в относительно чистых водоемах.

Исследования показали (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001), что наибольшая аккумулирующая способность техногенных элементов отмечена у погруженных растений. На первом месте по интенсивности накопления стоят харовые водоросли, затем идут элодея, роголистник, рдесты, уруть. Погруженные растения накапливают тяжелые металлы в 10 раз интенсивнее, чем прибрежно-водные (Gullizzoni, 1975). Некоторые растения избирательно аккумулируют эти соединения. Так, ряска накапливает достаточно много бора, харовые водоросли – медь, тростник – ртуть (Eriksson, Mortimer, 1975). Интенсивность поглощения токсичных соединений зависит от времени года и развития растений; наибольшее содержание элементов наблюдается в период их интенсивного роста, а наименьшее – осенью.

В относительно чистых водоемах содержание тяжелых металлов (хром, никель, титан, цинк, медь, свинец) в гидрофитах находится на уровне фоновых величин или незначительно их превышает. Вблизи крупных промышленных городов эти показатели намного превышают естественные фоновые значения. Что же касается накопления водными растениями марганца и ванадия, фоновые показатели заметно выше уровня их естественного содержания, приводимые в литературных источниках. В некоторых случаях концентрация марганца и ванадия намного превышает уровень токсичности для большинства макрофитов (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001).

В то же время прибрежно-водные растения обладают достаточно высокой устойчивостью к солям тяжелых металлов. Так, тростник обыкновенный может существовать без видимого для себя вреда при концентрациях от 100 до 300 мг/л меди серноокислой, ртути азотнокислой, кобальта хлористого, железа серноокислого, хрома азотнокислого, цинка серноокислого. Свинцовые соединения являются токсичными для животных и человека при концентрации 0,3-0,5 мг/л. В экспериментах с тростником азотнокислый свинец вносили в концентрации от 6 до 600 мг/л при одноразовой дозе. За семь приемов в аквариум было внесено 2000 мг/л азотнокислого свинца и, несмотря на увеличивающиеся дозы, рост тростника не прекращался (Кроткевич, 1982).

В лабораторных экспериментах при фильтрации через заросли растений сточных вод животноводческого комплекса крупного рогатого скота количество различных минеральных солей уменьшалось на 37-57%, хлоридов - на 56%, сульфатов – на 34%. В этих опытах лучшие результаты показали тростник, рогоз, ирис ложноаировый, камыш и другие макрофиты (Кроткевич, 1982).

Прибрежно-водные растения способны концентрировать радиоактивные вещества и, таким образом, участвуют в дезактивации вод. Многие виды растений обладают высоким избирательным накоплением радиоактивных элементов. Накапливающая способность гидробионтов характеризуется таким показателем, как коэффициент накопления – соотношение концентрации изотопа в организме и воде. Коэффициент накопления у мхов (сфагнум, фонтиналис) составляет 1600 в течение суток, у ряски в течение трех суток экспозиции составил 2500-4000 при концентрации ^{90}Sr 10^{-7} – 10^{-10} Ки. Для сравнения коэффициент накопления радиоактивного стронция у зеленых водорослей составляет 6000.

Погруженные водные растения, которые в процессе фотосинтеза откладывают на поверхности листьев углекислый кальций, способны накапливать вместе с ним и ^{90}Sr . В “корочке” карбоната кальция содержится в 7-10 раз больше стронция, чем непосредственно в листьях.

Разные экологические группы прибрежно-водных растений накапливают радиоактивные изотопы неодинаково: наибольшее количество аккумулируют погруженные растения, далее идут виды с плавающими листьями, а меньше всего – воздушно-водные. Некоторые виды водных растений обладают более высокой аккумулирующей способностью. Так, у элодеи коэффициент накопления ^{57}Co в течение суток составляет 1500 (по другим данным – до 4000), а ^{90}Sr - 1400. Высокой способностью накапливать радиоизотопы отличаются харовые водоросли, которые извлекают из воды до 60% суммарной радиоактивности. Они могут служить индикаторами на радиоактивное загрязнение водоемов (Кокин, 1982). Технология очистки водной среды с

применением растений намного экономичнее других способов. Причем освобождение от радионуклидов может сочетаться с очисткой воды от других загрязняющих веществ.

Так что, прибрежно-водная растительность может аккумулировать из природных и сточных вод многие химические элементы и, тем самым, способствует снижению их концентрации в среде. Поэтому признается рациональным их культивирование в водоеме или в системе очистки загрязненных вод с последующим удалением (выкашиванием) (Францев, 1961). Удаление и дальнейшая переработка растений позволит утилизировать многие токсичные и радиоактивные соединения.

Минерализация и окислительная функция. Деструкция и минерализация сложных органических соединений до простых и безвредных происходит двумя путями: в результате физико-химических процессов и с участием растений.

В первом случае окисление происходит в присутствии растворенного в воде кислорода. Поэтому, чем выше его содержание, тем быстрее и лучше протекает процесс минерализации и самоочищения водоема. Однако при сильном загрязнении водоема запасы растворенного кислорода быстро расходуются, а пополнение его за счет газообмена с атмосферой протекает медленно, отчего самоочищение замедляется.

Во втором случае минерализация протекает с участием растений: либо в процессе метаболизма, либо в водной среде, но опять-таки с участием кислорода, выделяемого растениями. Этот процесс в жизни водоема имеет ведущее значение, ибо интенсивность биохимических реакций в живом организме выше интенсивности чисто химических реакций, свободно протекающих в водоемах.

Минерализующая способность водоема прямо пропорциональна интенсивности развития в нем прибрежно-водной растительности. Это происходит не столько за счет выделенного растениями кислорода, но и за счет метаболитов, стимулирующих деятельность перифитона, развивающегося на их поверхности.

Детоксикация органических загрязнений. В городских и промышленных стоках, даже прошедших полную биохимическую очистку, в водоемы поступает значительное количество опасных загрязнений (фенолы, пестициды, ядохимикаты и др.). Возникает вопрос, какова роль высших водных растений в детоксикации этих веществ в процессе самоочищения?

Установлено, что тростник, рогоз, камыш, ирис и другие макрофиты способны поглощать из воды не только инертные соединения, но и физиологически активные вещества типа фенолов, пестицидов, нефтей,

нефтепродуктов и др., если, конечно, они не превышают летальные для растений концентраций.

Некоторые токсичные соединения не только поглощаются растениями, но и включаются в метаболизм, что имеет большое значение для их детоксикации. Так, некоторая часть потребленного растениями фенола выделяется в атмосферу через устьица. К примеру, деструкция фенолов в присутствии харовых водорослей протекает более интенсивно, чем в зарослях высших растений, что объясняется наличием у них фермента фенолоксидазы (Тимофеева и др., 1977).

Фенолы и их производные удаляются из загрязненных вод с помощью водных растений, прежде всего погруженных. Исследования показали, что в течение суток одно растение камыша озерного весом около 100 г способно извлечь из воды до 4 г фенола. Фенолы поглощаются и включаются в метаболизм других растений (в частности, зостерой, водяным гиацинтом и др.). Присутствие водных растений в 2-3 раза ускоряет окисление фенольных соединений (Кокин, 1982).

Вместе с водными растениями в разрушении высокотоксичных органических соединений (в частности, фенолов, нефти, пестицидов и др.) принимают участие микроорганизмы (бактерии, водоросли, грибы), обитающие на их поверхности. При этом происходит интенсивное потребление кислорода аэробными микроорганизмами. Так что деструкция токсичных соединений происходит как за счет самих макрофитов и ферментов бактерий, так и за счет фотосинтетической аэрации, обеспечивающей жизнедеятельность всех аэробных организмов.

В водоемы в значительных количествах поступают различные ядохимикаты, в частности хлорорганические соединения. Эти вещества также накапливаются водными растениями. Изучение влияния некоторых пестицидов на жизнедеятельность разных видов тростника, рогоза, рдеста, ряски, урути, роголистника и др. показало, что растения способны поглощать и накапливать эти ядовитые соединения (Мережко и др., 1977; Якубовский и др., 1975; Кокин, 1982). В экспериментальных условиях уруть в течение 3-7 дней удаляла из водоема до 50% дифенамида, а водный гиацинт – до 80%; эти растения разлагают этот гербицид на менее устойчивые соединения, которые в дальнейшем разрушаются микроорганизмами.

Ценность водных растений заключается в том, что они могут не только концентрировать ядохимикаты, но и способны разлагать высокотоксичные соединения на менее токсичные, и, в конечном счете, обезвреживать их.

Деструкция нефтяных загрязнений. В России по разным оценкам в результате аварий и утечек ежегодно теряется от 10 до 20 млн. тонн нефти. По другим сведениям эта цифра достигает 25 млн. тонн. Официальные данные значительно скромнее – около 5 млн. тонн (Аренс, Гридин, 1997).

Существенная часть нефти и нефтепродуктов в конечном счете оказывается в водоемах.

Заросшие прибрежно-водной растительностью водоемы достаточно легко справляются с поступающими в них нефтяными загрязнениями. Причем, чем выше степень зарастания, тем интенсивнее протекают процессы самоочищения водоемов. В зарослях макрофитов нефть подвергается с помощью микроорганизмов биологическому окислению и вовлекается в обменные процессы, причем не только бактерий, но и других гидробионтов, в том числе и растений. Наиболее устойчивыми к нефтяному загрязнению являются тростник, рогоз, камыш, сусак, осоки, роголистник, уруть, элодея и другая прибрежно-водная растительность. В присутствии нефти (конечно, в небольших концентрациях) рост тростника, рогоза и камыша протекает более интенсивно (в среднем на 10-15 см), чем в опытах без нефти (Кроткевич, 1982; Морозов, 2001).

Различные виды нефти (сырая, товарная, эмульгированная, а также нефтепродукты) при концентрации 1 г/л в присутствии растений исчезают через 5-10 дней, а без растений – на 28-32-й день опыта. Так что высшие водные растения ускоряют бактериальное разложение нефти и нефтепродуктов в 3-5 раз.

Разрушение нефти и нефтепродуктов осуществляется в основном за счет жизнедеятельности нефтеокисляющих и сапрофитных бактерий. Процесс разрушения нефти происходит сразу же после ее поступления в водоем; количество микроорганизмов резко увеличивается, достигая своего максимума на 3-4 день. Микробиологические процессы приводят к разрушению нефтяной пленки и нефти в толще воды, уменьшению концентрации в воде кислорода и, наоборот, – к увеличению содержания углекислоты. По мере уменьшения количества нефти численность бактерий постепенно снижается.

Роль прибрежно-водных растений в самоочищении воды от нефти достаточно велика: прежде всего, фотосинтетическая аэрация поддерживает в среде достаточное количество кислорода, выделения экзометаболитов стимулируют развитие нефтеокисляющих бактерий, развитая поверхность растений увеличивает зону контакта между нефтью и бактериями. Так, содержание кислорода в зоне зарослей в 2-3 раза выше, чем открытой части водоема; наибольшее насыщение воды кислородом отмечается в дневные часы во время интенсивных фотосинтетических процессов.

Предполагается, что эпифитная микрофлора, обитающая на поверхности растений, способна усваивать углеводороды нефти или продукты ее разрушения.

Прижизненные выделения высших водных растений (аминокислоты, углеводы, органические кислоты, летучие амины, витамины, органический углерод и др.) являются стимулятором и питательной средой для

нефтеокисляющих и гетеротрофных микроорганизмов (Ратушняк, 1993). Доказательством служат опыты с сухими прутьями ивы, кустарников, высохших стеблей рогоза и др., которые представляли собой поверхность соприкосновения нефтяного загрязнения с окисляющей микрофлорой. В этих опытах возрастание численности бактерий происходило очень медленно, а пленка нефти сохранялась неизменной даже на 14-17 сутки опыта (Морозов, 2001, 2003).

Интенсивность разложения нефти во многом зависит от условий среды – рН, температуры, наличия биогенных и минеральных солей, биостимуляторов и др.

Из физических и химических факторов существенное влияние на деятельность нефтеокисляющих бактерий оказывают температура и рН среды (Розанова, 1967; Миронов, 1970, 1973; Морозов, 1976; Морозов, Николаев, 1978). Температура воды в интервале 20-28°C наиболее благоприятна для развития нефтеокисляющих бактерий. Наилучшие результаты разрушения нефти и нефтепродуктов получены в интервале рН 6,0-7,5. Интервал рН от 5 до 9 вполне приемлем для жизнедеятельности нефтеокисляющих бактерий. Эти значения рН благоприятны и для жизнедеятельности других гетеротрофов. Для достижения высокой биодеградации нефти необходимо наличие в среде не только минеральных форм азота, фосфора и других биогенных элементов, но и различных стимуляторов, выделяемых прибрежно-водными растениями.

В процессе разрушения нефти часть окисленных соединений включается в метаболизм бактерий и растений, а оставшаяся - перерабатывается с образованием нетоксичных и малотоксичных соединений. Так что, разложение нефти – результат совместной деятельности гетеротрофных микроорганизмов и прибрежно-водных растений. Первые выступают, как основные деструкторы и минерализаторы загрязняющих веществ, а вторые – как индукторы, поглотители и потребители окисленных соединений. По мнению Н.В.Морозова (2001, 2003) биоинженерные сооружения, основанные на применении прибрежно-водных растений, позволяет сократить время очистки загрязненных стоков в 2-5 раз, а нефтяных загрязнений – уменьшить на 95-100%.

ОЦЕНКА СТЕПЕНИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОД ПО ПОКАЗАТЕЛЬНЫМ ОРГАНИЗМАМ

Оценка качества воды природных водоемов проводится с помощью различных методов, среди которых наиболее распространенными являются биологические методы.

Оценка степени загрязнения вод по биологическим показателям, то есть, по видовому и количественному составу фауны и флоры, осуществляется двумя путями:

- по присутствию в водоемах индикаторных организмов;
- по результатам сравнения населения водоемов на загрязненных и чистых участках.

В первом случае пользуются разработанными системами индикаторных организмов, с помощью которых (по присутствию или отсутствию тех или иных видов и их относительному количеству) можно отнести водоем или его отдельные участки к определенному классу вод.

Во втором, – заключение дается по результатам сопоставления состава населения на разных участках водоема, в разной мере подверженных загрязнению.

Наиболее разработанной является система Кольквитца-Марссона и ее последующие модификации. Эти исследователи (Kolkwitz, Marsson, 1908, 1909) разработали систему показательных организмов для оценки степени загрязнения (сапробности) вод, которая в дальнейшем послужила основой для многих последующих систем биологического анализа.

Кольквитц и Марссон установили четыре зоны загрязнения вод (олигосапробная, α -мезо – и β -мезосапробная, полисапробная) и дали списки видов-индикаторов, характерных для каждой из них. В дальнейшем списки видов претерпевали некоторые изменения - дополнялись и исправлялись. Списки основных видов-индикаторов сапробности представлены в ряде методических руководств: Унифицированных методах исследования качества вод (1966) и в Избранных методах исследования вод (1972).

Система Кольквитца-Марссона за время своего существования неоднократно усовершенствовалась; некоторые из новых методик мы приводим ниже. При подготовке настоящей главы использованы материалы из обзора А.В.Макрушина (1974а, б).

Вычисление средней величины сапробности биоценоза. Результаты, основанные на использовании одних только видов-индикаторов, достаточно сложно интерпретировать. С одной стороны, среди большого перечня видов-индикаторов имеются организмы, относящиеся к разным зонам сапробности, с другой – в полученных результатах свободно могут ориентироваться лишь специалисты-систематики. Поэтому в дальнейшем были предложены методы, позволяющие оценить среднюю сапробность биоценоза и облегчающие понимание результатов биологического анализа неспециалистами.

Метод представления результатов биологического анализа в графической форме был предложен Кнеппом (Knopp, 1954, 1955).

Количество встреченных в пробе особей видов-индикаторов системы Кольквитца-Марссона оценивалось Кнеппом по семибальной шкале (1 – единично, 2 – мало, 3 – от мало до средне, 4 – средне, 5 – от средне до много, 6 – много, 7 – массово). Раздельно подсчитывалась сумма баллов олиго-, β -мезо, α -мезо – и полисапробных видов. Найденные суммы откладывались на графике - на вертикальной оси, причем сумма баллов олиго-и β -мезосапробов принималась за положительные значения, а, α -мезо – и полисапробов, – за отрицательные. На горизонтальной оси откладывалось расстояние между станциями.

Соединяя соответствующие точки прямыми линиями, получают фигуру (рис. 11), которая визуально показывает соотношение видов-индикаторов (в пределах каждой зоны сапробности) в обследованных участках водоема. Из представленных результатов легко может быть получена кривая среднего балла (кривая «центра тяжести»), показывающая на какой ступени сапробности находится тот или иной участок водоема. Ее получают путем вычитания из суммы баллов больших значений – меньших. На рис. 11 кривая «центра тяжести» обозначена пунктирной линией.

Представленные на рисунке 11 значения могут быть дополнены графиком «относительной чистоты» водоема (рис. 12), показывающим отношение суммы баллов олиго-и β -мезосапробных организмов (в процентах) к сумме баллов всех показательных видов. Зеркальным отражением кривой «относительной чистоты» водоема является кривая «относительной загрязненности», показывающая отношение суммы баллов α -мезо – и полисапробов к сумме баллов всех показательных организмов.

Достоинство этих методов – выразительность графиков, с помощью которых можно наглядно показывать степень загрязнения водоема на разных его участках.

Пантле и Букк (Pantle, Buck, 1955; Pantle, 1956) предложили характеризовать степень загрязнения водоемов индексом сапробности (S). Для этого они приняли индикаторную значимость (s) олигосапробов за 1, β -мезосапробов – за 2, α -мезосапробов – за 3 и полисапробов – за 4. Относительное количество особей вида (h) оценивается следующим образом: случайные находки приняты за 1, частая встречаемость – 3 и массовое развитие – 5. Индекс сапробности обследуемой станции вычисляется по формуле:

$$S = \sum s h / \sum h$$

В полисапробной зоне он равен – 4,0-3,5 ; в β -мезосапробной зоне – 3,5-2,5 ; в α -мезосапробной зоне – 2,5-1,5; в олигосапробной зоне – 1,5-1,0.

Результаты, полученные с помощью этого метода, в основном отражают соотношение показательных организмов и совпадают с другими показателями загрязнения. Достоинство этого метода заключается в том,

что с его помощью можно уловить различия внутри каждой из зон сапробности (Pantle, 1960).

Ротшайн (Rotschein, 1959, 1962) предложил индекс сапробности, аналогичный индексу Пантле и Букка. При расчете этого индекса учитываются сапробные валентности и индикаторный вес показательных организмов по Зелинке и Марвану (см. ниже) (Zelinka, Marvan, 1961). Каждой ступени сапробности придается определенное числовое значение:

- ксеносапробная ступень - $S_x = 90$,
- олигосапробная ступень - $S_o = 70$,
- β -мезосапробная ступень - $S_\beta = 50$,
- α -мезосапробная ступень - $S_\alpha = 30$,
- полисапробная ступень - $S_p = 10$.

Для отдельных ступеней сапробности подсчитывают, как при расчете средневзвешенных сапробных валентностей по Зелинке и Марвану, суммы P (ΣP), являющиеся произведением частоты встречаемости видов, их сапробной валентности и индикаторного веса.

Наибольшая ΣP и две соседних с ней ΣP для ступеней сапробности умножают на соответствующие значения $S_x \dots S_p$, полученные три произведения складывают и делят на сумму трех соответствующих ΣP , Индекс Ротшайна равен:

$$S = (S_1 \Sigma P_1 + S_2 \Sigma P_2 + S_3 \Sigma P_3) / (\Sigma P_1 + \Sigma P_2 + \Sigma P_3),$$

где: ΣP_2 является наивысшей ΣP .

Полученные значения индекса S истолковывают следующим образом:

- ксеносапробная ступень – 90 – 80,
- олигосапробная ступень – 80 – 60,
- β -мезосапробная ступень - 60 - 40,
- α -мезосапробная ступень – 40 - 20,
- полисапробная ступень - 20 - 10.

При расчете индекса Ротшайна (в противоположность индексу Пантле и Букка) принимают во внимание не все виды показательных организмов, а только те, которые относятся к ступени с наибольшей ΣP и к двум соседним к ней.

В том случае, если наибольшая ΣP приходится на одну из крайних ступеней сапробности (ксеносапробную или полисапробную), при расчете индекса учитывается не две, а одна соседняя ступень. Если две ΣP равны, то также принимаются во внимание только две ступени сапробности.

Сапробная валентность и индикаторный вес показательных организмов. Многие виды-индикаторы встречаются в водоемах двух или даже трех зонах сапробности, что является причиной неточности при установлении средней сапробности биоценоза.

Чтобы уточнить результаты биологического анализа Зелинка и Марван (Zelinka, Marvan, 1961, 1966) ввели понятие сапробной валентности. Сапробная валентность вида показывает в какой мере он характерен для той или иной степени сапробности. Она выражается одной или несколькими цифрами, сумма которых для конкретного вида равна 10.

Сапробные валентности установлены авторами на основании многолетней регистрации сборов биологических проб, сравнивая их с химическими анализами среды обитания организмов и литературными данными.

Для того, чтобы при оценке степени загрязнения повысить роль видов, присутствие которых наиболее характерно для определенной степени сапробности, по сравнению с видами, встречающимися в разных зонах сапробности, Зелинка и Марван ввели понятие “индикаторный вес” (J) организма. Он оценивается для каждого конкретного вида в баллах (от 1 до 5), который показывает насколько высоко индикаторное значение того или иного вида.

Для определения степени сапробности всего биоценоза рассчитывают средневзвешенные сапробные валентности для ксеносапробной степени – А, для олигосапробной степени – В, для β-мезосапробной степени – С, для α-мезосапробной степени – D, для полисапробной степени – Е, по следующим формулам:

$$A = \sum a_i h_i J_i / \sum h_i J_i ; \quad B = \sum b_i h_i J_i / \sum h_i J_i ; \quad \text{и т.д.}$$

где: h_i - величина, характеризующая количество особей i -того вида; J_i - индикаторный вес i -того вида; a_i, b_i, c_i и т.д. – сапробные валентности вида i .

Величины сапробной валентности и индикаторного веса организмов находят по специальной таблице (Zelinka, Marvan, 1961, 1966). Высчитываются произведения aJ_h, bJ_h, cJ_h и т.д. для каждого вида и их суммы. Эти суммы делятся на суммы произведений J_h . Полученные значения А, В, С, D, Е являются средневзвешенными сапробными валентностями биоценоза, сумма которых равна 10.

Зелинка и Марван (Zelinka, Marvan, 1961, 1966) в своих работах приводят список видов-индикаторов сапробности с указанием их сапробных валентностей и индикаторного веса вида. Позже количество видов-индикаторов и их показательные характеристики были уточнены и расширены работами других авторов (Zelinka, Sladecsek, 1964; Sladcekova, Sladecsek, 1966; Sladecsek, 1969; Bick, Kunze, 1971).

Метод Зелинки и Марвана является усовершенствованной модификацией системы Кольквитца и Марссона. Однако возможность его широкого применения ограничена тем, что сапробные валентности и индикаторный вес организмов могут различаться в разных биотопах. Кроме того, некоторые специалисты отмечают трудоемкость самого этого метода.

Система Кольквитца и Марссона разработана применительно к условиям загрязнения вод начала XX века. В настоящее время характер и степень загрязнения водоемов сильно изменились.

Для вод, загрязненных промышленными стоками, предложен термин антисапробная зона; в водах, загрязненных токсичными веществами, различают две зоны – хемобионтную (где встречаются организмы) и хемотоксичную (где их нет) и даже четыре зоны (олиго-, β -мезо-, α -мезо- и политоксичную). Для вод, в которых сказывается действие минеральных взвесей или высокой температуры, предложен термин криптосапробная зона (Sladecsek, 1966, 1967).

Сладечек (1961) внутри полисапробной зоны различает три зоны – изосапробную (с преобладанием цилиат над флагеллятами), метасапробную (с преобладанием флагеллят над цилиатами) и гиперсапробную (отсутствие простейших при развитии бактерий и грибов). Этим автором (Sladecsek, 1967, 1969) сделана попытка сравнения некоторых бактериологических и химических показателей с отдельными ступенями сапробности и предложена общая биологическая схема качества вод.

А.С.Скориков (1909, 1911) предложил совсем иную классификацию видов-индикаторов. Он разделил эти показательные организмы по типу питания (на автотрофов, миксотрофов, амфитрофов и гетеротрофов) применительно к оценке качества питьевых вод на три группы:

1. Катаробионты – формы, характерные для планктона озер. Они не выдерживают присутствия в воде даже небольшого количества способных к гниению органических веществ;
2. Альгобионты – формы, типичные для прибрежных зарослей и планктона озер; могут жить при наличии некоторого количества разлагающихся органических веществ;
3. Сапробионты – организмы, использующие для жизнедеятельности мертвое органическое вещество.

Среди сапробионтов А.С.Скориков различает:

- а) олигосапробионты – организмы, обитающие в незагрязненных или слабозагрязненных водоемах;
- б) мезосапробионты – организмы, характерные для загрязненных вод;
- в) полисапробионты – организмы, характерные для очень загрязненных вод.

Население озер по Скорикову состоит из трех групп – катаробионтов (планктонные организмы), альгобионтов (население прибрежных зарослей) и олигосапробионтов (обитателей дна).

По мнению Скорикова, увеличение в незагрязненных водоемах количества олигосапробионтов и альгобионтов за счет катаробионтов свидетельствует об ухудшении качества вод. Данная система может быть применена при оценке качества вод незагрязненных водоемов.

Система Кольквитца и Марссона, постоянно совершенствуясь, стала наиболее разработанной системой биологического анализа качества вод. Тем не менее, многие специалисты указывают на ряд ее недостатков. Наиболее существенный недостаток этой системы – это громоздкость и трудоемкость при практическом использовании. Детальная обработка проб – необходимое условие использования системы Кольквитца и Марссона - требует много времени и квалифицированных специалистов по систематике флоры и фауны. Кроме того, отмечается необходимость дальнейшего совершенствования системы показательных организмов для более точной оценки уровня и биологических последствий загрязнения вод.

ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОДОТОКОВ (ГОРНЫХ РУЧЬЕВ И РЕК)

Характер развития прибрежно-водной растительности в озерах, водохранилищах, прудах в какой-то мере описан в предыдущих главах. В этих водоемах распределение растительности носит в основном зональный характер, присущий тому или иному типу водоема и зависящий от многих физико-химических, гидрологических и биотических факторов.

В настоящей главе представлены сведения о растительности водотоков (горных ручьев, равнинных рек и прирусловых водоемов), в которых развитие растений в большей степени зависит от мощности паводка, скорости течения и характера аллювиальных отложений.

Несмотря на целый ряд сходных черт, и общих закономерностей в формировании сообществ, прибрежно-водная растительность в бассейне каждого водотока имеет индивидуальные особенности, – отличается флористическим составом, занимаемой площадью и пространственным распределением. Описать все эти особенности не представляется возможным, поэтому мы это делаем на примере некоторых наиболее характерных водотоков Дальнего Востока с присущей им растительностью.

В горных биотопах встречаются различные группы наземных растений - мезофиты в самом широком понимании. Они объединены в группу «прибрежной растительности» приуроченностью произрастания в прирусловой части водотока на постоянно трансформирующемся грунте. В распределении этих растений наблюдается определенная закономерность. В прирусловой части горных ручьев при постоянной эрозии грунта сообщества растений состоят из гигро -, мезофитных психрофильных видов. Вниз по течению водотока в зоне аккумуляции аллювия разного размера, в условиях водного дефицита (в период между паводками) и достаточной освещенности, встречаются и ксеромезофитные растения. Необходимо отметить, что

подобного рода водотоки характеризуются резко меняющимся гидрологическим режимом – от бурных потоков во время паводков до сухого русла в период межени.

К прибрежно-водной растительности горных биотопов можно отнести растения, обитающие в таких зонах динамического гидрологического режима водотока, как зона эрозии, зона транзита и переотложения аллювия. Эти сообщества по флористическому составу сильно отличаются от растительности окружающих территорий. Галечники с их пионерной растительностью раскрывают картину развития пойменной растительности. Поселившись на галечниках, эти растения дают начало растительному покрову пойм в зоне активного аллювиального процесса (Бронзов, 1927).

Верхняя часть склонов долины горных ручьев обычно имеют V-образный поперечный профиль, а само русло водотока имеет форму лотка. Ширина русла обычно не превышает одного метра, а глубина редко бывает более полуметра. На этом участке водотока на протяжении до нескольких сот метров (в зависимости от литологии горной системы) грунт русловой части представляет собой нагромождение крупноглыбового материала, а также выходов коренных пород, создающие специфические уступы. Русло на этом отрезке обычно сухое и только в период паводков под валунами течет вода. Поверхностный сток в период межени может идти на глубине нескольких метров. Отсутствие субстрата, пригодного для роста растений на этом участке русла, не позволяет говорить о наличии здесь какой-либо растительности.

По мере увеличения площади водосборного бассейна происходит дальнейшее развитие долинного рельефа; появляется выраженное русло, которое все глубже и шире врезается в днище долины. В дальнейшем размеры долин возрастают и достигают ширины 30-50 метров и более. Поперечный профиль долин становится корытообразным с достаточно крутыми бортами, а грунт характеризуется повышенным содержанием мелкозема (Кичигин, 1974). С появлением тонкообломочного материала в русловой части горного ручья отмечается появление воды. Это сопровождается формированием растительных сообществ, приуроченных в произрастании на аллювии из песчано-суглинистого и галечного материала, условиям повышенной влажности и своеобразного температурного и светового режима долины.

Для иллюстрации описанного выше, в качестве примера изображены четыре схемы поперечных профилей горного ручья в бассейне реки Зеркальная (Сихотэ-Алинь) через каждые 200 метров (рис. 13).

Первый профиль, заложенный при появлении выраженного русла, пока что лишен растительности. Русло сложено крупноглыбовым материалом, непригодным для произрастания растений. Второй профиль заложен на месте поступления мелкообломочного материала. Здесь уже встречаются характерные растения группы формаций прирусловых мезофитов. Вниз по

течению по мере увеличения доли песчано-глинистой фракции видовой состав прибрежных мезофитов увеличивается.

Размещение растений в прирусловых сообществах имеет мозаичный характер, обусловленный неоднородностью механического состава субстрата и особенностями его распределения. Сообщества, приуроченные в произрастании к прирусловой части горных ручьев относят к «прибрежной растительности», в которую они входят в виде особой группы формаций прирусловых мезофитов.

В этих растительных сообществах выделяют четыре группы по биологическим особенностям, позволяющий им переносить паводковый режим.

Первую группу представляют многолетники с хорошо развитой корневой системой, проникающей в толщу аллювиальных отложений на глубину более 50 сантиметров: калужница (*Caltha*), воронец (*Actaea*), шпорочетник (*Aconitum*) и др. Эта группа растений переносит паводок за счет заглубленной и хорошо разветвленной в толще аллювия корневой системы, которая не повреждается током воды. Надземная часть растений, разрушающаяся практически полностью во время паводка, восстанавливается в течение двух-трех недель.

Ко второй группе относят растения, тяготеющие в произрастании к мелкогалечному аллювию с повышенным содержанием песчаной фракции: цинна (*Cinna*), сердечник (*Cardamine*), двукисточник (*Phalaroides = Digraphis*), овсяница (*Festuca*) и многие другие. Они способны к вегетативному возобновлению из погребенных паводком в толщу грунта частей растений. Паводок является для них и фактором расселения, переносящий потоком воды части растений, которые на новом месте продолжают вегетировать.

Третья группа растений приурочена в произрастании на наносах самых мелких фракций: виды селезеночника (*Chrysosplenium*), фрима (*Frima*), двулепестник (*Circea*) и др. Эти виды удерживаются в прирусловой части за счет куртинного характера роста, способности к интенсивному вегетативному размножению и плодоношению до наступления периодов паводков. Благодаря поверхностно расположенной корневой системе они легко смываются паводком и переносятся куртинами по прирусловой части ручья.

К четвертой группе относятся однолетние растения, которые произрастают в прирусловой части ручья благодаря высокой семенной продуктивности, в частности виды недотроги (*Impatiens*). Постоянная эрозия грунта в прирусловой части ручьев обуславливает пространственное изменение в размещении отдельных видов этой группы растений до и после паводка.

Каждая из перечисленных групп растений обладает различной подвижностью в пределах прирусловой части ручьев. Наименее подвижными являются виды первой группы растений с развитой корневой системой. Они

переносятся только во время паводка вместе с передвигающимся слоем аллювия. Другие группы растений перемещаются по руслу ручья во время паводка более интенсивно.

На участках прирусловой части ручья, сложенных аллювием с преобладанием мелкообломочной фракции, наиболее характерно трехъярусное распределение растений. В первом ярусе обычно располагаются такие виды, как лабазник (*Filipendula*), крапива (*Urtica*), шпорочетник (*Aconitum*), недотрога (*Impatiens*). Вторым ярусом составляют кочедыжник (*Athyrium*), калужница (*Caltha*), сердечник (*Cardamine*), цинна (*Cinbna*), двукисточник (*Digraphis*). Третьим ярусом формируют селезеночник (*Chrysosplenium*), двулепестник (*Circea*) и др. Следует отметить, что такое строение сообщества с выраженными ярусами наблюдается только в середине вегетационного периода. Для весенней фазы развития характерно двухъярусное строение.

В зависимости от климатических особенностей в сообществе наблюдается различное количественное соотношение видов. В засушливые периоды растения с поверхностной корневой системой развиваются слабее, по сравнению с видами, имеющими более мощную корневую систему.

Флора прирусловой части горных ручьев достаточно однородна для многих водотоков. При рассмотрении видовой насыщенности прирусловых растительных сообществ наблюдается прямая зависимость от присутствия в наносах мелкодисперсных фракций аллювия. По мере развития долинного рельефа, прирусловая часть расширяется, а мелкий и влажный грунт улучшает условия произрастания растений. За счет этого видовой состав сообщества приближается к максимально возможному. А, как известно, высокое постоянство флористического состава свойственно хорошо сформированным и устойчивым сообществам (Шенников, 1964).

По мере выхода горных ручьев и рек в долины активность водной эрозии ослабевает. Русловой аллювий, вынесенный из верховьев, начинает откладываться вдоль потока, образуя береговую отмель, которая после каждого паводка увеличивает свои размеры в длину и высоту. На распределение гальки и более мелких фракций наноса влияет рельеф водотока. Ближе к берегу откладывается более тяжелая фракция – крупная галька, а далее от него – более легкие фракции. Иногда во время сильного паводка, часть участка размывается и уносится потоком. Таким образом, в пойме происходит постоянный процесс накопления и разрушения аллювия. В геоморфологическом отношении такая прирусловая отмель представляет собой зачаточную часть поймы (Нечаев, 1960); прирост пойменного аллювия составляет около 1 см/год (Васильев, 1979).

Своеобразие растительности речных пойм проявляется в том, что ее флора содержит элементы, не свойственные растительности окружающего водораздела. В то же время, водный режим формирует сходные сообщества

пойм, находящихся в разных географических зонах. Однако, несмотря на существование ряда сходных сообществ, характерных для пойм рек и наличия общих закономерностей в размещении ценозов по поперечному профилю долины, растительность каждой поймы своеобразна. Она различается количеством представленных сообществ, соотношением их площадей, флористическим составом. Большое число факторов определяющих тип условий экотопа (эдафических, гидрологических, литологических и др.), обуславливает развитие тех или иных сообществ (Шенников, 1929; Еленевский, 1936).

Особое значение эти факторы имеют для развития сообществ на отмелях рек Дальнего Востока, которых мы взяли в качестве примера. Их растительность, несмотря на ряд общих черт с отмельной растительностью других географических зон, все же отличается своей флористической своеобразностью. Прирусловую отмельную растительность быстрых рек подразделяют на две группы.

Первая группа растительного сообщества приурочена к галечным отмелям, сложенными в основном галькой и гравием. Песчаная и глинистая фракции здесь незначительны. Уровень воды находится в сфере досягаемости корневых систем растений. Широкая амплитуда абиотических факторов позволяет произрастать здесь значительному числу видов растений. Это такие растения, как различные виды злаков – щетинник зеленый (*Setaria viridis*), лисохвост амурский (*Alopecurus amurensis*), полевицы (*Agrostis alba*, *Agrostis clavata*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), горцы (*Polygonum foliosum*, *Polygonum sieboldii*), осоковые (*Carex vesicata*, *Cyperus amuricus*, *Cyperus truncatus*).

Вторая группа растительности приурочена к песчаным наносам в районе равнинных расширений, которые наряду с песком содержат глинистые и илестые частицы. Наряду с однолетними растениями, такими как щетинник (*Setaria*), гулявник (*Sisymbrium*), росичка (*Digitaria*), в этой зоне произрастают и многие многолетники - некоторые горцы (*Polygonum*), смолевки (*Silene*), лапчатки (*Potentilla*).

Во внешней части песчаных и песчано-илестых отмелей только небольшое число видов могут образовывать сомкнутые ценозы, которые можно рассматривать как группы ассоциаций: череды (*Alisma orientale*), болотницы (*Eleocharis kamtschatica*), триостренника (*Triglochin maritimum*), торичника (*Spergularia salina*), гляукса = млечника (*Glaux maritima*).

Во внутренней зоне песчаных отмелей многолетние осоковые и злаковые растения образуют моноценозы, располагающиеся в виде поясов или куртин. Поэтому представляется возможным выделение групп ассоциаций следующих растений: вейника (*Calamagrostis angustifolia* Kom., *Cal. langsdorffii* Trin.), осоки (*C. cryptocarpa* C.A.Mey., *C. kirganica* Kom., *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. mollissima* Christ., *C. pseudo-curaica* F.Schmidt., *C.*

neurocarpa Maxim., *C. rhynchophysa* C.A.Mey., *C. schmidtii* Meinch., *C. tuminensis* Kom., *C. vesicata* Meinch.), хвоща (*Equisetum limosum* L.), болотницы (*Eleocharis mamillata* Lindb.), манника (*Glyceria spiculosa* (Fr.Schmidt.) Roshev.), тростника (*Phragmites communis* Trin.), горца (*Polygonum amurense* Niew.), лапчатки (*Potentilla pacifica* Howell.), стрелолиста (*Sagittaria natans* Pall.), камыша (*Scirpus compactus* Hoffm., *Sc. Tabernaemontani* C.C.Gmel.), ежеголовника (*Sparganium glomeratum* Laest., *Sp. stenophyllum* Maxim.), рогоза (*Typha latifolia* L.).

Расположение поясов и переходных зон между ними изменяется во времени и в пространстве по площади отмели, что объясняется постоянным изменением условий обитания, в основном, под действием паводка. В качестве примера приводим изменение расположения поясов растительности на песчаных отмелях реки Зеркальная в течение трех лет (рис. 14).

При первом наблюдении во внешней зоне отмели шириной около пяти метров отмечена агломерация из 11 видов однолетников. Ближе к внутренней зоне располагается пояс частухи восточной (*Alisma orientale* (Sam.) Juz.) шириной около 2,5 м. Внутренняя зона начинается с пояса рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.) шириной 2 м, второй пояс – это пояс тростника обыкновенного (*Phragmites communis* Trin.) шириной 3 м, третий пояс – вейника узколистного (*Calamagrostis angustifolia* Kom.) шириной более 4 м. Между этими поясами наблюдались переходные зоны различной ширины с выраженным взаимопроникновением растений.

Через год наблюдался сдвиг зон растительности в сторону внешней части отмели. Пояс рогоза сдвинулся на внешнюю часть отмели. Через два сезона, после сильного паводка, почти вся внешняя зона песчаной отмели была смыта. На узкой полосе, оставшейся от внешней зоны, остались единичные экземпляры частухи, горца, череды, сушеницы. Паводок, смывший большую часть внешней зоны, не нанес существенного ущерба поясам многолетников – рогозу, тростнику, вейнику. Такие процессы сдвигов поясов произрастания растений проходит в пойме постоянно.

Наиболее быстро возникают и разрушаются сообщества во внешней зоне отмели, у уреза воды. Сообщества внутренней зоны отмели более устойчивы из-за развитой системы подземных побегов, армирующих толщу отмели. Тростник наиболее быстро захватывает новые аллювиальные наносы, образуя надземные стелющиеся побеги длиной более 8 метров за вегетационный период. Эти побеги укореняются в узлах и дают начало новому клону. Отдельные части таких побегов могут переноситься потоком и дают начало новой колонии тростника. Тростник, задерживая своими зарослями аллювиальные частицы, повышает уровень отмели. Это приводит к смене моноценозов тростника моноценозами вейников и осок. На защищенных от воздействия паводка участках отмели развиваются ценозы

манника колоскового, горца амурского, стрелолиста плавающего, ежеголовников.

Корневая система этих растений недостаточно заглублена в грунт и паводок наносит им значительный ущерб. Однако они хорошо приспособлены к колебанию уровня воды и в защищенных от потока участках реки могут заходить в воду, образуя водные формы. Особенно отчетливо проявляется способность к освоению водной среды у таких прибрежных растений, как горец амурский и стрелолист плавающий.

Флора и растительность отмелей рек Дальнего Востока изучалась многими исследователями (Нечев, 1960; Шага, 1967; Ворошилов, 1968; Гапека, 1973). Кроме того, существует ряд работ, посвященных флоре и растительности отмелей рек в других регионах нашей страны: Камы (Игошина, 1927), Волги (Марков, 1955), Урала (Пешкова, 1950), Енисея (Номоконов, 1962), Мста (Самойлов, 1970) и ряда других.

Многие реки и прирусловые водоемы Дальнего Востока подвержены регулярным колебаниям уровня воды. Из-за этого некоторые виды гидатофитов приспособились к временному пересыханию водоемов, образуя наземные формы, которые могут некоторое время находиться вне водной среды. Среди таких видов можно назвать водяную сосенку (*Hippuris vulgaris* L.), уруть колосистую (*Myriophyllum spicatum* L.), болотноцветник щитовидный (*Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O.Kuntze). Однако большинство гидатофитов, приуроченных к произрастанию на глубинах в пределах 0,5 – 2 м, не переносят пересыхание водоема; резкое понижение уровня воды до 0,1 – 0,2 м приводит к отмиранию многих массовых видов, и в первую очередь водяного ореха (*Trapa incisa* Sieb. et Zucc., *Trapa mandshurica* Fler.), рдеста курчавого (*Potamogeton crispus* L.), кувшинки (*Nymphaea tetragona* Georgi). Регулярные колебания уровня воды в реках приводят к образованию полосы лишенной растительности между прибрежной растительностью и водной. Ее ширина зависит от амплитуды колебания уровня воды в реках.

Сообщества водных растений по строению и составу сложены более просто, чем сообщества прибрежных растений. Это связано с тем, что большинство гидатофитов произрастает в виде монодоминантных колоний, в частности, рдестов - *Potamogeton pusillus* L. и *Potamogeton perfoliatus* L. (Гапека, 1970); обычны виды кувшинок (*Nymphaea*), кубышек (*Nuphar*), наяды (*Najas*), водяного ореха (*Trapa*), роголистника (*Ceratophyllum*) и других. Заселение текучих вод растительностью происходит в основном за счет укоренения и размножения вегетативных побегов. Однако не исключено заселение русла реки и семенным путем (Вальтер, 1975).

Колонии гидатофитов обильно разрастаются в слабопроточных и мелководных протоках рек. Илистое дно проток, более высокая температура воды, чем в основном русле, меньшие скорости течения во

время паводков – все это позволяет гидатофитам образовывать здесь заросли с проективным покрытием до 90%.

Стоячие водоемы поймы рек представлены многочисленными старицами, озерами и протоками, потерявшими связь с основным руслом реки. Однако во время паводка или разлива они соединяются с рекой. Площадь водного зеркала и глубина таких водоемов различна. Во время летне-осенних паводков вся пойма покрывается водой на десять-двенадцать дней, что создает благоприятные условия для переноса проростков водных растений. Поэтому их видовой состав близок для водоемов этой территории. (Шилов, 1972).

В стоячих и слабопроточных водоемах можно наблюдать отчетливое поясное распределение водной растительности (рис. 15). Первая зона, следующая сразу за полосой прибрежных растений, представлена формациями наводноплавающих укореняющихся растений, произрастающих на глубинах до 0,7 м – кувшинки (*Nymphaea*), кубышки (*Nuphar*), водяной орех (*Trapa*), болотноцветник (*Nymphoides*). Вторая зона образована формациями подводноплавающих укореняющихся растений, распространенных на глубинах от 0,7 до 1 метра. Здесь произрастают рдесты (*Potamogeton*), уруть (*Ceratophyllum*), перистолистник (*Myriophyllum*), наяда (*Najas*), водяная сосенка (*Hydruris*). Третья зона представлена формациями не укореняющихся плавающих гидатофитов – ряски (*Lemna*), многокоренник (*Spirodela*), которые перемещаются в зависимости от ветровых условий по всей поверхности водоема. Эти растения могут входить в колонии любой зоны или образовывать изолированные группы.

При эвтрофировании стоячих водоемов создаются условия для массового развития плавающих неприкрепленных растений – сальвинии (*Salvinia*), пузырчатки (*Utricularia*), вольфии (*Wolffia*), альдрованды (*Aldrovanda*). Являясь «естественным светофильтром», они препятствуют проникновению света в толщу воды, и тем самым вызывают отмирание погруженных растений. Это приводит к дальнейшему обогащению воды органическим веществом (Вальтер, 1975). Развитие этого процесса приводит к наступлению прибрежной растительности на обмелевшие участки, что вызывает отмирание плавающих растений из-за недостатка света.

Устьевая часть рек подвержена засолению морскими водами, что сказывается на флористическом составе и распределении растений. Проникновение морских вод в устья рек приводит к изменению отмельных сообществ. Меньше всего подвержены действию солей сообщества тростника (*Phragmites communis* Trin.) и камыша (*Scirpus tabernaemontani* C.C. Gmel.), которые являются наиболее устойчивыми к повышенному

содержанию солей в воде и грунте (до 25 ‰). Они образуют на засоленных отмелях сообщества, представленные монодоминантными зарослями.

По мере приближения к устью и увеличения засоленности происходит угнетение зарослей тростника и камыша. На илисто-глинистых или илисто-песчаных отмелях появляются типичные галофитные виды: глаукс = млечник приморский (*Glaux maritima* L.), триостренник морской (*Triglochin maritimum* L), торичник морской (*Spergularia salina* J. et C.Presl.), болотница камчатская (*Eleocharis kamtschatica* (C.A. Mey.) Kom.), солянка Комарова (*Salsola komarovii* Iljin). В прилив эти сообщества или группировки часто покрываются слоем воды до 30 сантиметров.

На песчано-галечном субстрате сообщества или группировки представлены видами характерными для морских побережий: осока Гмелина (*Carex gmelinii* Hook. et Arn.), полынь Стеллера (*Artemisia stelleriana* Bess.), льнянка японская (*Linaria japonica* Miq.), мертенсия приморская (*Mertensia maritima* (L.) S.F. Gray.). Сообщества имеют вид полос или пятен, как вдоль основного русла, так и вдоль протоков и озер дельты с засоленной водой. На участках, подверженных воздействию приливо-отливного цикла, примыкающих непосредственно к литорали, встречаются морские галофиты: zostера морская (*Zostera marina* L.) и филлоспадикс иватензе (*Phyllospadix iwatensis* Makino.).

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Фенологические наблюдения над прибрежно-водной растительностью проводятся в стационарных условиях по той же методике и программе, что и наблюдения за сезонной динамикой наземной растительности (Бейдеман, 1960).

Материалы по динамике биомассы можно получить путем отбора укосов из растительных сообществ в разные сроки вегетационного сезона и наблюдений фенологического развития растений в течение одного года или ряда лет. Последнее очень важно при использовании растительных группировок в качестве индикаторов качества среды. Для этих наблюдений в сообществе растений выбирается типичный для него участок, на котором в определенные сроки проводятся фенологические наблюдения, и отбираются укосы на биомассу. В весеннее время исследования проводятся чаще, чем в последующие периоды.

Изучение темпа роста и численности растений проводится на постоянных площадках; их форма, размеры, длина и ширина трансект произвольны. Наблюдения проводятся в установленные сроки (через несколько дней, еженедельно, 1-2 раза в месяц и т.д.). Подсчитывается количество растений и

измеряется их высота (всех или отдельных экземпляров в зависимости от экспериментальных задач). Темпы роста растений можно изучать и на модельных растениях (на 5-10 особях), выбранных для этих целей в различных частях сообщества. Выбранные растения помечаются ярким материалом (фольгой, тряпочкой, краской). Около погруженных и плавающих растений ставится буюк. Методика изучения динамики роста водных растений подробно описана в работах Е.В.Боруцкого (1950, 1959) и В.М.Катанской (1956, 1960).

Наблюдения ведутся как за отдельными видами растений, так и сообществами. Брать под наблюдение одиночно растущие особи рискованно, поскольку можно потерять их в середине срока наблюдений, особенно в тех местах водоема, которые посещаются людьми или животными.

Регулярные наблюдения желательно начинать с ранней весны. Сроки посещения площадок в это время надо устанавливать применительно к метеорологическим условиям с учетом широты местности; в южных районах посещения в это время должны быть более частыми, чем в северных. В более позднее весеннее время, когда появляются растения, и летом во время активного роста и плодоношения наблюдения проводятся через 2-3 дня, осенью – через 4-5 дней.

Фенологические наблюдения должны сопровождаться наблюдениями за факторами среды, из которых определяющими будут температура воды и воздуха, количество солнечной радиации, метеорологические показатели и др.

В сезонном развитии растений установлено (для всех типов растительности) пять фенологических фаз:

Фаза вегетации – появление ростков, разворачивание листьев, облиствение.

Фаза бутонизации – появление сформировавшихся, но очень маленьких, едва заметных невооруженным глазом бутонов.

Фаза цветения – отмечается по раскрытию первых цветков; массовое цветение – раскрывается более половины цветков; конец цветения – раскрытыми остаются единичные цветки.

Фаза плодоношения: начало плодоношения – опадает околоцветник, набухает завязь и завязываются плоды; созревание плодов – изменяется окраска плодов; обсеменение.

Фаза отмирания – отмирание надземных органов.

Фенологические фазы у водных растений, цветущих под водой, останавливаются по тем же признакам, как и у наземных растений. Трудно бывает проследить за наступлением фенологических фаз у растений, проходящих полный цикл развития под водой. Их время от времени приходится извлекать грабелями на соседних участках для дальнейшего изучения.

Результаты фенологических наблюдений сводятся в фенологические спектры. Широко используются линейные спектры, предложенные

А.П.Шенниковым (1927). Эти фенологические спектры состоят из горизонтальных полос, длина которых равна периоду наблюдения в днях. Число полос на спектре равно числу видов растений на фенологической площадке. С левой стороны спектра, против каждой полосы пишется название растения.

Растения в фенологическом спектре располагаются по срокам их зацветания: раньше зацветающие – выше, позже зацветающие – ниже. Вегетирующие растения находятся внизу спектра. Полосы берутся равной ширины или соответственно обилию вида в сообществе во время его максимального развития – массового цветения. Расстояние между полосами произвольно.

Такие фенологические спектры составляются для каждого фитоценоза и для отдельных растений, над которыми производились наблюдения.

По сводному фенологическому спектру легко устанавливаются стадии сезонного развития растительности в данном водоеме.

Сезонные явления в жизни прибрежно-водной растительности непосредственно связаны со временами года. Сезонное развитие наземной и водной флоры имеет определенные различия, что связано, прежде всего, с быстрым прогревом почвы по сравнению с водой. Так, в начале июня на лугах уже цветет большое число видов, начинают выбрасывать метелки злаки, тогда как водная растительность проходит только весеннюю стадию развития.

Сезонное развитие водной растительности можно представить следующей схемой. Фенологические исследования на Мазурских озерах (Польша) и озерах Карелии (Катанская, 1939; Bernatowicz, 1976) позволили выделить 8 периодов в развитии прибрежно-водной растительности.

Весна (май-июнь).

1. Предвесна (температура воды 7-10°С)

Начало вегетации тростника, гречихи земноводной, нимфейных. Хвощ болотный образует молодые побеги, частично выходящие из воды. Появляются молодые побеги лобелии, шильницы, ситняга. Осока вздутая начинает активно вегетировать, начинает цвести калужница болотная.

2. Начало весны (температура воды 10-12°С)

Массовое образование спорангиев хвоща, цветение осоки, появление ряски. Дальнейший рост рдестовых, нимфейных, появление на поверхности воды плавающих листьев. Начало цветения ириса.

3. Весна (температура воды 12-15°С)

Рассеивание спор у хвоща, начало цветения камыша, рогоза, сабельника, турчи. Массовое цветение ириса.

Лето (июль-август).

4. Раннее лето (температура воды 15-18°С)

Массовое цветение камыша и рдестов. У тростника появляются бутоны. Начало цветения нимфейных, цветение рдеста плавающего, гречихи земноводной.

5. Лето (температура воды 20-25°C)

Массовое цветение нимфейных, гречихи земноводной, рдестов, начало созревания плодов. К концу лета массовое цветение тростника. Цветение телореза, лютика, ситняга, ежеголовника.

Осень (сентябрь-октябрь).

6. Ранняя осень (температура воды 12-15°C)

Окончание вегетации большинства видов прибрежно-водных растений. Отцветает тростник, желтеет камыш. Появление бурой окраски листьев у большинства растений.

7. Осень (9-12°C)

Отцветают хвощи, нимфейные, гречиха земноводная. Часть видов оседает на дно (рдесты, уруть). Образуются турионы. У полушника созревают споры.

8. Зима (ноябрь-апрель, температура воды менее 10°C).

В вегетативном состоянии на дне сохраняются мхи, элодея, полушник, ситняг, уруть.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Эволюционно все водные растения являются вторично водными, приспособившимися к жизни в воде. Ввиду значительной консервативности водной среды большинство водных растений имеют широкое распространение, а некоторые являются космополитами. Прибрежно-водные растения - в основном это корневищные многолетники, отличающиеся широкой экологической амплитудой; могут расти в самых разнообразных условиях, способны жить как в пресной, так и в минерализованной воде, в водной среде и в виде наземных форм, более или менее длительное время существовать на суше, в сырых местах или в прибрежьях морей. Однолетних видов среди прибрежно-водных растений очень мало.

Большинство водных растений цветет и плодоносит над водой. Тех, у которых весь цикл развития совершается под водой, сравнительно немного. Кроме генеративного способа размножения, часто подавленного, у водных растений широко развито вегетативное размножение при помощи корневищ, частей стеблей, почек, турионов и т.д. Некоторые виды размножаются в основном вегетативным путем.

Некоторые водные растения (например, наяда, роголистник) опыляются под водой; у других – цветки поднимаются над поверхностью воды, где и

происходит опыление. Семена и плоды прибрежно-водных растений распространяются в основном ветром, водными течениями, птицами. К примеру, семена рогоза разносятся ветром. Ветер гонит их по поверхности воды. Продержавшись так 1-3 дня, плоды оседают на дно, где и прорастают весной следующего года. У кувшинок каждое семя окружено своеобразным мешком, заполненным воздухом. Созрев, плод погружается в воду. После его сгнивания семена освобождаются и всплывают. Покрывало, заполненное воздухом, держит семя на поверхности воды. Течения разносят семена кувшинки на большие расстояния. Со временем воздух выходит, и семя оседает на дно, где прорастает будущей весной. Такие растения, как ряски, переносятся из одного водоема в другой на поверхности птиц или животных.

Семенное размножение. При изучении семенной продуктивности прибрежно-водных растений обычно оперируют следующими понятиями:

- *Средняя семенная продуктивность* – среднее число семян на одну особь или на один генеративный побег.
- *Общая семенная продуктивность*, или урожай семян, - число семян того или иного растения на единицу площади.

Урожай семян зависит от числа генеративных особей на единице площади и от средней продуктивности особей. Семенная продуктивность растений подробно рассмотрена в работе Т.А.Работнова (1960).

Разовые определения средней и общей семенной продуктивности проводят на учетных площадках. В зависимости от задач под наблюдение берутся все виды, произрастающие на учетной площадке. При этом сообщество, в котором заложена площадка, подробно описывается, отмечается состояние растений и факторы среды обитания. Перед сбором семян и плодов на площадке подсчитывается количество плодоносящих особей изучаемых видов, количество генеративных побегов, плодов и соплодий у каждой особи, количество семян на каждый плод и соплодий. Число семян подсчитывается у каждой особи отдельно. Для ускорения работы по подсчету семян плодоносящие растения объединяют; подсчет проводят целиком у всех особей. Щуплые и недоразвитые семена отбрасывают.

У растений, произрастающих в воде, осторожно срезают генеративные побеги, подсчет их семян проводится на берегу или в лаборатории. При работе с погруженными плодоносящими под водой растениями нужно брать укусы в их зарослях; затем из всей массы растений отбирать особи с плодами.

У обильно плодоносящих растений (например, рогоза, тростника, камыша), на учетной площадке регистрируется число генеративных особей, а количество семян подсчитывается только у небольшого числа растений - 5-10 экземпляров.

Многолетние наблюдения за средней семенной продуктивностью и урожаем семян проводятся на фиксированных площадках, на которых ежегодно пересчитываются все плодоносящие особи видов.

Для определения запаса семян в донных отложениях образцы отбираются послойно в десятикратной повторности. Для их отбора пользуются дночерпателем Мордухай-Болтовского, поршневой трубкой, формами в виде цилиндра, которые вдавливаются в грунт. Грунт помещают в полиэтиленовый пакет, и в дальнейшем анализируется лабораторных условиях.

Семена у многих видов растений прорастают не сразу, а у некоторых видов могут длительно сохранять жизнеспособность и накапливаться в почве и илах. Наличие семян в почве было известно давно. Ч. Дарвин первым определил количество семян в иле. В «Происхождении видов» он писал: «...я взял три столовые ложки ила под водой с трех различных мест на берегу небольшого водоема; ... в продолжение шести месяцев я сохранял его под колпаком в моем рабочем кабинете, срывая и отсчитывая каждое прорастающее растение; растения были разных видов, и число их достигло 537».

В дальнейшем семена были обнаружены в почвах и илах всех природно-географических зон, от тундровых до зон влажных тропических лесов и зон пустынь. Положение, высказанное В.И. Вернадским, что «всюду в почвах находятся запасы семян в латентном состоянии...» оказалось справедливым.

Семена, находящиеся в почве и илах, достаточно долго сохраняют жизнеспособность. Так, зерна водяного риса (*Zizania aquatica*) после созревания опадают и лежат на дне до следующей весны без потери всхожести, тогда как при сухом хранении практически полностью теряют всхожесть уже через 2 месяца (Лопатин, 1951). О наличии семян в илах можно судить об истории и флористическом составе былых фитоценозов.

Семена осок, ситников могут длительно сохранять жизнеспособность в погребенном состоянии до 80 лет (Работнов, 1983). В этой же работе приведены сведения, что некоторые наземные растения способны сохранять всхожесть в течение 1700 лет.

Вегетативное размножение. Способность к вегетативному размножению у водных растений очень велика. У многих представителей водной флоры вегетативное размножение преобладает над генеративным, которое очень часто подавлено или отсутствует вовсе. Размножение ряски осуществляется в основном вегетативным путем; время удвоения массы по сухому веществу составляет 5-6 суток, а по количеству «листочков» – 2-3 (Кроткевич, 1982).

Изучение вегетативного размножения растений проводится на отдельно растущих (маркированных) особях или в фитоценозе на небольших учетных площадках. Наблюдение проводится в течение всего вегетационного периода в различных экологических условиях. В различные сроки определяется

состояние органов вегетативного воспроизводства растений, делаются зарисовки, фотографирование, ведется количественный учет. Наблюдения за вегетативным размножением погруженных растений проводится одновременно с изучением корневой системы траншейным методом и методом горизонтальных раскопок (Катанская, 1981).

При наблюдениях за погруженными и плавающими растениями особое внимание обращается на способность образовать почки перезимования; начало формирования, форму, условия перезимовки, особенности прорастания и др. При наблюдении за вегетативным размножением необходимо учитывать то, что в течение года растения могут размножаться разными способами (семенным и вегетативным). В этом случае необходимо проводить детальное описание качественных и количественных характеристик растений, а также - влияние на них различных факторов среды, человека и животных (Катанская, 1981).

Возобновление после срезания. При эксплуатации водоемов необходима периодическая уборка (выкашивание) прибрежно-водной растительности. Если растения не убирать, то вся эта масса остается в водоеме и подвергается бактериальному разрушению. Это становится причиной вторичного, но уже биологического загрязнения водоемов.

Наиболее целесообразно высокорослые растения выкашивать перед цветением в период максимальной биомассы. В этом случае они могут быть использованы в качестве корма для сельскохозяйственных животных. Скошенные в этот период растения достаточно быстро отрастают.

Водные растения постоянно подвергаются погрызам при питании ими всевозможными животными - беспозвоночными, птицами, рыбами, млекопитающими. Из-за этого растения часто «ветвятся» и приобретают несвойственную им форму.

Скорость восстановления растений требует детального изучения. Это позволит определить потенциальную продукцию растений при их интенсивной эксплуатации без подрыва репродуктивной способности.

Изучение скорости восстановления растений после срезания осуществляется на постоянных площадках, на которых отмечают темп роста растений, возобновление их численности, биомассы, изменение видового состава фитоценоза, распределение и т.д. Кроме того, наблюдения за скоростью отрастания растений можно проводить непосредственно на выкошенных участках с использованием модельных растений или групп растений.

При изучении отрастания растений необходимо иметь в виду и то, что некоторые из них (наземные и прибрежно-водные) способны переходить в так называемое покоящееся состояние. В подобном состоянии растения находятся частично или полностью. Особенно это часто наблюдается при неустойчивых

водных режимах (в поймах, лиманах, небольших пересыхающих реках и озерах). К числу таких видов относятся камыш, ситняги, сусак и др. К примеру, клубни камыша могут находиться в состоянии покоя до 8 лет (Работнов, 1983).

ОГРАНИЧЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Умеренное зарастание водоемов макрофитами (до 20% площади) благоприятно влияет на развитие прибрежной фауны и флоры. Поступление в водоемы биогенных веществ способствует увеличению продукционных процессов, которое носит название антропогенное эвтрофирование. В этом случае резко возрастает первичная продукция (прибрежно-водных растений и фитопланктона), с другой стороны - меняется естественный ход трансформации органического вещества водоема.

В этих условиях качество воды резко ухудшается. Водоем уже не может быть использован в полной мере в качестве источника питьевого водоснабжения, для рыбозаведения и других целей. Таким образом, нарушается свойственное естественным водоемам сбалансированное соотношение процессов биологического продуцирования и утилизации органического вещества.

В ирригационных и оросительных системах массовое развитие прибрежно-водной растительности замедляет скорость течения воды и усиливает испарение. Так, на отдельных участках Каракумского канала из-за развития водной растительности скорость течения снизилась с 0,6 м/с до 0,1-0,2 м/с. В связи с этим пропускная способность канала уменьшилась в 3-4 раза.

В зарастающих водоемах создаются условия, благоприятные для развития личинок кровососущих комаров, в том числе малярийных. Увеличение потери воды через транспирацию растений в 4-5 раз превосходит потери на испарение с аналогичной свободной поверхности. В результате чрезмерное зарастание водоемов приводит к уменьшению полезной площади и увеличению потерь воды на испарение. Это имеет большое значение в южных районах страны, где наблюдается дефицит водных ресурсов.

Избыточное количество растительной массы приводит к накоплению отмирающих растительных остатков и усилению процессов их разложения, что отрицательно сказывается на кислородном режиме водоема. Анаэробные процессы затрудняет дальнейшее окисление органического вещества, и способствуют образованию токсичных продуктов распада (метана, сероводорода и др.). Все это отрицательно сказывается на жизнедеятельности организмов, обитающих в зарослях растений. Так что, в природе

новообразование органического вещества нельзя рассматривать отдельно от процессов его разрушения. Своевременное удаление биомассы макрофитов независимо от видовой принадлежности – вот та основная задача исключения вторичного загрязнения водоемов их остатками.

Одним из определяющих условий исключения загрязнения водоемов макрофитами является сбор и утилизация их для различных нужд людей.

Заготовка водных растений для кормопроизводства является одним из основных методов сокращения возможности вторичного загрязнения водоемов. Выгода здесь двойная: с одной стороны, повышение кормопроизводства, с другой – очистка водоемов от растительных остатков.

Методы борьбы с массовым зарастанием водоемов прибрежно-водной растительностью подразделяют на механические, химические и биологические, которые часто применяются совместно.

Наибольший эффект в борьбе с зарастанием тростником, рогозом и другой жесткой растительностью дает весенний двухразовый выкос, когда молодые растения могут быть использованы на корм животным или в качестве зеленого удобрения. Растения, скошенные под поверхностью воды, отрастают значительно хуже, чем те которые срезаны над водой. В конце лета и осенью стебли одревесневают, в результате чего производительность механических косилок резко снижается (Шехов, 1974).

Химические методы борьбы с прибрежно-водными растениями используется довольно широко. Применение разнообразных гербицидов в различных концентрациях и сочетаниях эффективно против большинства прибрежно-водных растений. Однако гербициды, токсичные по своей природе, оказывают отрицательное влияние на биоценоз водоема либо непосредственно, либо через пищевые цепи. Кроме того, разложение под действием гербицидов большого количества растительной массы резко ухудшает физико-химическое качество воды. Это вызывает гибель рыб и беспозвоночных, а вода становится непригодной для питья.

Подбор гербицидов должен учитывать не только эффект подавления развития водной растительности, но и скорость его распада, степень токсичности (в том числе и продуктов распада) для других групп организмов. Применение гербицидов совершенно неприемлемо в водоемах питьевого и рекреационного назначения.

Существует еще один, менее совершенный способ удаления растений – зимне-весеннее выжигание высушенных стеблей крупных макрофитов. Однако при этом способе происходит вторичное загрязнение водоема минеральными веществами. Недостаток этого способа – потеря огромного количества ценной органической массы, превращаемой в дым и пепел. При выжигании сухих

растений наносится большой урон животным и птице, обитающим в зарослях растений.

В последние годы широкое распространение получают биологические методы подавления высокой численности нежелательных видов. Целью биологической борьбы является не полное уничтожение вида, а лишь сдерживание его численности на таком уровне, который исключает ущерб, причиняемый другим, более полезным видам и хозяйственной деятельности человека. В разных странах применяются биологические методы борьбы с инвазионными видами растений. Так, против аллигаторовой травы (*Alternanthera phytoloxeroides*) и водяного гиацинта (*Eichhornia crassipes*), распространившихся в субтропических и тропических водоемах, применяются жуки, трипсы, бабочки. В районах, где биологические враги этих растений успешно прижились, количество зарослей резко снизилось (Perkins, 1974; Spencer, 1974). В США запатентован метод борьбы с водяным гиацинтом с помощью патогенного гриба *Cercospora rodmanii*. Положительные результаты были получены при биологическом ограничении развития сальвинии в Ботсване с помощью насекомых (прямокрылые, долгоносики), а многокоренника в Индии - с помощью прудовика и жука-слоника (Irving, 1972; Sahai Roy, 1977).

Для борьбы с прибрежно-водной растительностью используется выпас скота на мелководьях и разведение на водоемах водоплавающей птицы. Однако наиболее эффективным способом по уничтожению прибрежно-водной растительности оказалось использование рыб, в основном растительноядных (Веригин и др., 1963; Гаевская, 1966). Подавлять нежелательную водную растительность (в основном погруженную) в рыбоводных прудах удается с помощью карпа. Роясь в грунте, он взмучивает ил, и ослабляет проникновение света в воду, что негативно сказывается на развитии растений. Кроме того, карп поедает некоторые мягкие водные растения и нитчатые водоросли.

Однако наилучшим объектом для борьбы с водной растительностью оказались травоядные рыбы, и в частности, белый амур (*Ctenopharyngodon idella*). Эта рыба лучше, чем какая-либо иная способна выполнять мелиоративную функцию – изымать растительность и одновременно воспроизводить полезный пищевой продукт. Белый амур – достаточно прожорливая рыба; при питании мягкой водной растительностью суточные рационы составляют 100-150% от веса тела. Практика применения этого вида в биологической мелиорации каналов, гидромелиоративных систем, водохранилищ показала высокую эффективность (Алиев, 1974).

Первые опыты по использованию белого амура против зарастания водоемов-охладителей электростанций Московской области были проведены в 60-х годах XX века Б.В.Веригиным. Эти водоемы зарастали на 60-90% мягкой

растительностью (уруть, валлиснерия и др.) со средней биомассой 2 кг/м². Вселение мальков амура в количестве 450 шт/га позволило освободить водоемы от растительности на несколько лет. Как показали исследования для достижения положительного мелиоративного эффекта на водоемах-охладителях достаточно вселять на один гектар 50-100 взрослых амуров. Аналогичные результаты были получены в Куртлинском водохранилище (Туркмения). В 1970 г. в него было выпущено 2 млн. экземпляров белого амура, которые через два года уничтожили практически всю высшую водную растительность.

Однако при использовании рыбы в качестве мелиораторов имеются и свои минусы. Избирательное питание белого амура привело к увеличению зарослей ядовитого водяного лютика (*Batrachium rionii*), который не поедается этими рыбами.

Перерабатывая растительность, рыбы-фитофаги не только эффективно трансформируют первичную продукцию в рыбную, но и подкармливают другие организмы отходами своей жизнедеятельности. Экскременты рыб-фитофагов являются пищей для многих донных беспозвоночных и отчасти рыб. Это способствует повышению продукции многих кормовых беспозвоночных, в первую очередь личинок комара-толкунца (мотыля) – ценной пищи бентосоядных рыб (Никольский, Алиев, Милановский, 1979).

Выбор метода ограничения массового развития прибрежно-водных растений зависит от конкретных условий. Это позволяет регулировать степень зарастания водоема для его многостороннего использования. Как показали исследования специалистов, наилучшим решением поставленной задачи является изъятие из водоема излишней биомассы для ее использования в народном хозяйстве. Это дает возможность с пользой использовать ценную продукцию, которая в настоящее время гибнет на корню, загрязняя при этом водоемы.

ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

К основным неблагоприятным факторам, влияющим на водные растения, являются природные и антропогенные. Среди природных – это климатические изменения, изменение водного режима среды обитания, сукцессионная смена фитоценозов, вытеснение одних видов растений другими. Антропогенные факторы включают изменение условий среды обитания вследствие загрязнения и эвтрофирования, изменение водного режима водоемов в результате гидромелиоративных работ; повреждение зарослей макрофитов моторным транспортом, интенсивный сбор охраняемых видов

растений, хозяйственная деятельность (добыча растительного сырья, сапропеля и др.).

В результате антропогенных воздействий на природные экосистемы происходит уничтожение или создаются предпосылки для исчезновения многих редких и хозяйственно ценных видов растений, в том числе и занесенных в международные и национальные Красные книги.

Стратегия сохранения нуждающихся в охране и рациональном использовании видов должна включать охрану конкретных популяций редких, исчезающих и хозяйственно ценных видов растений, а также среды их обитания.

Организация охраны редких и исчезающих видов растений должна осуществляться по популяционному уровню, и обеспечивать надежное сохранение локальных популяций и их комплексов.

Практическая работа по охране видов и популяций редких и исчезающих видов, занесенных в Красную книгу, и их местообитаний включает следующие этапы (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001; Матвеев, Соловьева, Саксонов, 2004):

1. Организация поисковых работ по выявлению местонахождений популяций редких и исчезающих видов, занесенных в Красную книгу, проведение их учета и обеспечение постоянного контроля за их состоянием.

2. Создание специальной комиссии по охране редких и исчезающих видов растений и животных в каждом конкретном регионе.

3. Определение мест произрастания редких и исчезающих видов, уточнение местоположения и границ распространения, на которых должна осуществляться охрана, установление необходимого режима охраны согласно рекомендациям специалистов.

4. Заполнение учетной карточки обнаруженного редкого или исчезающего вида растения, а также составление сводной ведомости учета выявленных местонахождений этих видов. На основании сводной ведомости проводится регулярный контроль за состоянием популяций.

Основными методами охраны конкретных популяций редких, исчезающих, а также хозяйственно ценных видов растений и их комплексов в естественных условиях являются юридические, экологические, биологические, биотехнические, профилактические и агитационно-разъяснительные.

Практическая охрана популяций отдельных видов растений должна сочетать в себе следующие формы деятельности (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001):

- проведение биотехнических мероприятий (искусственное размножение, разведение и расселение растений в подходящие биотопы; огораживание популяций для защиты от возможных повреждений дикими и домашними животными);

- ограничение антропогенных нагрузок на популяции редких, исчезающих и хозяйственно ценных растений;
- культивирование охраняемых и хозяйственно ценных растений в природных условиях (метод поликультур);
- культивирование охраняемых и хозяйственно ценных растений в искусственных условиях (в ботанических садах, питомниках, прудах и других искусственных водоемах);
- репатриация исчезнувших из состава флоры видов путем искусственного заселения их в природные биотопы;
- создание банка семян и семенного фонда редких, исчезающих и хозяйственно ценных видов;
- инвентаризация и картирование обитания редких и исчезающих видов;
- периодическая ревизия и картирование местонахождений редких и исчезающих видов;
- определение численности, продуктивности и эксплуатационных запасов охраняемых видов;
- образование специальных ботанических, биологических и ландшафтных заказников (микрозаказников), резерватов в местах произрастания особо ценных популяций охраняемых растений;
- пропаганда идей охраны растительного мира и отдельных видов растений среди местного населения.

Некоторые из указанных мероприятий требуют специальных пояснений.

Инвентаризация редких, исчезающих и хозяйственно ценных видов растений – начальный и необходимый этап природоохранных мероприятий, в процессе которого выявляются нуждающиеся в охране виды. Для проведения этого этапа необходимо привлечение специалистов соответствующих профилей (научных работников, учителей биологического профиля, специалистов лесного хозяйства).

Биотехнические мероприятия радикальным образом способствуют восстановлению и приумножению исходной численности и запасов сокращающихся видов растений. Они проводятся в природных условиях, в условиях поликультуры на специально отведенных для этой цели участках.

Огораживание территории приемлемо не для всех видов растений. Проведение его должно проходить при обязательном участии специалистов, так как зачастую огораживание приводит к усиленной вегетации практически всех (в том числе и нежелательных) видов на данном участке и может привести к полному выпадению из состава фитоценоза редких и исчезающих видов вследствие их слабой конкурентоспособности по сравнению с доминантными видами.

Основное назначение картирования популяций редких, исчезающих и хозяйственно ценных видов растений заключается в точной их географической

привязке на местности с составлением картосхем, что необходимо для последующего мониторинга состояния популяций.

Определение численности, продуктивности и эксплуатационных запасов охраняемых и ресурсообразующих видов растений должно осуществляться по определенным методикам под руководством специалистов.

Контроль за состоянием популяций (фитомониторинг) предполагает ежегодную или периодическую ревизию охраняемых и эксплуатируемых популяций с проведением по необходимости всех перечисленных выше мероприятий. Эти сведения необходимы для организации практической охраны редких, исчезающих и хозяйственно ценных растений.

Перечисленные мероприятия являются наиболее общими мерами по охране и восстановлению природных популяций редких и исчезающих видов растений. Разумеется, необходимы и индивидуальные подходы к организации охраны и рационального использования того или иного вида растений, исходя из его биологических и экологических особенностей.

Меры, направленные на сохранение редких и исчезающих видов растений требуют планомерного подхода с учетом дифференциации по очередности и интенсивности природоохранных мероприятий (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001):

1. Виды, для которых в основном необходимы только ревизия и периодический контроль за их состоянием.
2. Виды, численность которых может сильно уменьшаться вследствие нарушения экологических режимов их местообитаний и чрезмерной хозяйственной эксплуатации.
3. Виды, чрезвычайно редкие в пределах всего ареала ввиду своих экологических и биологических особенностей.
4. Виды, используемые в качестве лекарственного, технического и иного сырья, для других целей.

Комплексное использование предложенных принципов, форм и методов позволит обеспечить надежную охрану как редких и исчезающих, так и ресурсообразующих хозяйственно ценных видов прибрежно-водных растений.

Как уже отмечалось выше, некоторые прибрежно-водные растения являются лекарственными и интенсивно заготавливаются. Их сбор порой приводит к подрыву ресурсов, поэтому ежегодные величины заготовок должны определяться следующими рекомендациями (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001):

- для растений, у которых лекарственным сырьем являются надземные части (трава, листья, цветки, соцветия), ежегодные заготовки не должны превышать $\frac{1}{4}$ части имеющихся на данном участке лекарственных растений; при сборе плодов и семян – $\frac{1}{5}$ части; корней и корневищ – $\frac{1}{20}$ части, почек – $\frac{1}{5}$ части их общего количества;
- листья обрезают только частично, оставляя молодые на концах побегов;

- при заготовке надземной части не следует вырывать растение с корнем, необходимо срезать его выше одревесневшей приземной части;
- подземные органы растения заготавливают после созревания и осыпания семян, причем в отношении корней и корневищ речь идет только об определенной части растения, чтобы обеспечить его вегетативное размножение; молодые экземпляры заготавливать не следует, так как они не дают пока достаточно большой массы сырья;
- при заготовке цветов и соцветий часть растений не трогают, оставляя их для обсеменения; цветки и соцветия оставляют у 20-25% общего количества экземпляров эксплуатационного вида на участке;
- после сбора подземных частей (клубней, луковиц, корневищ) весь эксплуатационный участок выравнивается и приводится в порядок до состояния, близкого к первоначальному;
- после сборов сырья заросли восстанавливаются медленно, поэтому нельзя вести заготовки ежегодно на одном и том же месте, необходимо чередовать сбор в разных местах.

Соблюдая указанные условия, можно сохранить имеющиеся запасы дикорастущих хозяйственно полезных растений. В противном случае будет наблюдаться ежегодная деградация даже первоначально крупных зарослей, вплоть до их полного уничтожения в течение нескольких лет.

КУЛЬТИВИРОВАНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Различные загрязнения, усиливающийся процесс эвтрофирования, интенсивная рекреационная нагрузка на водоемы оказывают неблагоприятное воздействие на многие виды прибрежно-водных растений. Ряд редких и реликтовых видов значительно сократили не только свою численность, но и ареал обитания.

Одной из важнейших задач охраны природы является сохранение генофонда и разнообразия современной дикой флоры. В Красную книгу нашей страны, включающую редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений, вошли следующие прибрежно-водные растения: большинство видов водяного ореха (*Trapa L.*) (синонимы - рогульник, чилим), бразения Шрейбера (*Brasenia schreberi J.F.Gmel.*), эвриала устрашающая (*Euryale ferox Salisb.*), лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera Gaertn.*), лобеллия Дортмана (*Lobelia dortmanna L.*), касатик сглаженный (*Iris laevigata Fisch et C.A.Mey.*), некоторые виды осок и др. (Красная книга, 1975). Кроме того, десятки видов прибрежно-водных

растений нуждаются в профилактической охране: вольфия, ежеголовник злаковый, лютик стелющийся, осока водная, виды пузырчатки, некоторые виды рдестов и некоторые другие.

Вблизи больших городов и промышленных центров природа страдает особенно остро. Исчезают и становятся редкими обычные виды, привлекающие внимание человека. Это кувшинка чистобелая, кубышка желтая и другие виды семейства нимфейных, водяной папоротник, сальвиния плавающая, наяда малая, водяной орех, полушник иглистый, калужница болотная, ирис ложноаирный, белокрыльник болотный, лотос и многие другие. Исчезновению растений способствуют не только загрязнение среды, но и интенсивный сбор, погрыва пасущимися животными (Матвеев, Соловьева, Саксонов, 2004).

Для обеспечения охраны, рационального использования и воспроизводства прибрежно-водных растений необходимо проводить различные мероприятия по сохранению популяций редких и исчезающих видов растений, включенных в международные, национальные и региональные Красные книги. Необходимо осуществлять культивирование наиболее ценных и малочисленных видов, создавать охраняемые территории, заказники, резерваты, призванные способствовать охране, рациональному использованию, восстановлению и воспроизводству ресурсов растительного мира.

В связи с этим большое значение имеет культивирование прибрежно-водных растений. Это позволит увеличить численность не только редких и исчезающих видов растений, но и тех, которые человек использует в своей практической деятельности. Культивирование прибрежно-водных растений необходимо для решения следующих задач:

1. Посадка растений для повышения очистительной способности водоемов.

2. Посадка растений в охотничьих хозяйствах для увеличения кормовых ресурсов водоемов и создания убежищ для млекопитающих и водоплавающих птиц.

3. Культивирование в рыбоводных хозяйствах мягкой водной растительности в качестве корма рыб и увеличения численности кормовых беспозвоночных (зоопланктона, личинок насекомых, моллюсков, олигохет и др.).

4. Посадка растений (флювиофитов) для укрепления берегов от их размывания.

5. Разведение растений в декоративных целях.

Агротехнические приемы, связанные с культивированием водных растений, в общем, не сложны. Большинство видов – это многолетники и их можно рассаживать кусками корневищ и целыми дернинами. Растения

без корневых систем или с недоразвитыми корнями (ряска, телорез, роголистник) пересаживают целыми или частями.

Практические рекомендации по культивированию растений приводятся ниже. Однако необходимо иметь в виду, что культивирование водных растений и особенно интродукцию новых видов следует проводить с большой осторожностью. Необходимо учитывать возможность вытеснения вселенцами других более ценных видов растений.

Восстановление популяций прибрежно-водных растений, подвергшихся интенсивной эксплуатации, рекомендуется проводить следующими способами:

1. Виды, размножающиеся генеративным путем (различные виды череды, цицания болотная и др.), рекомендуется культивировать свежесобранными семенами, равномерно разбрасывая их по поверхности участка.

2. Виды, размножающиеся преимущественно вегетативным способом (кувшинки, кубышки, аир, тростник, камыш, рогозы, вахта, элодея, ирис), хорошо возобновляются с помощью отрезков стеблей (черенков) и корневищ с покоящимися почками, клубеньками, турионами (зимующими почками) и целыми растениями (ряска, многокоренник, элодея, телорез). Для этого стебли и корневища разрезают на части, закрепляют их на дне и устанавливают защиту от повреждения водными и околводными животными; клубеньки и турионы равномерно разбрасывают по площади участка или зарывают неглубоко в грунт; целые растения помещают в воду в защищенных от ветра участках. Данный способ размножения является трудоемким, однако он дает хорошие результаты.

3. Для растений со смешанным типом размножения (кувшинки, кубышки, рдесты, рогозы, сусак, стрелолист, дербенник) рекомендуется применять оба способа или чередовать их на разных участках. При этом, необходимо проводить наблюдения, какой из этих двух способов дает наилучший результат.

4. В случае затруднения или слабого естественного возобновления растений необходимо использовать способы искусственного восстановления (в лаборатории, на специальных огороженных делянках и др.).

Наиболее рациональным способом использования прибрежно-водных растений (особенно редких и хозяйственно ценных) является их культивирование в водоемах (Францев, 1961). Главное преимущество разведения хозяйственно ценных растений заключается в получении максимально возможной биомассы в условиях контролируемого их выращивания, прогнозируемость и гарантированность высокой урожайности, а также управляемость технологическими процессами.

При посадке прибрежно-водных растений, прежде всего, следует определить направление эксплуатации водоема, поскольку состав зарастания водоема во многом определяет оптимальный режим его хозяйственного использования. Затем, в зависимости от экологических условий следует подобрать наиболее подходящий видовой состав и распланировать зоны посадки (либо посева) растений. Это наиболее актуально для вновь создаваемых водоемов, в которых растительность отсутствует.

Перед посадкой полезно провести мероприятия по ослаблению волновой активности, которая может свести на нет все труды по посадке растений.

Большое значение при интродукции имеет санитарный контроль за состоянием растений, так как многие виды поражаются различными грибами. Так на тростнике, рогозе, камыше, осоке встречаются *Scirrhia rimosa* Fuck., *Ustilago longissima* (Sow. et Schlesht) Meyen, *U. grandis* Fr., *Centractia carices* (Pers.) Magn. и другие. Растения необходимо тщательно промыть, а при подозрении на зараженность – подвергнуть химической обработке.

Культивирование плавающих и погруженных растений. Эта группа растений размножается корневищами и семенами. Причем, для нее характерна более высокая эффективность культивирования семенами по сравнению с воздушно-водными растениями (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001).

Кувшинка белая размножается черенками со спящими почками, для чего собранные корневища разрезают на части. Черенки высаживают в богатые минеральными элементами грунты (лучше всего иловые грунты). Корневища необходимо закреплять на дне, чтобы они не всплыли. Сроки посадки черенков не имеет значения. Возобновление роста черенков составляет 100% при посадке на мелководья; на больших глубинах прорастание несколько ниже. Размножение семенами менее трудоемко, чем черенками. Семенной материал собирают в августе-начале сентября, затем выдерживают в воде в течение двух недель и разбрасывают на мелководьях (норма посева 5-10 кг/га). Семена хранят во влажном песке при температуре 12-15⁰С.

Кубышка желтая размножается аналогично кувшинке. Она менее требовательна к экологическим условиям и способна произрастать даже в дистрофных озерах. Оптимальная глубина посадки 0,5-1 м. Кубышка хорошо переносит резкие изменения уровня воды и успешно растет на дне пересохших водоемов. Семена кубышки собирают в конце августа - начале сентября, помещают в плетеную корзину и погружают в воду. Через 10-12 суток, когда семена опустятся на дно корзины, их вынимают и высевают на глубине около 1 метра. Возможен сбор незрелых семян, однако для их подготовки к высеву необходима длительная выдержка в сосуде с проточной водой.

Водяной орех (чили́м) размножают вегетативным путем (розетками) и плодами. Вызревание плодов происходит в августе. Сев производят непосредственно после сбора, так как уже после 10 суток семена теряют

всхожесть. Транспортируют семена в сосуде с водой. Оптимальная глубина произрастания водяного ореха – до 1 метра. Растения предпочитают илистые грунты и тихие заводи (не любят волнений); избегает соседства с нимфейными. Прорастание семян происходит после 4 месяцев покоя при температуре воды около 12⁰С. Растения чувствительны к значениям рН, концентрации NaCl и Са; произрастают в нейтральных или слабощелочных водах с низкой соленостью. Средняя норма посадки – 1 плод на один квадратный метр.

Рдест плавающий является перспективным растением для выращивания в водоемах охотничьих и птицеводческих хозяйств. Наибольший эффект дает размножение семенами. Сбор посадочного материала проводят в конце августа, когда семена отделяются от колосков и плавают на поверхности воды. Затем после 7-10-суточной выдержке в корзине производят сев. Семена закатывают в комки глины и разбрасывают в прибрежье (на глубинах 0,3-0,9 м). Средняя норма посева 40 кг/га.

Рдест пронзеннолистный – наиболее выносливый и высокоурожайный представитель рдестовых. Сбор его семян проводят в конце августа, когда они начинают отделяться от колосков легким нажатием руки. Размножение производится семенами (40 кг/га) либо отрезками корневища (1200 шт./га).

Штуkenия гребенчатая (рдест гребенчатый) перспективен для культивирования в рыбных, охотничьих и утиных хозяйствах. Сев производится на глубинах 1,5-1,8 м клубеньками или семенами. Средние нормы высева те же, что и у рдеста пронзеннолистного.

Уруть колосистая и уруть мутовчатая рекомендуются для разведения в рыбохозяйственных водоемах. Эти растения обладают высокой пищевой ценностью для рыб и хорошей средой обитания для мелких беспозвоночных. Размножение урути производят вегетативными органами, высаживая их на глубине 0,3-1,2 метра (чтобы растения не всплывали, их там закрепляют). Средняя норма высадки посадочного материала 0,6 м³/га.

Роголистник темно-зеленый разводится как кормовое растение для водоплавающей птицы и растительноядных рыб. Размножение осуществляется вегетативным путем всеми частями растения. Средняя норма высадки посадочного материала 0,6 м³/га. Роголистник хорошо приспособлен к различным экологическим флуктуациям и имеет высокую урожайность (до 200 т/га в сырой массе).

Телорез алоэвидный обладает хорошими пищевыми качествами, высокой приспособляемостью к условиям среды и высокой урожайностью (до 200 т/га в сырой массе). Телорез способен к зимней вегетации, что делает его ценным объектом культивирования. Поскольку корней у него нет, достаточно перенести части растения в защищенные от волн места. Растение хорошо растет в изреженных зарослях прибрежных растений и образует высокоурожайные ценозы. Телорез хорошо переносит низкие значения рН, что

дает ему возможность произрастать в дистрофных водоемах. Семена прорастают при температуре 18⁰С; их всхожесть достигает 100%.

Элодея канадская представляет наибольший интерес для утиных хозяйств благодаря высокой питательности, содержанию солей кальция, урожайности (35-300 т/га) и способности к подледной вегетации. Элодея размножается вегетативно, частями растения. Перед посадкой необходимо очистить дно водоема от жесткой растительности и затем высадить растения в грунт пучками по 5-10 ветвей на расстоянии 40-70 см. Растение высаживается в конце мая на глубинах 0,6 – 0,7 м. Основное требование к среде – высокое содержание кальция в воде (не менее 20-25 мг/л известковых солей).

Ряска не предъявляет высоких требований к срокам и способам посадки. После уборки урожая, освободившиеся места зарастают ряской в течение 10 суток. Главным условием произрастания ряски является обеспеченность минеральным, особенно азотным питанием, что делает наиболее предпочтительным ее культивирование в высокотрофных водоемах и резервуарах сточных вод животноводческих комплексов и предприятий пищевой промышленности.

Культивирование воздушно-водных и водно-болотных растений. Растения этой группы можно культивировать посевом семян либо посадкой корневищ. Наиболее высокие результаты дает второй способ, так как полное вызревание семян у этих растений наблюдается достаточно редко.

Тростник культивируется корневищами; их разрезают на куски 10-20 см (сохраняя при этом корешки) и закрепляют на любом грунте в пределах глубин 1,5-2,5 м. К моменту ледостава сохраняется до 90% высаженных черенков.

Камыш озерный легко размножается вегетативно. Новые всходы способны давать даже отделившиеся части стебля. Растение следует высаживать на глинистые грунты, на глубины 1-2 м (при низкой прозрачности воды – до 1 м). Средняя возобновляемость – около 80%.

Рогоз узколистный размножается отрезками корневища с верхушечной почкой или молодыми побегами, которые высаживают в торфянистый или илистый грунт на глубины до 2-3 м (наиболее оптимальные глубины - 1-2 м). Всхожесть - 100%, к ледоставу сохраняется до 60% высаженных растений.

Рогоз широколистный менее перспективен для культивирования, чем рогоз узколистный, так как он произрастает лишь на небольших глубинах. Растение размножают корневищем и семенами. Всхожесть корневищ достигает 100%. При культивировании корневищем его высаживают на глубину до 1 м в предварительно взрыхленный грунт. При этом уже к концу вегетационного сезона могут появиться первые соцветия.

Цицания болотная (синонимы - водяной рис, канадский рис, тускарора) введена в культуру в начале XX века и является перспективным растением для выращивания в охотничьих хозяйствах. Цицания – однолетник, ее семена в

сухом виде быстро теряют всхожесть. Сбор семян проводится в сентябре, посев – тогда же на свободных от других растений территориях.

Цицания широколистная (водяной рис широколистный, дальневосточный рис) – многолетник, активно размножается вегетативным путем, высококонкурентен. Может занимать экологическую нишу тростника. Так как семена этого растения вызревают редко, его размножают вегетативным способом – корневищем. Посадка производится ранней весной отрезками корневища с узлами на глубину 10 см (приживаемость в этом случае составляет 60-85%). Возможно проведение летней и осенней посадок (с июля по первую половину августа на глубину до 1 м). Для растений наиболее благоприятны песчано-илистые грунты. Приживаемость 40-70%.

Аир рассаживают отрезками корневища на глубину 20-30 см (желательно на глинистый грунт). Чтобы посадочный материал не всплывал, его закрепляют на дне. Растения быстро размножаются, образуя монодоминантные заросли.

Стрелолист стрелолистный – одно из наиболее перспективных для культивирования растений, так как кроме зеленой массы содержит большое количество клубней. Размножается клубнями и семенами, которые перед посадкой необходимо выдерживать в воде до полутора месяцев. При посеве в октябре массовые всходы дает на следующий год. Перед посевом (или посадкой) полезно разрыхлить грунт. Норма высева семян – 5-10 кг/га.

Сусак зонтичный размножают как отрезками корневища, так и семенами на глубинах около 0,5 м. Он быстро возобновляется, образуя обширные заросли.

Вахта трехлистная рассаживается кусками корневища с придаточными корешками и почками (молодыми ростками). Растет она только в воде с нейтральной реакцией. Посадку лучше всего производить на торфяной грунт; на илистом грунте растения растут хуже, а на песчаном – погибают. Вахта требовательна к содержанию в воде и грунте питательных веществ. Посадку вахты производят на глубине до 0,6 м. До ледостава выживает около 60% саженцев. Возможно размножение семенами, всхожесть при этом достигает 100%.

Виды рода **ежеголовник** размножают семенами и отрезками корневища. Растение требовательно к условиям произрастания; его посадки производят на глубине до 1 м. Наиболее перспективно культивирования ежеголовника в охотничьих хозяйствах, специализирующихся на разведении водоплавающей дичи.

Хвощ речной произрастает у берегов рек, озер, прудов на глубинах от 0,3 до 1 м. Растение предпочитает илистые грунты, размножается, как и другие виды хвощей, спорами и вегетативно. Его культивируют отрезками стеблей и корневищами. Черенки с 2-3 междоузлиями погружают в ил на глубину 5 см

сразу же после заготовки посадочного материала. Черенки достаточно быстро приживаются.

Калужницу болотную размножают семенами и черенками, которые высаживают весной или в конце лета. Наиболее благоприятными для культивирования этого растения являются заболоченные берега или прибрежные части водоема глубиной не более 0,05-0,1 м. Растения лучше произрастают на песчаном или глинистом грунте. Калужница - декоративное растение и широко используется для озеленения и украшения прудов.

Белокрыльник болотный размножают делением корневища весной и в конце лета. Наиболее высокие результаты достигаются при посадке растения на глинистую почву, на глубинах до 0,3 м. Растение предпочитает водоемы повышенного трофического уровня. Декоративное растение.

Дербенник иволистный – типичный обитатель заболоченных земель и мелководий. Растение рекомендуется высаживать группами вблизи берега на глубине не более 0,25 м, в дерновый с примесью песка грунт. Размножение следует проводить делением корневища или семенами. Декоративное растение.

Касатик ложноарировый – одно из наиболее перспективных декоративных околководных растений. Кроме диких форм, в настоящее время выведены и культурные сорта. Растение размножают делением корневища, отрезки которого высаживают на глубину 0,5-0,6 м в песчаный грунт. Культурные разновидности касатика высаживают на глубину 0,1-0,15 м.

Клубнекамыш морской – произрастает в загрязненных слабосоленых водоемах на глубинах до 1,6 м (оптимальная глубина – около 0,5 м). Хорошо приспособлен к перепадам уровня воды, способен расти в водоемах любого трофического уровня. Клубнекамыш может быть использован для культивирования в загрязненных и засоленных водоемах, требующих биологической очистки и фитомелиорации. Высаживают растения клубнями на песчаный или илистый грунт непосредственно после сбора посадочного материала. Экологическая пластичность растения позволяет культивировать его в любых хорошо прогреваемых водоемах. Клубнекамыш не любит торфяной грунт.

Процесс посадки прибрежных растений можно механизировать. Для этого на участках зарастания водоемов воздушно-водной растительностью экскаваторным способом снимают корневищный грунт, доставляют его на намеченный объект, где заранее проложены посадочные траншеи глубиной до 0,5 м. В них засыпается посадочный материал и выравнивается бульдозером. На участках с низкой и умеренной волновой нагрузкой поверх посадочного материала наносится грунт слоем 20-25 см и пропитывается водой. Через 20-30 суток после этого участок затапливают. Тростник рекомендуется сажать до глубины затопления 0,7 м, а камыш – до 2 м. После прорастания средняя густота растений достигает 50 экз./м². Такой способ посадки прибрежно-

водных растений приемлем для формирования литорального комплекса на строящихся водных объектах – каналах, водохранилищах и других водоемах, подверженных водной эрозии.

Береговая линия водоемов под влиянием быстротекущей воды, ветровой и судовой волны речного флота постоянно подвергается водной эрозии и разрушению. Под влиянием этих факторов на водохранилищах в результате волнового прибоя на протяжении многих лет ежегодно обрушиваются берега; под воду уходят ценные плодородные земли и лесные насаждения.

Каналы разрушаются быстрым течением воды и волнами; требуют ежегодного ремонта и укрепления берегов. Малые реки в процессе смыва почвы мелеют и заболачиваются.

При инженерных способах борьбы с водной эрозией не всегда достигается желаемый эффект. Кроме того, они дорогостоящи и трудоемки. Наиболее экономичным является «биологический» метод защиты берегов от водной эрозии. Для их укрепления применяют тростник, рогоз, камыш, манник и другая прибрежная растительность. Защита берегов от размывания с помощью крупных водных макрофитов признана надежным, простым и экономичным способом. Густые стебли растений противостоят течению и волнам, гасят их скорость, препятствуют размыванию берегов и задерживают взвешенные вещества. В местах, где растет тростник, его корни и корневища армируют грунт до глубины 50 см и прочно его скрепляют. Тростник укрепляет не только подводную, но и сухую, крутую часть берега.

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В водоемах ежегодно образуются миллионы тонн биомассы прибрежно-водных растений. Суммарная площадь, занятая зарослями тростника на территории бывшего СССР, по далеко не полным данным, составляет свыше 5 миллионов гектаров. На этой площади ежегодно образуется до 40-50 млн. тонн сухой массы одного только тростника. Наибольшие биомассы отмечены в лиманах и низовьях Днепра, Дуная, Волги, Кубани, в озере Чаны – 15-30 т/га (воздушно-сухая масса). Если учесть рогоз, камыш, хвощ, манник и другие прибрежные растения, то всю эту массу необходимо увеличить, по меньшей мере, в 1,5-2 раза. К примеру, урожайность рогоза в плавнях наших южных рек достигает 15-20 т/га (сырая масса). О биомассе плавающих и погруженных растений говорить не приходится, так как ее никто не подсчитывал, за исключением отдельных водоемов (Гаевская, 1966; Кроткевич, 1982).

Многие виды прибрежно-водных растений находят разнообразное, но все еще недостаточное, применение в различных отраслях промышленности, сельском и лесном хозяйстве, рыбоводстве, медицине и др. Среди них немало технических растений (тростник, рогоз, камыш и др.), которые используются в качестве топлива и химического сырья, в производстве бумаги и строительных целях. Лекарственные растения водоемов (аир, вахта, кубышка, вербейник, череда, мята, дербенник и др.) используются в медицине, фармацевтике, гомеопатии, в качестве ароматерапевтических и косметических средств. Некоторые растения являются хорошими медоносами (вахта, горец, вербейник, сусак, ирис). Прибрежные растения используются в фитомелиоративных целях (тростник, рогоз, камыш, рдесты, и др.) для защиты берегов от размыва. Красивые и эффектные водные растения (кубышка, кувшинка, лотос, калужница, аир, ирис, белокрыльник) находят применение декоративных целях.

В настоящее время нельзя говорить о достаточно активном использовании водных растений для различных нужд людей. Разработка технологии сбора раскрывает широкие перспективы рационального использования прибрежно-водных растений. Кроме того, заготовка и извлечение прибрежно-водных растений из водоемов является одним из основных способов предотвращения вторичного загрязнения вод растительными остатками.

Прибрежно-водная растительность обладает высокой продуктивностью, не уступающей наземным кормовым растениям. Так, урожайность осок достигает 2-3 тонн зеленой массы на 1 га, урожай молодых побегов тростника – 5-6 т/га. Урожайность рдестов, элодеи, урути, роголистника в средней полосе России достигает 3-4 кг/м² (здесь и далее - сырая масса), стрелолиста 6-10 кг/м², телореза 2-13 кг/м², гречихи земноводной 8-10 кг/м², ежеголовника – 1-10 кг/м², сальвинии – 3 кг/м² (Гаевская, 1966; Кроткевич, 1982).

Урожай элодеи в водоемах Среднего Урала составляет 15-25 т/га (в среднем по всему водоему) и 40-90 т/га (в зарослях). По другим данным элодея может давать урожай до 110 т/га. Это связано с тем, что она может восстанавливать свои заросли после скашивания через 25-40 суток.

Огромной продуктивностью обладает ряска трехдольная, которая способна давать урожай до 120 т/га. Так, при однократном сборе в Ивановском водохранилище ряски было добыто 10 тонн с одного гектара. Ряска размножается в основном вегетативным путем; время удвоения по сухому веществу составляет 5-6 суток, а по количеству «листочков» – 2-3 суток. Столь высокая скорость размножения позволяет многократно собирать урожай в течение всего лета. Так, в условиях Узбекистана за 8 месяцев было собрано ряски малой 276 т/га, в то время как урожай кукурузы составлял 150-180 т/га, а люцерны – 14-15 т/га. Разные виды рясок хорошо растут в воде разбавленных

животноводческих стоков. При этом корневые выделения рясок стимулируют размножение водных микроорганизмов, которые разрушают органические вещества сточных вод и тем способствуют сохранению водоемов в чистом состоянии.

Растительность водоемов подразделяют на две основные группы: «жесткую» и «мягкую». К «жесткой» растительности относятся тростник, рогоз, камыш, манник, осоки и другие прибрежные растения. «Мягкая» растительность имеет нежный стебель и произрастает в толще воды или на ее поверхности - ряска, рдесты, роголистник, элодея, стрелолист, кувшинка и другие.

В зависимости от видовых особенностей прибрежно-водные растения находят применение в качестве промышленно-технического сырья и сельскохозяйственно-кормового назначения.

Такое деление в известной мере условно, так как одно и то же растение в зависимости от времени заготовки и утилитарных целей может иметь или промышленное, или же сельскохозяйственное назначение. Есть виды, которые могут быть использованы и в других отраслях хозяйства – пищевой промышленности, в медицинских и декоративных целях.

К первой группе растений относятся тростник, рогоз, камыш и другие «жесткие» растения, однако основное промышленное значение, несомненно, принадлежит тростнику, образуемому в плавнях и дельтах рек огромные заросли, удобные для промышленной эксплуатации. Эти растения используются главным образом в технических целях - в строительстве, целлюлозно-бумажной, химической и микробиологической промышленности: в качестве наполнителя при производстве строительных материалов, сырья для производства бумаги и картона, вискозы, пищевого субстрата для выращивания кормовых дрожжей.

Ученые считают, что водная растительность должна представлять собой не дикие заросли, как сейчас. Необходимо научиться культивировать их и использовать растительную массу для различных отраслей промышленности, в том числе и кормления сельскохозяйственных животных. В качестве перспективных культур могут быть использованы водяной или же канадский рис (*Zizania aquatica*), рис широколистный (*Zizania latifolia*), канареечник (*Digraphis arudinacea*), бекманния (*Beckmannia eruciformis*). Так, в водоемах Ленинградской области урожайность зеленой массы канадского риса достигает 30 т/га (или же 15 т/га сена) и 16 ц/га зерна (Лопатин, 1951). Зерна осыпаются, и лежат в воде, не прорастая, до весны. Они используются в пищу рыбой и водоплавающей птицей. Дальневосточный рис (*Zizania latifolia*) продуцирует небольшое количество семян, зато дает большую зеленую массу. Из водных растений наиболее перспективными для культивирования можно считать элодею, ряску, вольфию, риччию.

Использование прибрежно-водных растений открывает широкие возможности для селекции и семеноводства, что уже осуществляется в ряде стран. Прибрежно-водные растения образуют большую биомассу и хорошо поедаются животными и птицей. Они являются гарантированным источником полноценного и дешевого корма.

Растительность на подводных лугах развивается в 2-3 раза быстрее, чем на суше; ее рост не зависит от погодных условий и засухи. При правильном использовании водоемов можно собирать урожаи элодеи, телореза, ряски и других 3-4 раза в год; растения после скашивания достаточно быстро отрастают. Массовое использование водной растительности имеет большое экономическое значение; растения могут способствовать смягчению дефицита кормов, особенно в южных районах страны. Отдельные виды растений – телорез, элодея вегетируют и в зимнее время; их можно использовать для кормления птиц в виде зеленой массы круглый год (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001).

Прибрежно-водные растения являются прекрасным кормом и кормовыми добавками для многих сельскохозяйственных животных. Они потребляются в свежем виде, другие - в качестве грубых кормов (сена, сенажа, силоса, сечки), или из них вырабатывают гранулированную травяную муку. Значительная часть водной растительности пригодна для силосования. Некоторые из этих растений скармливают в смеси с другими видами кормов (к примеру, отрубями, картофелем, зерном). Питательная ценность этих кормов повышается путем запаривания, добавления мелассы, свекловичного жома и других добавок.

В свежем виде пригодны для кормления животных тростник, рогоз, камыш, манник, осока, ряска, кувшинка, кубышка, телорез, рдесты, роголистник, элодея и др. Указанные растения содержат питательные вещества не в меньшем количестве, чем наземные кормовые травы (Табл. 5). У погруженной водной растительности механическая ткань редуцирована, в связи с чем она содержит значительно меньше клетчатки по сравнению с наземными травами и лучше усваивается.

Осоки, тростник, рогоз издавна используются для кормления животных; по содержанию протеина и жира они не имеют равных среди прибрежной растительности и близки к клеверу. Сено из молодого тростника, рогоза, манника, скошенного до цветения, обладает высоким качеством. Сено из телореза издает приятный запах и хорошо поедается животными. Так, в тростнике в свежем виде содержится 7% сырого протеина, около 2% жира, 21-36% клетчатки, 10% безазотистых экстрактивных веществ. В маннике сырого протеина 11%, безазотистых экстрактивных веществ 40%, сахара 9%.

Калорийность макрофитов принята на уровне 4 ккал/г сухого вещества; наибольшая калорийность характерна для весеннего периода, минимальная –

осенью. Водная растительность по своим кормовым качествам мало уступает люцерне и клеверу (см. таблицу 5).

В молодом состоянии и в период цветения рогоз, манник, ежеголовник содержат 7-22% протеина, 1-3% жира, 30% безазотистых экстрактивных веществ, 17-42% клетчатки и хорошо поедаются многими домашними животными (Майстеренко и др, 1969). После цветения стебли грубеют, и кормовая ценность растений снижается.

Большую ценность в питании крупного рогатого скота, свиней, водоплавающей птицы, кур, пушных зверей представляют корни и клубни кубышки, кувшинки, манника, рдестов, рогоза, тростника и других. Особенно ценны по питательности корневища тростника, которые содержат до 50% крахмалистых веществ, до 30% сахаров, 5% белков, 1% жира, 6% минеральных солей.

Прибрежно-водные растения отличаются высоким содержанием витаминов. Так, содержание витамина С находится в пределах 50-80 мг/%, витамина А – 16-40 мг/%, что является хорошим показателем для кормовых растений. Кроме того, они содержат много микроэлементов, которые необходимы животным и птице: – кремний, железо, кобальт, бром, медь, никель, йод, цинк, марганец.

В зависимости от планируемого использования макрофитов заготовка их проводится в летний и зимний периоды. Летняя заготовка должна быть закончена перед самым цветением (до образования на стеблях метелок и при наличии у растений 8-9 листов) в период максимальной биомассы. В этом случае высушенные побеги тростника и рогоза по калорийности не уступают хорошему сену. В период цветения стебли грубеют, и кормовое их значение снижается (так же как и у наземных кормовых растений). Зимняя заготовка надводной растительности производится главным образом в технических целях.

В хозяйствах, имеющих собственные водоемы, можно создавать плантации элодеи, рдестов, телореза, ряски, роголистника и тем самым увеличивать кормовую базу животноводства и птицеводства.

Ряска является хорошим кормом для многих домашних животных, особенно птицы и свиней. Она содержит до 30% белка, около 5% жиров, 24-34% безазотистых экстрактивных веществ (больше, чем в кукурузе), фосфора – 3%, кальция – 6%, магния – 2% и немного клетчатки – 20-25%. Свежая ряска богата витаминами. Особенно высока питательная ценность сухой ряски, содержащей до 30% белка, 30-35% крахмала, 5% жира, 17-23% клетчатки (Гигевич, Власов, Вынаев, 2001).

Таблица 5

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ

(в %% от абсолютно сухого веса; величины округлены)

(Бояринов, Кафаров, 1969; Воронихин, 1953; Гаевская, 1966 и др.)

Название растений	Про-Теин	Клет-чатка	Жир	Безазо-тистые экстрак-тивные вещества	Зо-ла
Тростник обыкновенный (все растение)	11	36	3	44	5
Тростник обыкновенный (листья)	22	29	5	37	7
Камыш озерный	6-11	18-31	4	51-60	7
Осока пузырчатая	11-13	26-33	2-4	3-49	7
Стрелолист стрелолистный	22-23	18-37	4-7	27-40	13
Горец земноводный	11	16	2	64	6
Рдест плавающий	14	22	4	50	10
Рдест блестящий	14	18	2	55	12
Рдест пронзеннолист-ный	12	17	1	60	10
Кубышка желтая Кувшинка белая	21	15	3	52	10
Элодея канадская	14-16	16-29	1-2	35-46	20
Сусак зонтичный	13,0	31,0	3,0	35	19
Ряска трехдольная	12	11	1	46	30
Рдест курчавый	22	13	2	49	14
Роголистник темно-зеленый	18	11	1	46	23
Клевер красный	14-21	22-24	3	37-42	8
Манник	10-11			38-41	9
Клевер	20	21	4	47	9
Люцерна	18	19	3	50	10
Рогоз узколистный	7	30	2	24	33
Хвощ иловатый	7	21	2	30	11
Ряска малая	26	25	5	27	18
Ряска трехдольная	30	21	3	24	22
Рдест гребенчатый	21	26	3	37	14

Рдест курчавый	19	17	2	47	15
Рдест (5 видов)	17	19	3	50	12
Луговое сено (хорошее)	14	19	3	40	8
Клевер + люцерна	20	21	3	46	10
Клевер средний	20	25	2	43	10

Особый интерес для животноводства представляет вольфия бескоренная, маленькое субтропическое пресноводное растение семейства рясковых. Она произрастает на юге нашей страны. Сухое вещество вольфии содержит 60% крахмала, 20% жира, 10% белков, витамины А, В₆, В₁₂, С, РР и др. Культивировать ее можно в маленьких бассейнах глубиной до 15 см. Питательная среда – водопроводная вода с добавлением вытяжки куриного помета в концентрации 1 г на 1 л воды. Среднесуточный прирост зеленой массы вольфии под открытым небом за период май-октябрь около 0,2 кг/м², что составляет 60 т/га сырой массы в месяц.

Водную растительность можно использовать в качестве мульчирующего материала и органического удобрения после ее компостирования. Компостные удобрения широко применяются в сельском хозяйстве; по своему влиянию на урожайность культур компосты близки к навозным удобрениям. Для компостирования используются растения с огрубевшими и одревеневшими стеблями, не пригодные для кормления животных, а так же - растения после их использования в качестве подстилки.

Прибрежно-водная растительность является прекрасным субстратом для вермикультуры – разведения червей и получения биогумуса. Водные растения могут использоваться для получения биомассы червей в чистом виде и в смеси с навозом и другими органическими отходами.

В настоящее время разведению червей в промышленных масштабах уделяется большое внимание в США, Италии, Франции, Германии и других странах. В последние годы решение этой проблемы стало актуальным и в нашей стране.

Основным культивируемым видом является навозный червь (Eisenia foetida) из семейства Lumbricidae и калифорнийский красный червь. Последний специалисты рассматривают как одомашненный подвид навозного червя. Они приспособлены к существованию в агрессивной среде обитания – навозе. Длина навозного червя 40-130 мм, ширина – 2-4 мм, в коконе находится до 20 яиц, половой зрелости достигают за 4 месяца.

Калифорнийский червь является породой интенсивного типа; он более требователен к условиям кормления и содержания (в основном к температуре) и при соответствующем уходе дает большую отдачу. С другой стороны, навозный червь более морозоустойчив, способен перерабатывать

более агрессивные среды: малоферментированный птичий помет, навоз, различные смеси с высоким содержанием древесной коры и опилок.

Для червей субстрат одновременно является источником пищи и средой обитания. Наиболее распространенным субстратом вермикультуры является навоз, однако могут использоваться и другие органические отходы, в том числе и прибрежно-водная растительность. Навоз может использоваться как в чистом виде, так и в составе различных смесей (наполнителей). Если навоз используется в чистом виде, он должен пройти предварительную выдержку (3-6 месяцев). В качестве наполнителей используется солома, старая трава, лиственной опад и другие отходы. Прибрежно-водная растительность может использоваться в качестве единственного источника корма для червей и в качестве наполнителя.

Скорость разложения органического вещества зависит от увлажнения, температуры и аэрации субстрата. Наиболее интенсивно навоз разлагается при влажности 55-75%; при снижении влажности скорость разложения замедляется. Большое значение имеет аэрация. Чем больше кислорода поступает в штабель, тем интенсивнее идет этот процесс. Температурный оптимум для питания и развития червей – около 23⁰С, а для размножения – 19⁰С. Черви, имея фермент целлюлазу, активно поедают и разрушают целлюлозосодержащие отходы.

Черви имеют как желудочное, так и внежелудочное пищеварение. Глоточные железы вырабатывают жидкость, подобную желудочному соку. Черви смачивают ею органические остатки, которые под ее действием темнеют и мацеруются. После этого черви всасывают мягкие полуразложившиеся ткани. Заглатываемый органический материал в желудке червей перетирается и усваивается.

Оптимальная норма заселения субстрата - 12 червей на 1 дм³. Норма может быть увеличена до 50 экз./дм³. В таких условиях черви быстрее перерабатывают субстрат, но менее интенсивно размножаются. Приблизительный срок переработки субстрата в биогазус – около 3 месяцев, однако этот срок сильно варьирует в зависимости от температуры, плотности заселения субстрата, качества сырья.

Вермикультура – интенсивная биотехнология утилизации органических отходов с получением биогазуса и биомассы червей, которые в дальнейшем могут использоваться для подкормки животных и птицы.

В последние годы активно разрабатывается технология трансформации биомассы в горючие материалы, прежде всего в обычный метан (см. главу «Факторы среды, влияющие на ...»). Этот процесс получил название биоконверсия. Он характеризуется высоким КПД, кроме того, в этом процессе может использоваться самое разнообразное органическое сырье, в том числе и прибрежно-водная растительность. Например, биоконверсия 100 тонн соломы

позволяет получить 14000 м³ метана и 2,5 тонны удобрений. Возникает перспектива переработки этим методом макрофитов, содержащие токсичные соединения и радионуклиды (Евстигнеев, Подуровский, Соловов, 1997).

Биомасса водных растений может использоваться для приготовления нетрадиционных продуктов питания. «Зеленая кровь, зеленое молоко. Травяное молоко» – под таким названием за рубежом начали выпускать соки растений, обогащенные белком и витаминами. «Зеленая революция» в производстве продуктов питания неизбежно приведет к полному использованию пищевых ресурсов водных растений (Евстигнеев, Подуровский, Соловов, 1997).

АКВАРИУМНЫЕ И ДЕКОРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ

АКВАРИУМНЫЕ РАСТЕНИЯ. Растения играют важную роль в формировании среды обитания рыб аквариума, и, прежде всего, в обмене газов. Выделение растениями кислорода и одновременно поглощение ими углекислого газа нельзя заменить даже хорошим продуванием воды воздухом. Большую роль играет и поглощение растениями органических и минеральных веществ, появляющихся в воде в результате жизнедеятельности рыб и разложения остатков пищи. Благодаря растениям и обитающим на их поверхности бактериям вода очищается от вредных для рыб продуктов жизнедеятельности естественным путем. Опять же никакие фильтры не могут заменить в этом отношении растений и бактерий (Ильин, 1977).

Очень велика и эстетическая роль растений в аквариуме. Растения оттеняют яркость окраски рыб и подчеркивают их красоту. Для некоторых видов рыб растения необходимы в качестве укрытий; кроме того, среди растений рыбы прячутся от преследования агрессивных особей своего или другого вида. Особенно нуждаются в укрытии мальки и молодь, содержащиеся вместе с взрослыми особями. Кроме того, среди растений развиваются простейшие – корм для мальков.

Для многих видов рыб растения являются естественным субстратом, на который они мечут икру. Одни виды приклеивают икру к растениям, другие мечут ее среди зарослей. Для многих видов рыб растения служат укрытием для икры от поедания ее родителями. Некоторые рыбы используют растения для постройки гнезд (Ильин, 1977).

В данной главе мы не ставим перед собой целью описать жизнь и выращивание аквариумных растений. Для этого имеется специальная литература (Золотницкий, 1890; Жданов, 1973; Ильин, 1977; Махлин, 1990; Цирлинг, 1991). Мы только хотим показать широту и спектр использования водных растений. В большей части мы приводим сведения о растениях нашей страны, которые выращиваются в аквариумах. Однако значительная часть

наших растений зимой отмирает, поэтому количество видов используемых растений невелико. В связи с этим мы приводим некоторые сведения о тропических растениях, которые наиболее широко культивируются в аквариумных условиях.

Существуют несколько типов аквариумов. Одни из них используются только для выращивания прибрежных и водных растений. Рыба в них, как правило, отсутствует. В других - сочетаются прибрежно-водные растения (болотные и тропические виды) с земноводными и беспозвоночными. В третьих - выращивают водных растений вместе с рыбами.

Прежде всего, необходимо сказать, что состояние растений в аквариуме зависит не только от физико-химических показателей среды, температуры, освещенности, но и от того, какие виды рыб и беспозвоночные в нем обитают.

Некоторые рыбы (гуппи, меченосцы, пецилии, моллинезии) благодаря строению своего ротового аппарата (работающему как скребок) хорошо снимают налет с растений и стенок аквариума и этим способствуют их росту. Эти рыбы в большей части неприхотливы и хорошо размножаются в любом аквариуме. Панцирные сомики – анциструсы питаются в основном обрастаниями каменного дна, однако за отсутствием такового могут очищать и растения. Красиво окрашенные рыбки – лабео, целующиеся гурами – хелостомы, лунные гурами – трихогастеры питаются обрастаниями и неплохо снимают нитчатые водоросли с листьев растений.

При выращивании водных растений необходимо знать и их «врагов» – рыб, которые могут причинить им много неприятностей. Они поедают листья, побеги растений, перерывают грунт.

Прежде всего, необходимо упомянуть харациновых рыб – метиннисов, которые способны отрывать куски даже от самых прочных растений. Тетрагоноптерусы (из харациновых) объедают молодые нежные побеги растений; им противостоят одни только папоротники. Некоторые виды из семейства цихлид также объедают водные растения или выдергивают растения из грунта. Особенно «агрессивны» по отношению к водным растениям виды рода тилипия. Некоторых крупных видов этого рода разводят как промысловую рыбу в теплых водоемах. Так же сильно, как цихлиды, ворошат грунт в аквариуме различные виды сомоиков, в первую очередь торакадум. Взрослые барбусы часто отщипывают верхушечные почки растений, отрывают молодые листья. Наиболее распространенные золотые рыбки с удовольствием отщипывают молодые и нежные листочки растений, в первую очередь - с перистыми листьями. Кроме того, роясь в грунте, они взмучивают ил, который оседает на растениях.

Большинство видов улиток являются санитарами аквариума. Чаще всего в аквариумах содержат красных катушек. Они хорошо справляются с обрастаниями растений и стекол, снимают с поверхности воды бактериальную пленку. Они практически не портят растения, пока им хватает корма. Если же естественного корма (обрастаний) не хватает, улитки переходят на питание водными растениями. Физы и физеллы, так же как и катушки, хорошо снимают обрастания, однако при этом проедают в листьях мелкие дырочки. Крупные моллюски ампулярии всеядны – очищают аквариум от обрастаний, поедают остатки корма, отмершие части растений, однако при недостатке корма могут повреждать растения.

Лужанки и прудовики, взятые из естественных водоемов, активно поедают водные растения. Кроме того, некоторые из них являются промежуточными хозяевами многих паразитов рыб.

Аквариумные растения могут быть объединены в следующие биологические группы: 1. Плавающие на поверхности воды; 2. Плавающие в толще воды; 3. Укореняющиеся в грунте.

Из растений средней полосы нашей страны наиболее часто выращивают следующие виды:

Семейство **харовые** (*Characeae*). **Блестянка гибкая** – *Nitella flexilis* (L.) Agardh. Распространена по небольшим водоемам Европы, Азии и Америки, где образует густые подводные заросли. Стебли длинные, сильно разветвленные, темно-зеленые, образующие по всей длине нитевидные мутовки, корневая система отсутствует. Наилучших результатов при культивировании блестянки можно добиться, если ее не пересаживать. На ней хорошо оседают взвешенные частицы, поэтому вода при наличии этого растения оказывается достаточно чистой. Является хорошим кормом для многих аквариумных рыб. Близка к этому виду **блестянка крупноплодная** – *Nitella megacarpa* Allen., распространенная в водоемах атлантического побережья США. Оба вида лучше смотрятся при выращивании с другими растениями.

Семейство **риччиевые** (*Ricciaceae*). **Риччия плавающая** – *Riccia fluitans* L. относится к представителям печеночных мхов; широко распространена в стоячих и медленно текущих водоемах всех континентов. Это красивое ярко-зеленое растение ажурной формы плавает на поверхности воды. Тело риччии образует слоевище и состоит из мелких ветвящихся пластинок. Размножается очень быстро, покрывая всю поверхность воды сплошным ковром и выступающими над водой пластинками. Служит убежищем для мальков рыб, субстратом для нереста и материалом для постройки гнезд рыб.

Семейство **родниковые** (*Fontinalaceae*). **Фонтиналис обыкновенный ключевой** – *Fontinalis antipyretica* Linne распространен в

разнообразных водоемах северного полушария Земли и имеет много форм и подвидов. Любит исключительно чистую, мягкую воду. Незначительная муть губительна для этого растения. Освещение должно быть умеренным (рассеянным), так как при избытке света на мхе развиваются водоросли, что приводит к его гибели. Фонтиналис является прекрасным убежищем для мальков, субстратом для нереста многих рыб. Размножается делением куста.

Из тропических мхов в аквариумах широко культивируется **мох яванский** - *Vesicularia dubyana* (C. Muller) Brotherus (из семейства **гипновых** – *Hypnaceae*). Распространен в водоемах островов Индо-Малайской зоогеографической области. Представляет собой переплетение тонких нитей темно-зеленого цвета, прикрепляющихся к камням и корягам ризоидами. Мелкие листочки расположены на красиво ветвящихся стебельках. Неприхотливо в отношении состава воды, грунта и освещения, поэтому широко распространено среди любителей аквариума. Растет медленно в течение всего года. Яванский мох прекрасное декоративное растение; хороший субстрат для нереста многих видов рыб. Легко размножается вегетативно.

Семейство **полушниковые** (*Isoetaceae*). **Полушник озерный** - *Isoetes lacustris* L. распространен в водоемах Сибири, Европы и Северной Америки. Встречается в озерах с чистой, прозрачной водой. Листья прикорневые, собраны в листовую розетку. Размножается делением корневищ и спорами. Растения лучше выращивать во влажной оранжерее, а затем наиболее сильные экземпляры переводят в аквариум.

Семейство **марсилиевые** (*Marsileaceae*). **Пилюльница шароносная** – *Pilularia globulifera* L. – широко распространенное растение в водоемах Европы. Имеет длинное, тонкое корневище стелющееся по поверхности грунта с тонкими придаточными корнями. Растение лучше всего развивается в мягкой воде при 18-20°C с естественным освещением. Легко размножается делением корневища. **Марсилия четырехлистная** – *Marsilea quadrifolia* L. – произрастает в мелких водоемах, канавах, по берегам рек и озер. Это растение пригодно для холодноводного аквариума. Наиболее хорошо развивается марсилия в необогреваемых аквариумах с естественным светом; листья в этом случае становятся крупнее, а черешок короче. Равномерно растет в течение всего года. Размножается делением ползучего корневища; лучше всего в условиях влажной оранжереи, после чего пересаживают в аквариум.

Семейство **сальвиниевые** (*Salviniaceae*). **Сальвиния плавающая** – *Salvinia natans* (L.) Allioni – распространена в водоемах Европы, Северной Африки и Малой Азии. Это широко распространенный у аквариумистов неприхотливый папоротник, плавающий на поверхности воды. Сальвиния

нуждается в хорошем верхнем свете; в отношении температуры она неприхотлива. Растения, взятые из водоемов, можно разводить только в летнее время года. Зимой они погибают. Растение размножается стеблевыми отпрысками и спорами. Его можно сохранить только в холодноводном сосуде, размещенном в зимней оранжерее. Корни и подводные листья сальвинии служат убежищем для мальков и местом нереста некоторых рыб. Для тепловодных аквариумов более пригодны тропические виды – **сальвиния ушастая** (*Salvinia auriculata* Aublet.) и **сальвиния продолговатолистная** (*Salvinia oblongifolia* Martius). Все виды сальвиний в аквариуме произрастают в чистой воде при рассеянном и в то же время ярком верхнем свете.

Семейство **азолловые** (*Azollaceae*). **Азолла каролинская** (*Azolla caroliniana* Willdenow.), **азолла папортниковая** (*A. filiculoides* Lamarck), **азолла перистая** (*A. pinnata* R.Brown.) – тропические виды. Азолла – папоротник, подобно сальвинии, у нее нет корней, их заменяют подводные нитевидные листья. Азолла плавает на поверхности воды, мелкие листочки расположены попарно, подобно черепице, на ветвистом стебле. Растению для роста требуется много яркого верхнего света. Имеет ярко выраженный сезонный характер роста с периодом покоя в зимнее время. Растение размножается вегетативно, а также спорами; последние сохраняются в донном иле до весны. Из других тропических папоротников в аквариумах выращивают растения семейства **многоножковых** (*Polypodiaceae*), **роговидных** (*Parkeriaceae*).

Из семейства **рдестовых** (*Potamogetonaceae*) в аквариумах выращивают ряд тропических видов – **рдест Гайя** (*Potamogeton Gayi* A.Bennett), **рдест восьмиычинковый** (*P. octandrus* Poiret.) , ряд дальневосточных рдестов. Среди многочисленных видов этого семейства большинство имеют крупные размеры, и требовательны к условиям содержания. Этим, вероятно, объясняется то, что они достаточно редко встречается у любителей аквариума. Размножаются в основном вегетативно – путем черенкования стебля и делением корневища.

Распространены в аквариумах многие тропические растения: около 40 видов семейства **апоногетоноцветных** (*Aponogetonaceae*), род **эхинодорус** (*Echinodorus*) семейства **частуховых** (*Alismataceae*) около 30 видов и более 20 видов рода стрелолист (*Sagittaria*).

Из семейства **водокрасовых** (*Hydrocharitaceae*) наиболее известен такой вид, как **водокрас лягушачий** (*Hydrocharis morsus-ranae* L.), повсеместно распространенный в водоемах со стоячей водой средней полосы Европы и Азии. Плавает на поверхности воды. Размножается преимущественно вегетативным способом – побегами. Последние идут горизонтально под водой и на своих концах дают начало новым растениям.

Зимние почки водокраса обладают слизистыми оболочками. Благодаря этому они приклеиваются к животным и птицам и могут переноситься из одного водоема в другой. Водокрас чувствителен к загрязнению вод и произрастает только в чистых водах. Водокрас можно содержать в любом аквариуме с верхним освещением.

Валлиснерия спиральная (*Vallisneria spiralis* L.) широко распространена как в стоячих, так и в текучих водах всего земного шара, в основном в тропиках и субтропиках. В пределах нашей страны она встречается только в южных районах и на Дальнем Востоке. Валлиснерия произрастает севернее основного ареала только в водоемах-охладителях атомных и тепловых электростанций. Растение интересно процессом опыления. Мужские цветки на коротких цветоножках собраны группами в пазухах листьев; женские цветки на других растениях снабжены длинными цветоножками и ко времени распускания оказываются на поверхности воды. В это время мужские цветки отрываются от своих цветоножек, всплывают на поверхность воды. Они переносятся течением или ветром на раскрытые женские цветки и оплодотворяют их высыпающейся пылью. После оплодотворения длинная цветоножка женского цветка закручивается спирально, опускается на дно водоема, где происходит дальнейшее созревание завязи (Жданов, 1973). Валлиснерия – растение неприхотливое как в отношении почвы, температуры (15-20°C), так и света. В аквариумах чаще всего содержат **валлиснерию спиральную, форму крученолистную** – *Vallisneria spiralis* L., *f. tortifolia* Wendt, отличающуюся закрученными в штопор более широкими листьями. Она предпочитает более высокую температуру (18-25°C), и не выдерживает солей железа.

Элодея канадская (*Elodea canadensis* Michaux) широко распространена во всех водоемах Северной Америки и акклиматизирована во многих странах. Элодея растение двудомное, но в Европе встречаются только женские растения; в связи с этим размножается вегетативно. При половом размножении опыление происходит аналогично валлиснерии. Она предпочитает чистую воду, умеренный свет, к температуре не привередлива. Летом элодея бурно разрастается, а осенью отмирает. Служит хорошим субстратом для нереста многих видов рыб. Существуют и другие виды элодеи. К примеру, **элодея зубчатая** (*Elodea densa* Plancon) внешне мало, чем отличается от предыдущего вида, однако развивается в течение круглого года и легко переносит более высокие температуры. Поэтому является желательным растением для аквариума.

Телорез алоэвидный – *Stratiotes aloides* L. – широко распространен в водоемах Европы. Листья в прикорневой розетке, широколинейные, длинные и жесткие, по краям зазубренные. Стебель с короткими ползучими

побегами. Корневая система в начальной стадии развития, когда оно находится под водой, развита слабо. С развитием листьев развивается и корневая система, постепенно растение всплывает на поверхность водоема. Осенние побеги телореза не развиваются во взрослые растения, а опускаются на дно, где и зимуют. Весной они дают начало новым растениям. Телорез хорош для выращивания в акватеррариуме.

Семейство ароидных (Araceae). Наиболее часто в аквариумах и акватеррариумах выращивают тропические растения из рода **криптокорины** (*Cryptocoryne*), которых более 50 видов. Распространена в Юго-Восточной Азии. Это прекрасное декоративное растение с широкими листьями на длинных черешках. Криптокорины предпочитают мягкую воду и яркое освещение; оптимальная температура – 24°C. Растения переносят полное затемнение, необходимое для развития икры многих видов рыб. Размножаются корневыми побегами.

Пиэтия, водный салат (*Pistia stratiotes* L.) распространена в водоемах тропических областей Африки. Крупное плавающее растение. Его голубовато-зеленые листья, покрытые волосками, собраны в розетку; корневая система сильно развита, имеет мощную корневую систему. Пиэтия требует яркого света. Оптимальная температура воды для нее 22-26°C. Летом размножается вегетативным путем, зимой растет значительно хуже и, как правило, погибает. Удастся размножить семенами. Если зимой невозможно создать для растения оптимальные условия, его можно поместить во влажную камеру и содержать на подушечке из болотного мха или торфа, а весной переводить в аквариум. Хорошо развитая корневая система служит убежищем для мальков рыб и субстратом для размножения.

Семейство **рясковых (Lemnaceae)** представлено такими видами как ряска маленькая (*Lemna minor* L.), ряска горбатая (*L. gibba* L.), ряска трехдольная (*L. trisulca* L.), многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.), вольфия бескорневая (*Wolffia arrhiza* (L.) Wimmer.). Плавающие на поверхности и полупогруженные в воду растения. Встречаются в стоячих и медленнотекущих водах. Ряски неприхотливы в отношении температуры и при верхнем свете хорошо размножаются. Искусственное дополнительное освещение в аквариуме в зимнее время дает возможность содержать ее в течение круглого года. Является хорошим кормом для растительноядных рыб. Заросли служат укрытием для мальков и нерестилищем для ряда рыб.

Растения семейства **кабомбовых (Ceratophyllaceae)** имеют листья двух видов – подводные рассеченные на мелкие узкие доли и плавающие линейные листья. Эти красивые тропические растения предпочитают мягкую воду; растут в виде куста с мясистыми стеблями и веерообразными

мелкорассеченными листьями. Нуждается в хорошем освещении. Растение хорошо приспосабливается к разным условиям, быстро растет и активно участвует в круговороте веществ аквариума. Кабомба равномерно растет в течение года. К условиям содержания растения сравнительно нетребовательны, однако они любят чистую воду. Муть оседает на ее листьях, из-за чего растение теряет привлекательность и декоративные качества. Легко размножается черенкованием стебля и корневища. Наиболее известны **кабомба водная** (*Cabomba aquatica* Albert.), **кабомба австралийская** (*C. australis* Spegazzini), **кабомба Варминга** (*C. Warmingii* Caspary.) из Южной Америки, **кабомба Гарднера** (*C. piauhyensis* Gardner) из Южной Америки и Индии.

Семейство **роголистниковые** (*Ceratophyllaceae*) в аквариумах представлены двумя видами, близкими по экологии – **роголистником темно-зеленым** (*Ceratophyllum demersum* L.) и **роголистником светло-зеленым** (*C. submersum* L.). Эти два вида – космополиты, широко распространены в стоячих водоемах нашей страны. Роголистник образует сильно ветвящиеся стебли, порой выступающие из воды. Листья расположены в мутовках. Роголистник выдерживает любую температуру, но любит яркий свет. Взятые из естественных водоемов растения лучше всего высаживать в аквариум весной. Зимой, растение, подобно большинству растений средней полосы, отмирают, оставляя зимующие почки, которые весной дают начало новым растениям. Листья роголистника собирают на своей поверхности взвесь, поэтому его следует периодически промывать свежей водой. Условия содержания двух видов роголистника аналогичны. Роголистник легко размножается делением стебля.

Для выращивания в различных типах аквариумов используются тропические растения семейства **онагриковых** (= **ослиньковых**) (*Onagraceae* = *Oenotheraceae*) различные виды **людвигии** (*Ludwigia*). Это – одно из наиболее широко распространенных аквариумных растений. Она неприхотлива к условиям содержания, но предпочитает сильный рассеянный свет и температуру 20-25°C.

Семейство **сланоягодниковых** (*Halorrhagaceae*) в аквариумах представлено видами **перистолистника** (*Myriophyllum*). Из видов широко распространенных в водоемах России и часто используемых для выращивания в холодноводных аквариумах можно назвать **перистолистник мутовчатый** (*Myriophyllum verticillatum* L.).

Многие виды прибрежных и водных растений достаточно сложно культивировать в небольших по объему аквариумах из-за крупных размеров и необходимости периода покоя в зимний период. Их можно

культивировать в качестве декоративных растений для озеленения открытых водоемов.

ДЕКОРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ. Некоторые прибрежно-водные растения очень красивые и используются для украшения водоемов в черте города или на приусадебных участках. Для озеленения водоемов используются виды растений, которые садоводы-озеленители условно делят на следующие группы:

1. Болотные растения – корни находятся во влажной почве, а листья и цветки – над поверхностью земли.
2. Прибрежные растения – корни - в грунте под водой, а большая часть побега – в воздухе.
3. Растения – генераторы кислорода – само растение находится в толще воды, а его цветки (если они есть) – на поверхности воды, либо под водой.
4. Растения, плавающие на поверхности воды, - их корни находятся в толще воды или донном грунте, листья и стебли плавают близ поверхности воды, цветки (если они есть) находятся на поверхности воды или над водой.
5. Растения, у которых корни находятся в донном грунте, листья – на поверхности воды, цветки – на поверхности или над водой.

К последней группе относятся различные виды семейства кувшиновых (*Nymphaeaceae*) и, в первую очередь, виды и сорта родов кувшинок (*Nymphaea candida*), кубышек (*Nuphar luteum*) и нимфейника (*Nymphaoides peltata*). Количество сортов одних только кувшинок насчитывает несколько десятков. В зависимости от размера цветков и листьев их делят на четыре группы: карликовые, мелкие, средние и крупные. Из кубышек в декоративных целях выращивают несколько видов и сортов. Среди специалистов – озеленителей нет единой классификации видов и тем более сортов нимфейных растений. Тропические кувшинки не пригодны для выращивания в открытых водоемах средней полосы нашей страны.

Плавающие растения затеняют воду; это предохраняет ее от перегрева и препятствует развитию микроводорослей. Растения размещают на солнечной стороне стоячих водоемов. Некоторые виды выдерживают небольшое затенение и текучесть вод.

Плавающие на поверхности воды растения достаточно быстро разрастаются и могут покрыть поверхность водоема сплошным ковром. В больших водоемах рост этих растений трудно ограничивать. Многие растения этой группы осенью образуют зимующие почки (турионы), которые опускаются на дно, где находятся до начала следующего вегетационного периода. Наиболее неприхотливыми растениями

являются: водокрас (*Hydrocharis morsus-ranae*), все виды рясок (*Lemna*), многокоренник (*Spirodela polyrrhiza*), некоторые виды водяного ореха (*Trapa*), телорез (*Stratiotes aloides*), пузырчатка (*Utricularia vulgaris*) и др.

Растения – оксигенаторы являются одной из основных групп, виды которой предотвращают загрязнение воды, служат кормом и местом нереста многих рыб. Подводные части растений поглощают из воды минеральные вещества и углекислый газ и препятствуют развитию водорослей. Наиболее неприхотливыми растениями являются следующие виды: роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum*), элодея канадская (*Elodea canadensis*), уруть (*Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*), виды рода рдестов (*Potamogeton*).

Прибрежные растения в композиции с плавающими растениями выполняют декоративную функцию, смягчая границу между водой и берегом; их цветы и листья во время вегетационного периода хорошо украшают водоем. Видов прибрежных растений очень много. Самыми распространенными являются: аир (*Acorus*), частуха (*Alisma*), калужница (*Caltha*), осока (*Carex*), ситник (*Juncus*), ирис = касатик (*Iris*), лебедия (*Lobelia*), незабудка (*Myosotis*), стрелолист (*Sagittaria*), камыш (*Scirpus*), ежоголовник (*Sparganium*), рогоз (*Typha*) и др.

Болотные растения (гидрботаники данную группу растений относят к «прибрежным») требуют влажной, не пересыхающей и богатой органическим веществом почвы. В то же время они не выносят застоя воды. Наиболее известные и применяемые для озеленения следующие растения: - волжанка (*Aruncus*), астильба (*Astilbe*), таволга = лабазник (*Filipendula*), купальница (*Trollius*), гравилат (*Geum*), лилейник (*Hemerocallis*), фукция (*Hosta*), ирис (*Iris*), бузульник (*Ligularia*), лобелия (*Lobelia*), вербейник (*Lysimachia*), дербенник (*Lythrum*), горец (*Polygonum*), примула = первоцвет (*Primula*) и др.

Более подробно об особенностях биологии декоративных растений, агротехнике выращивания, способах размножения тех или иных видов и сортов, защите от вредителей освещается в специальной литературе (Илюхина, 2002; Хессайен, 2003).

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов В.Н. О значении зарослей харовых водорослей в жизни озер. – Ботанич. журн., т. XLIV (5), 1959.

Александрова В.Д. Динамика растительного покрова. - В кн.: «Полевая геоботаника», М.-Л., т. 3, 1964.

Алекин О.А. Эвтрофирование озер. - Водные ресурсы, № 4, 1979.

Алехин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. - М., 1986.

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. – Л., Гидрометеиздат, 1989.

Арабина И.П., Савицкий Б.П., Рыдний С.А. Бентос мелиоративных каналов Полесья. – Минск, изд-во Ураджай, 1988.

Ассман А.В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в водоеме.– Докл. АН СССР, т. LXXV1, № 6, 1951.

Астапович И.Т. Методы определения фотосинтеза макрофитов в неглубоких водоемах. – В сб.: «Совещание по методике гидробиологических исследований в целях рыбохозяйственного освоения водоемов», 1967.

Бармин А.Н., Кузьмина Е.В. *Pistia stratioides* L. в водоемах г. Астрахани. – Материалы 3 конф. «Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод», Петрозаводск, 1992.

Барсегян А.М. О некоторых закономерностях распределения водно-болотной растительности Араратской долины. - Известия АН Арм. ССР, т.13, 1961.

Басова С.Л. Перифитон и микрофитобентос оз. Красного (Карельский перешеек). – Гидробиол. журн., т. 10, № 1, 1974.

Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. - Новосибирск, 1974.

Белавская А.П. Изменение высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня 1954-1955 гг. - Труды Инст-та биологии внутренних водоемов, Борок, 1958.

Белавская А.П. Растительность Пеновско-Лоховского участка Верхневолжского водохранилища. – Ботанич. журн., т.54, № 3, 1969.

Белавская А.П. К методике изучения водной растительности. – Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения», Борок, 1977.

Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств. - СПб, 1994.

Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. – Тр. Инст-та биологии внутренних вод, Борок, 1966.

Белавская А.П., Серафимович Н.Б. Продукция макрофитов некоторых озер Псковской области. – В кн. «Растительные ресурсы», Л., вып. 3, 1973.

Белоконь Г.С. Флористический состав и ценологическая характеристика растительности каналов юга Украины. - Киев, 1977.

Березина Н.А. Гидробиология. – М., Пищевая промышленность, 1973.

Биочино А.А. К изучению первичной продукции водных растений. – Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения», Борок, 1977.

Бобров А.А. Особенности зарастания водотоков Верхнего Поволжья. – Тез. докл. У Всеросс. конф. «Гидрботаника –2000», Борок, 2000.

Бобров А.А., Киприянова Л.М. Различные подходы к выделению ассоциаций водных и прибрежно-водных растительных сообществ с позиций направления Браун-Бланке. – Тез. докл. У Всеросс. конф. «Гидрботаника –2000», Борок, 2000.

Богачев В.К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище. – Тр. биологической станции «Борок», 1950.

Богдановская-Гиэнев И.Д. О некоторых основных вопросах болотоведения. – Ботанич. журн., № 3, 1946.

Богдановская-Гиэнев И.Д. Материалы к познанию озер поймы Волги в Саратовской области. – Тр. Ленинградского общества естествоиспытателей, вып. 3, т.70, 1950.

Богдановская-Гиэнев И.Д. Водная растительность СССР. – Ботанич. журн., №12, 1974.

Боруцкий Е.В. Материалы по динамике биомассы макрофитов озер. – Тр. ВГБО, т. 2, 1950.

Бояринов А.И., Кафаров В.В. Методы оптимизации в химической технологии. – М., 1969.

Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. – Л., Наука, 1983.

Бут В.И., Бут Н.В. Устройство для сборов водных фитоценозов. – Авторское свид. 766555 (СССР); Заявл. 13.07.78. № 2644636/28-13; Опубл. В БИ, 1980, № 36; А 01К79/00.

Бяллович Ю.П. Влияние древесной и кустарниковой растительности на волнение и абразию в условиях крупных водохранилищ. – Изв. АН СССР, №3, 1955.

Вальтер Г. Растительность земного шара. – М., Прогресс, 1975.

Вальтер Г. Общая геоботаника. – М., Мир, 1982.

Варенко Н.И. О закономерностях миграции цинка в Днепродзержинском и Запорожском водохранилищах. – Тез. докл. 1У Всесоюзн. лимнол. совещания, 1977.

Василевич В.И. К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. – Л., 1971.

Васильев Н.Г. Географические закономерности распространения долинных лесов в бассейне реки Уссури. – Владивосток, 1962.

Ваулин Г.Н., Зубарева Э.Л. Валлиснерия в Верхне-Тагилиском водоеме – охладителе. – В кн. «Структура и функции водных биоценозов, их рациональное использование и охрана на Урале», Свердловск, 1979.

Верещагин А.А. Озера Алтайского края. – Тр. Алтайской экспедиции Географического общества. – М., 1925.

Веригин Б.В. Итоги работ по акклиматизации дальневосточных растительных рыб и мероприятия по их дальнейшему освоению и изучению в новых районах. – Вопросы ихтиологии, т. 1, вып. 4 (21), 1961.

Вестлэйк Д.Ф. Методы определения годичной продукции болотных растений с мощными корневищами. – В кн. «Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы», Л., 1968.

Вехов В.Н. Биология *Zostera marina* L. – М., Изд-во МГУ, 1995.

Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. – Минск, 1960.

Виноградов Б.В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. – М., Наука, 1964.

Вовк Ф.И. Экскурсионные количественные гидробиологические приборы. – В кн. «Задачи научно-исследовательских организаций в четвертой сталинской пятилетке в области развития рыбного хозяйства Сибири». – Новосибирск, 1948.

Волков П.Д. Волногасящие способности прибрежных зарослей водной растительности. - Водный транспорт, №10, 1957.

Воробьев Д.П. Растительность южной части побережья Охотского моря. – Тр. Дальневосточного филиала АН СССР, т.2, М.-Л., 1937.

Воробьев Д.П. и др. Определитель растений Приморья и Приамурья. - М.-Л., 1966.

Воронихин Н.П. Растительный мир континентальных водоемов. - М.-Л., 1953.

Воронов А.Г. О некоторых приспособлениях растений к изменению уровня озер. – Ботанич. журн., №5, 1943.

Воронов А.Г. Геоботаника. – М., Высшая школа, 1973.

Ворошилов В.Н., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. – М., Наука, 1966.

Ворошилов В.Н. Об отмельной флоре умеренных областей муссонного климата. - Бюллетень ГБС, вып. 68, 1968.

Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. - М., 1982.

Врочинский К.К. Накопление пестицидов высшими водными растениями. - Киев, 1977.

Гаевская Н.С. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.- В кн. «Сборник памяти академика С.А.Зернова», М.-Л., 1948.

Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. – М., Наука, 1966.

Галкина Н.В. Ряска малая как кормовое растение. - Узбекский ботанич. журн., №7, 1964.

Гапека З.И. Прибрежно-водная флора и растительность нижнего Амура. – Автореф. канд. дисс., МГПИ, М., 1971.

Гапека З.И. Ценологическая характеристика гигро - гидрофитов нижнего Амура. - В кн. «Вопросы биологии», Хабаровск, 1974.

Гарцман И.Н., Лыло В.Н. Процессы формирования дождевых паводков. – Тр. Дальневосточного НИ гидрометеорологического института, Владивосток, 1970.

Гигевич Г.С., Жуховичцкая А.Л., Оношко М.П., Генералова В.А. Экспериментальное изучение поглощения биогенов высшими водными растениями. – Прикладная лимнология: Сб. научных статей. Вып. 2, Минск, 2000.

Гигевич Г.С., Власов Б.П., Вынаев Г.В. Высшие водные растения Беларуси. – Минск, 2001.

Горбенко Ю.А. Экология перифитонных микроорганизмов. – Автореф. докт. дисс., М., МГУ, 1973.

Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных организмов. – М., Наука, 1977.

Гребенщиков О. С. Геоботанический словарь. – М., Наука, 1965.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. - М., 1967.

Григорьев С. Озера Ростовского уезда. - Землеведение, 1903.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель сосудистых растений центра Европейской России. - М., «Аргус», 1995.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений средней России. – М., Т. 1, 2002.

Гуревич Ф.А., Ястребова О.Л. Фитонцидные свойства высших водных и прибрежных растений. – Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения», Борок, 1977.

Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. Питание зоопланктона. – Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология, т. 6., 1988.

Давыдов Л.К., Дмитриева А.А., Конкина Н.Г. Общая гидрология. – Л., Гидрометеоздат, 1973.

Дексбах Н.К. Водная растительность и ее значение в борьбе с последствиями промышленных загрязнений. - Материалы 1У Научн. конф. «Охрана природы на Урале», Свердловск, 1964.

Доброхотова К.В. Ассоциации высших водных растений как фактор роста дельты Волги. – Тр. Астраханского гос. заповедника, М., 1940.

Довбня И.В. О сезонном изменении фитомассы сообществ макрофитов. – Информ. бюлл. «Биология внутренних водоемов», Борок, 1973.

Довбня И.В. Значение гидрофильной растительности волжских водохранилищ в круговороте веществ. – Тр. Института биологии внутренних вод, Рыбинск, вып. 42 (45), 1979.

Дуплаков С.Н. К изучению биоценозов подводных предметов. – Русский гидробиологический журнал, т. 4, № 1-2, 1925.

Дуплаков С.Н. Исследование процесса обрастания в Глубоком озере. – Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере, т.6, вып. 2, 3, 1925.

Дуплаков С.Н. К изучению обрастаний прудов. – Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере, т. 6, вып. 5, 1930.

Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона. – Тр. Лимнологической станции в Косино, т. 16, 1933.

Егошина Т.Л., Лугинина Е.А., Орлов П.П., Шулятьева Н.А. Особенности элементного состава макрофитов техногенных местообитаний. – Тез. докл. У Всеросс. конф. по водным растениям «Гидрботаника-2000», Борок, 2000.

Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения речных пойм. - М., 1938.

Живогляд А.Ф. Влияние изменений стока Волги на растительность низовьев дельты. – Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения», Борок, 1977.

Жигарева Н.Н. Новая модель зарослечерпателя. – Биол. внутр. вод. Информ. бюлл., № 42, 1979.

Жданов В.С. Аквариумные растения. – М., Изд-во «Лесная промышленность», 1973.

Жудова П.П. Растительность и флора Судзухинского государственного заповедника Приморского края. – Тр. Сихотэ-Алинского заповедника, Владивосток, 1967.

Журавлева Л.А. Влияние высшей водной растительности на гидрохимический режим пойменных водоемов Нижнего Днепра. – Гидробиол. журн., № 1, 1973.

Зернов С.А. Общая гидробиология. – М.-Л., 1949.

Зеров К.К. Исследование зарастания р.Днепра в среднем его течении. – Тр. института гидробиологии, Изд-во АН СССР, № 23, 1962.

Золотницкий Н.Ф. Водные растения для аквариума. - М., 1890.

Зуб Л.Н. Эколого-флористическая классификация сообществ макрофитов, сложенных различными экобиоморфами. – Тез. докл. У

Всеросс. конфер. по водным растениям «Гидробиотаника-2000», Борок, 2000.

Иванов Г.И. Классификация почв равнин Приморья и Приамурья. – Владивосток, 1966.

Ивлев В.С. Влияние тростниковых зарослей на биологический и химический режим водоемов.- Труды ВГБО, т.2, 1950.

Игошина К.Н. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой. – Тр. Биол. НИИ Пермского университета, Пермь, 1927.

Илюхина В.М. 30 великолепных водоемов, М., Изд-во Олма-Пресс, 2002.

Ипатов В.С. Об оценке данных проективного учета. – Ботанич. журн., т. 49, 1964.

Исполитов Е.И. Исследование растительности Уральских озер. - Записки Уральского общества любителей естествознания, Екатеринбург, 1910.

Кабанов Н.М. Высшие водные растения в связи с загрязнением континентальных водоемов. – Тр. ВГБО, т. 12, 1962.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря – Киев, Наукова думка, 1975.

Каминский В.С. Методы замедления и устранения процесса эвтрофирования. - Водные ресурсы, № 5, 1976.

Каминский В.С., Гвоздева И.Е. Об очистке сточных вод макрофитами и альгофлорой. - Водные ресурсы, № 5, 1976.

Камышев Н.С. Флора и растительность прудов Каменной степи. – Бюлл. общества естествоиспытателей при Воронежском университете, Воронеж, 1961.

Камышев Н.С. Флора и растительность Дона и его притоков выше Цимлянского водохранилища. - Сб. «Работы рыбохозяйственной лаборатории Воронежского университета», Воронеж, 1962.

Камышев Н.С. Опыт систематизации фитоценозов Центрального Черноземья. - «Известия Воронежского отделения ВБО», Изд-во Воронежского университета, Воронеж, 1963.

Камышев Н.С. Принципы установления, наименования и выделение в природе растительных ассоциаций. – Ботанич. журн., № 10, 1966.

Карзинкин Г.С. Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». – Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере, т. 6, вып. 2, 3, 1925.

Карзинкин Г.С. Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». – Русский Зоологический журнал, т. 7, вып. 1, 2, 3, 1927.

Карзинкин Г.С. К изучению бактериального перифитона. –Тр. лимнологической станции в Косино, т. 17, 1934.

Катанская В.М. Биомасса высшей водной растительности в озерах Карельского перешейка. – Тр. лаборатории озероведения АН СССР, т. 3, 1954.

Катанская В.М. Методика исследования высшей водной растительности. - Жизнь пресных вод, Изд. АН СССР, 1960.

Катанская В.М. Продуктивность растительного покрова некоторых озер Карельского перешейка. – Тр. лаборатории озероведения АН СССР, вып. 10, 1960.

Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. – Л., Наука, 1981.

Кашкин Н.И. К методике количественного изучения населения зарослей водных растений. – В кн. «Рыбная промышленность», М., Изд-во Мин. промышл. продовольств. товаров СССР, сб. 37, 1957.

Кац Н.Я. Болота земного шара. - М., Наука, 1971.

Кичигин А.И. Анализ морфосистем Дальнего Востока и Забайкалья. – Автореф. канд. дисс., М., 1974.

Клоков В.М., Козина С.Я., Иванова И.Ю., Широкая З.О. Влияние длительного ионизирующего излучения на формирование фитоценозов Киевского водохранилища. - Матер. 3 конфер. «Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод», Петрозаводск, 1992.

Кожов М.М. Очерки по байкаловедению. – Иркутск, «Восточно-Сибирское книжное издательство», 1972.

Козлов О.В., Садчиков А.П. Промысловая гидробиология озерных беспозвоночных – М., МАКС Пресс, 2002.

Козлов О.В., Садчиков А.П. Задачник по экологии.– М., МАКС Пресс, 2003.

Козловская Н.В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. - Минск, 1978.

Кокин К.А. Влияние погруженной водной растительности на гидрохимический режим и процессы самоочищения реки Москвы. - Вестник МГУ, биология, почвоведение, № 6, 1962.

Кокин К.А. О роли погруженных макрофитов в самоочищении загрязненных вод. – Тр. ВГБО, т.14, 1963.

Кокин К.А. О роли погруженных макрофитов реки Москвы в самоочищении воды. – Автореф. канд. дисс., М, 1963.

Кокин К.А. Экология высших водных растений. – М., изд-во МГУ, 1982.

Колесников В.П. Растительность восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня. – Тр. Сихотэ-Алинского государственного заповедника, Владивосток, 1938.

Колесников Б.П. Очерк растительности Дальнего Востока. - Хабаровск, 1955.

Колесников Б.П. Растительность. – Сб. «Южная часть Дальнего Востока». - М., Наука, 1969.

Колосков Н.И. Агроклиматические особенности советского Дальнего Востока. – Тр. НИИ аэроклиматологии, вып.15, 1962.

Комаров В.Л. Ботанико-географические области бассейна Амура. – Тр. СПб общества естествоиспытателей, СПб., 1897.

Комаров В.Л. Растительность морских берегов полуострова Камчатки. – Тр. Дальневосточного филиала АН СССР, серия ботаническая, М., 1939.

Комаров В.Л., Клобукова-Алисова Е.Н. Определитель растений Дальневосточного края. - М., Изд-во АН СССР, 1931.

Кондратьева Г.П. Фильтрационная и минерализационная работа четырех видов двустворчатых моллюсков Волгоградского водохранилища. – Автореф. канд. дисс., М., 1970.

Константинов А.С. Общая гидробиология. - М., Высшая школа, 1972.

Копылова А.А. Дальневосточный дикий рис. – В кн. «Новые кормовые культуры», Иркутск, 1954.

Кордаков А.И. Прибрежно-водная растительность вторичных отстойных прудов и водохранилищ и ее роль в очистке промышленных сточных вод. – Тр. НИИ по обогащению руд цветных металлов, М., № 2, 1971.

Кореякова И.Л. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительностью Рыбинского водохранилища. - Бюлл. Института биологии водохранилищ, М., 1958.

Кореякова И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища – Киев, 1977.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. – Л., Наука, 1975.

Красовский Л.И. О биомассе подземных побегов тростника в озерах Барабы. – Ботанич. журн., т. 47, № 5, 1962.

Кропачев Л.Н. О нахождении *Najas inior* AU в окрестностях Петербурга. - Известия СПб ботанического сада, № 4, 1901.

Кроткевич П.Г. К вопросу использования водоохранно-очистных свойств тростника обыкновенного. – Водные ресурсы, № 5, 1976.

Кроткевич П.Г. Роль растений в охране водоемов. - М., «Знание», (Новое в жизни, науке и технике, серия «Биология») № 3, 1982.

Крылова Е.Г. Особенности заболачивания техногенно трансформированных озер Некрасовской поймы. - Тез. докл. У Всеросс. конфер. по водным растениям «Гидрботаника-2000», Борок, 2000.

Кудряшов М.А. Прибрежно-водные сообщества как показатели состояния водоемов юга Дальнего Востока. – Тез. докл. 1 Всесоюзн. конфер. «Высшие водные и прибрежно-водные растения». - Борок., 1977.

Кудряшов М.А. Прибрежная и водная флора и растительность южной части восточного склона Сихотэ-Алиня. – Автореф. канд. дисс., Воронеж, 1982.

Кудряшов М.А. Естественные и антропогенные фитоценозы литорали рек Дальнего Востока (Восточный склон Сихотэ-Алиня). – Сб. «Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды», Л., Изд-во Ленинградского политехнич. инст-та, 1988.

Кудряшов М.А., Пospelова Е.Б. Анализ отмельной флоры рек восточного склона Сихотэ-Алиня. – Тез. докл. научной конфер. «Комплексное использование и охрана водных ресурсов Дальнего Востока», Владивосток, 1981.

Кудряшов М.А., Кузнецов Е.А. Эпифитные грибы прибрежно-водных сообществ устья реки Зеркальная Приморского края. - Матер. Научн. конфер. «Водные экосистемы и организмы – 2», М., 2000.

Кудряшов М.А., Садчиков А.П. Введение в гидробиотанику континентальных водоемов (гидробиологические аспекты). – М., МАКС Пресс, 2002.

Кудряшов М.А., Садчиков А.П. Практикум по гидробиотанике для гидробиологов. – М., изд-во ФИАН, 2003.

Кузин П.С. Классификация рек и гидрологическое районирование СССР. - Л., 1960.

Кузьмичев А.И. Гидробиотаника в системе наук о растительном покрове. Тез. докл. У Всеросс. конфер. по водным растениям «Гидробиотаника – 2000», Борок, 2000.

Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис, - «Гидрометеоздат», СПб., 1992.

Кузьмичев А.И., Краснова А.Н. К истории формирования флористического комплекса пойменного наноэфмеретума. – Тез. докл. У Всеросс. конфер. по водным растениям «Гидробиотаника-2000», Борок, 2000.

Кузнецов Е.А. Грибные и грибоподобные организмы морских, солоатоводных и пресных водоемов. – М., Академия цветоводства, 2003.

Кузнецов Е.А. Грибы водных экосистем. – Автореф. докт. дисс., М., МГУ, 2003.

Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. – Л., Наука, 1970.

Куренцова Г.Э. Растительность Приморского края. - Владивосток, Дальневосточное книжное издательство, 1968.

Кутова Т.Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления северной части Рыбинского водохранилища. – Автореф. канд. дисс., Л., ЛГУ, 1957.

Кутова Т.Н. География водных растений в пределах СССР. – Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения», Борок, 1977.

Лапиров А.Г. Основные термины и понятия гидробиологии. – Ботанич. журн., т. 87, № 2, 2002.

Лепилова Г.К. Водные растения и роль их в зарастании озер и образования болот. – В кн. «Озера Карелии», Петрозаводск, 1930.

Лепилова Г.К. Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности. – Л., 1934.

Ливеровский Ю.А., Колесников Б.П. Природа южной половины советского Дальнего Востока. – М., «Географгиз», 1949.

Липин А.Н. Пресные воды и их жизнь. – М., Учпедгиз, 1950.

Липины Н.Н. и А.Н. К методике гидробиологических работ. – Тр. Лаб. генезиса сапропеля, вып. 1, 1939.

Лисицина Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов Волжского бассейна. – Санкт-Петербург, Гидрометеиздат, 1993.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России. – М., Наука, 2000.

Лобанова Н.И. Исследование строения и водоносности речной сети Сихотэ-Алиня и юго-западного Приморья – Автореф. канд. дисс., Владивосток, 1974.

Ломакина Л.В. Фитофильная микрофауна Саратовского водохранилища. – Биол. науки, № 8, 1980.

Лопатин В.Д. Водяной рис. – Л., Изд-во ЛГУ, 1951.

Лукина Е.В., Никитина И.Г. Охрана озер и водной растительности в Горьковской области. – Тр. Горьковского сельскохоз. института, 1977.

Лукина Е.В., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. – Киев, Наукова Думка, 1988.

Майстеренко Ю.Г., Денисова А.И., Багнюк В.М., Арямова Ж.М. К роли высшей водной растительности в накоплении органических и биогенных веществ в водоеме. – Гидробиол. журн., т. 5, № 6, 1969.

Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. – Л., Изд-во ЗИН, 1974 а.

Макрушин А.В. Библиографический указатель по теме «Биологический анализ качества вод» с приложением списка организмов-индикаторов загрязнения. – Л., Изд-во ЗИН, 1974 б.

Марков М.В. Природные условия развития растительности в пойме. – Уч. записки Казанского ун-та, серия ботанич., Казань, № 4, 1950.

Матвеев В.И. Очерк истории изучения флоры и растительности водоемов СССР. – Тр. Куйбышевского педагогич. института, Куйбышев, 1973.

Матвеев В.И. О влиянии антропогенных факторов на растительность озер- стариц. – Тр. Куйбышевского педагогич. института, Куйбышев, 1977.

Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений. – Самара, Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004.

Матвеева В.П. Приморские луга Прибалтики. – Ботанич. журн., № 10, 1971.

Махлин М.Д. Амурский аквариум.- Хабаровск, 1990.

Менкель-Шапова Т.И. Исследование водной и прибрежной растительности Комисских озер. – Тр. Косинской биологической станции, вып. 2, 1930.

Мережко А.И. Роль высших водных растений в самоочищении водоемов. – Гидробиол. журн., № 4, 1973.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М., Наука, 1975.

Микрякова Т.Ф. Накопление тяжелых металлов различными видами высших растений. – Тез. докл. У Всеросс. конфер. по водным растениям «Гидрботаника-2000», Борок, 2000.

Миркин Б.М. О некоторых интересных растительных сообществах песчано-галечных пляжей в среднем течении реки Белой. – Ботанич. журн., т. 47, 1962.

Миркин Б.М. Словарь-справочник по агрофитоценологии и луговедению. – Киев, «Наукова думка», 1991.

Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология. – М., Агропромиздат, 1987.

Морозов Н.В. Применение макрофитов для очищения поверхностных вод от удобрений, смываемых с сельскохозяйственных угодий. – Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения, Борок, 1977.

Морозов Н.В. Экологическая биотехнология: очистка природных и сточных вод макрофитами. – Казань, Из-во Казанского гос. пед. ун-та, 2001.

Морозов Н.В. Эколого-биотехнологические пути формирования и управления качеством поверхностных вод. – Автореф. докторской дисс., М., МГУ, 2003.

Мушкет Л.П. Использование водной растительности в сельском хозяйстве. – Челябинск, 1960.

Мяло Е.Г. Особенности размещения тростника внутри ареала. - Бюллетень МОИП, отдел биологический, вып. 1, 1962.

Нельдушкин Н.А. Испытание дальневосточного риса в качестве кормового растения Иркутской области. - Животноводство, 1964.

Нечаев А.П. Аллювий и растительность в поймах горных рек Приамурья. - Амурский сборник, Благовещенск, т.2, 1960.

Нечаев А.П., Гапека З.И. Эфемеры меженной полосы берегов нижнего Амура. – Ботанич. журн., № 1, 1970.

Нечаев А.П., Сапаев В.М. Кормовые растения ондатры в водоемах Приамурья. – Сб. «Растительный и животный мир Дальнего Востока», Хабаровск, Изд-во Хабаровского педагогич. института, 1973.

Никольский Г.В., Алиев Д.С., Милановский Ю.Е. Рыбы – мелиораторы. – М., Знание, 1987.

Ниценко А.А. Краткий курс болотоведения. – М., Высшая школа, 1967.

Ниценко А.А. О понятиях верхового, низинного и переходного в современном болотоведении. - В кн. «Основные принципы изучения болотных биогеоценозов», Л., Наука, 1972.

Номоконов Л.И. Пойменные луга Енисея. - М., 1959.

Одум Ю. Основы экологии. - М., «Мир», 1975.

Павленко Г.Е. Прибрежно-водная и водная флора водоемов южного Приамурья. – Уч. записки Хабаровского педагогич. института, Хабаровск, 1968.

Павленко Г.Е. Флора и растительность водоемов окрестностей г. Хабаровска. – Автореф. канд. дисс., Томский университет, 1972.

Папченков В.Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности. – Экология, № 6, 1985.

Папченков В.Г. О сезонной динамике фитомассы воздушно-водных растений.- Материалы третьей конф. «Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод», Петрозаводск, 1992.

Папченков В.Г. Динамика гидрботанических исследований в России. – Тез. докл. У Всеросс. конф. по водным растениям «Гидрботаника-2000», Борок, 2000.

Папченков В.Г. Продукционные исследования в работах гидрботаников. – Тез. докл. У Всеросс. конф. по водным растениям «Гидрботаника-2000», Борок, 2000.

Папченков В.Г. Ветланды и их исследование в России.- Тез. докл. У Всеросс. конф. по водным растениям «Гидрботаника-2000», Борок, 2000.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, ЦМП МУБиНТ, 2001.

Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины. – Рязань, Сервис, 2003.

- Пачосский И.К.** Основы фитоценологии. – Херсон, 1927.
- Пашкевич В.К., Юдин Б.С.** Водные растения и жизнь животных. – Новосибирск, Наука, СО АН СССР, 1978.
- Петров Г.М.** Очистка водоемов от нефти под воздействием высшей водной растительности и микроорганизмов. - Нефтепромышленное дело, № 9, 1969.
- Покровская Т.Н.** Экологические условия фотосинтеза литоральных гидрофитов. - В кн.: «Антропогенное евтрофирование озер», М., 1976.
- Покровская Т.Н.** О продукционных отношениях нитчатых водорослей и погруженных макрофитов в антропогенно-евтрофирующем озере. – Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по водным и прибрежноводным растениям, Борок, 1977.
- Поливанов В.С., Иванова А.И., Вавилова Г.В.** Особенности геохимического функционирования геосистем в связи с техногенном. - Вопросы географии, М., «Мысль», 1977.
- Понятовская В.М.** Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. - В кн. «Полевая геоботаника», М.-Л., 1964.
- Поплавская Г.И.** Экология растений. - М., Советская наука, 1948.
- Посохова Л.Г.** Динамика водной растительности р. Усмань. - Научные записки Воронежского отделения ВБО, Воронеж, 1966.
- Потапов А.А.** Фотосинтез погруженных растений в связи с зарастанием верховьев Цимлянского водохранилища. – Тр. ВГБО, т. 2, 1956.
- Потапов А.А.** Кормовое значение водной и прибрежной растительности водохранилищ. - Вестник сельскохозяйственной науки, № 6, 1958.
- Потапов А.А.** Кольцевидные и барьерные заросли водных растений на водохранилищах. - Природа, № 12, 1960.
- Потапов А.А.** Зарастание мелководий водохранилищ Европейской части СССР гидрофитами, их хозяйственное и санитарно-эпидемиологическое значение. – Автореф. докт. дисс., М., АМН, 1962.
- Пробатова Н.С.** Влияние паводков на водную и прибрежную растительность пойменных озер Амура. – Изд-во Ростовского ун-та, Ростов-на-Дону, 1961.
- Работнов Т.А.** Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. – В кн. «Полевая геоботаника», т. 2, М.-Л., 1960.
- Работнов Т.А.** Мозаичность луговых фитоценозов. - Бюллетень МОИП, отдел биологический, № 4, 1972.
- Работнов Т.А.** Фитоценология. – М., изд-во МГУ, 1983.

Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. - Вестник опытного дела, Воронеж, 1925.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. - М., Сельхозгиз, 1938.

Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. – Ботанич. журн., № 2, 1952.

Распопов И.М. О применении водолазной аппаратуры при изучении водной растительности заливов Северной Ладоги. - В сб. «Биология внутренних водоемов Прибалтики», М.-Л., Из-во АН СССР, 1962.

Распопов И.М. Об основных понятиях и направлениях гидробиологии в Советском Союзе. - Успехи современной биологии, № 3, том 55, 1963.

Распопов И.М. Высшая водная растительность Ладожского озера. – Тр. лаборатории озероведения Ленинградского университета, № 21, 1968.

Распопов И.М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия). – Тез. 1 Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения», Борок, 1977.

Распопов И.М. О некоторых понятиях гидробиологии. – Гидробиол. журн., т. 14, № 3, 1978.

Распопов И.М. Макрофиты в системе формирования качества внутренних вод. - Материалы третьей конфер. «Водная растительность внутренних водоемов», Петрозаводск, 1993.

Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. - Л., 1985.

Распопов И.М. Индикационные возможности макрофитов. – Тез. докл. У Всеросс. конф. по водным растениям «Гидробиология-2000», Борок, 2000.

Ратушняк А.А. Роль прижизненных выделений высшей водной растительности в процессах самоочищения воды. – Автореф. канд. дисс., Казань, 1993.

Ратушняк А.А. Эколого-физиологические аспекты регуляции гомеостаза водных биосистем разного уровня организации с участием фитогидроценоза. – Автореф. докторской дисс., Нижний Новгород, 2002.

Розанов М.П. Использование болотно-водной растительности для корма сельскохозяйственных животных. - Достижения науки и передового опыта в сельском хозяйстве, № 6, 1954.

Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. – Л., Наука, 1985.

Рубин Б.А., Логинова Л.И. Особенности дыхания водных и полупогруженных растений. – Успехи современной биологии, т. 55, № 3, 1963.

Рутковская В.А. Предварительные итоги исследования проникновения солнечной радиации в водную толщу водохранилищ и озер. – В сб. «Первичная продукция морей и внутренних вод», М., 1961.

Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. - М., Учпедгиз, 1948.

Садчиков А.П. Определение суточной динамики продукции макрофитов. – Бюлл. Института биологии внутренних вод АН СССР, № 31, 1976.

Садчиков А.П. Лекции по экологии. – М., изд-во МАКС Пресс, 2002.

Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. – М., Изд-во «Университет и школа», 2003.

Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Программа курса лекций по гидробиологии. – М., МАКС Пресс, 2004.

Салимовская-Родина А.Г. Опыт применения метода пластинок обрастания к изучению бактериальной флоры воды. – Журн. «Микробиология», т. 5, вып. 4, 1934.

Самбук Ф.В. Ботанико-географический очерк долины реки Печеры. – Тр. ботанического музея АН СССР, вып. 22, 1930.

Сидельник Н.А. Типы зарастания водоемов долины порожистого Днепра и Самары-Днепровской. - Вестник НИИ гидробиологии, 1948.

Свириденко Б.Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. – Омский педагогический ун-т, Омск, 2000.

Свириденко Б.Ф., Зарипов Р.Г. Содержание химических элементов в макрофитах сточных вод. – Матер. третьей конфер. «Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод», Петрозаводск, 1993.

Скадовский С.Н. О гидробиологическом методе очищения воды от органических загрязнений и о биоценологии в гидробиологии. - Труды ВГБО, т. 2, 1961.

Скворцов А.К. Гербарий. – М., Наука, 1977.

Слепухина Т.Д. Новая модель зарослечерпателя. – Гидробиол. журн., № 3, 1976.

Смиренский А.А. Вопросы типологического изучения мелиорации и охотопромысловой оценки водоемов. - Заготовки сельскохозяйственных продуктов, № 4, 1952.

Старостин И.В. Капканый зарослечерпатель. – Тр. Мургабской гидробиол. станции, вып. 4, 1958.

Столяров С.С. Выращивание кормового дальневосточного риса на мелководьях. - Животноводство, № 4, 1968.

Стом Д.И., Тимофеева С.С. и др. Роль харовых водорослей и других водных растений в процессах деструкции фенольных соединений. - Водные ресурсы, № 4, 1978.

Таубаев Т.Т. Борьба с зарастанием каналов сорными растениями. – Сельское хозяйство Узбекистана, № 7, 1958.

Таубаев Т.Т. Ценные кормовые растения для водоплавающей птицы. – Колхозно-совхозное производство Узбекистана, № 5, 1963.

Тахтаджян А.Л. Система филогении цветковых растений. - М.-Л., Наука, 1966.

Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. – М., 1972.

Тихомиров В.Н., Щербаков А.В. О некоторых подходах к анализу информации по региональным флорам водоемов.- Матер. третьей конфер. «Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод», Петрозаводск, 1993.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л., Изд-во ЛГУ, 1974.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. - М., «Прогресс», 1980.

Унифицированные методы исследования качества вод. – ч. 3, М., СЭВ, 1976.

Урываев П.А. Режим паводков на реках Приморского края. – Тр. Дальневосточного НИ гидromетеорологического института, Л., Гидрометеиздат, 1964.

Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. – М., Изд-во МГУ, 1979.

Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. – М., изд-во МГУ, 1980.

Федченко Б.А. Биология водных растений. - М.-Л., 1925.

Францев А.В. О некоторых путях воздействия на жизнь пресных водоемов. - Труды ВГБО, т.2, 1961.

Хабибулин Э.Т. Влияние растительных рыб на гидрохимический режим, первичную продукцию и рыбопродуктивность прудов. – Тр. Белорусского НИИ рыбного хозяйства, т.10, 1974.

Хатчинсон Д. Лимнология. – М., Прогресс, 1969.

Хессайон Д.Г. Все об альпинарии и водоеме в саду. – М., Изд-во «Кладезь-Букс» 2003.

Хмелев К.Ф. Закономерности развития болотных экосистем (на примере Центрального Черноземья.) – Автореф. докт. дисс., М., Изд. ТСХА, 1980.

Хромов В.М., Садчиков А.П. О технике определения продукции макрофитов. – Биол. науки, № 9, 1976.

Цирлинг М.Б. Аквариум и водные растения. - СПб, Гидрометеиздат, 1991.

Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков. – М., Наука, 1987.

Чемерис Е.В. Истоковые ветланды Ярославской области как объект ботанических исследований. – Тез. докл. У Всесоюзн. конф. по водным растениям «Гидрботаника – 2000», Борок, 2000.

Чернов В.Н. Характеристика высшей водной растительности пойменных озер. - Ученые записки Карело-Финского университета, сер. биологич., Петрозаводск, 1948.

Шага В.С. Галечная растительность на реке Бурее. - Вопросы географии Дальнего Востока, Хабаровск, 1968.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. - Л., Изд-во ЛГУ, 1964.

Шенников А.П. Экология растений. - М., 1950.

Шилов М.П. Приуроченность некоторых водных растений Нижнего Амура к определенным глубинам. - Бюллетень МОИП, отдел биологический, №2, 1972.

Шилов М.П. Причины исчезновения и пути охраны водных реликтовых видов растений. – Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. по водным и прибрежно-водной растительности, Борок, 1977.

Шкорбатов Г.Л., Васенко А.Г., Быц И.Д. О влиянии сброса подогретых вод ТЭС на биологический режим водоемов-охладителей. – Вестник Харьковского ун-та, № 135, 1976.

Шлегель Г. Общая микробиология. – М., Мир, 1987.

Шмитхюзен В.А. Общая география растительности. - М., Прогресс, 1966.

Щербаков А.П. Продуктивность прибрежных зарослей макрофитов Глубокого озера. – Труды ВГБО, т. 2, 1950.

Щербаков А.В. Классификации жизненных форм и анализ информации по региональным флорам водоемов.– Бюлл. МОИП. Отд. Биол. т. 99, вып. 2, 1994.

Экзерцев В.А. Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году его существования. – Тр. института биологии внутренних вод, вып. 11, 1966.

Экзерцев В.А. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища. – Бюлл. Института биологии водохранилищ АН СССР, № 1, 1958.

Экзерцев В.А. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища. – Бюлл. Института биологии водохранилищ АН СССР, № 6, 1960.

Экзерцева В.В. Продуктивность сообществ манника водного на Иваньковском водохранилище. – В сб. «Комплексное исследование водохранилищ», вып. 1, 1971.

Ярошенко П.Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. - М. -Л., 1961.

- Abdin G.** Biological productivity of reservoirs special reference to the Aswan reservoir (Egypt). – *Hydrobiologia*, vol. 1, № 4, 1949.
- Arber A.** Water plants. - A study of aquatic angiosperms, London: 1920.
- Bursche E.** Wasserpflanzen. - Radebeul, 1973.
- Decey J.W., Klug M.J.** Methane efflux from lake sediments through water lilies. – *Science*, vol. 203, N 4386, 1979.
- Drude O.** Die Ökologie der Pflanzen. - Braunschweig, 1913.
- Gams H.** Die höhere Wasservegetation. – In *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*. - Berlin, Wien., Abt. 9, Hälfte 1, H. 4, 1926.
- Gessner F.** Hydrobotanic -Berlin, 1959, Band 1-2, 1955.
- Hejny S.** Okologické Charakteristik der Wasser – und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebene. - Bratislava, 1960.
- Jaccard P.** The distribution of the flora in the alpine zone. – *New Phytol.*, 11, 1912.
- Kirby J.J.** Fungi involved in the decomposition of *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* (R.W.Butcher) C.D.K.Cooke -*Bull. Brit. Mycol. Soc.* –Vol.16, suppl. 1., 1981.
- Kudrjashov M.A., Voskresensky K.A.** The Fresh-water communities in Rivers of the East Slope of the Sikhote-Alin and their changes under the influence of the antropogenic Factors. - Abstracts of the papers presented at the XII international botanical congress, Leningrad, 1975.
- Kudrjaschov M.A.** Natürliche und antropogene Phytozonosen des Flusslitorals in Fernosten. - International Symposium, Halle (Saale), 1986.
- Lüning K.** Seaweeds, their environment, biogeography and ecophysiology. - New York, John Wiley, 1990.
- Perkins B.** Arthropods that stress waterhyacinth. – *PANS*, vol. 20, N. 3, 1974.
- Seidel K.** Reinigung von Gewässern durch höhere Pflanzen. - *Die Naturwissenschaften*, 53.Jahrg, H.12, 1966.
- Seidel K.** Wasserpflanzen Reiniger Abwasser. - Sonderdruck aus *Umschau in Wissenschaft und Technik*Bd. 67, № 17/67, 1967.
- Sørensen T.** A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. – *K. danske vidensk Selsk.*, 5(4), 1948.
- Spencer N.** Insect enemies of aquatic weeds. – *PANS*, vol. 20, N 4, 1974.
- Starmach K.** Metody badan spodowiska stawowego. – *Biul. Zakladu. Biol. stawow PAN*, N 2, s. 10 – 21, 1954.
- Thienemann A.** Die Binnengewässer Mitteleuropas. - Eine limnologische Einführung, *Die Binnengewässer*, I. Stuttgart, 1925.
- Westlake D.F.** Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. – *Mat. Ist. Ital. Idrobiol*, 18, 1965.

Wetzel R.G. Primary productivity of aquatic macrofytes. – Int. Verein Lymnol., Bd. 15, 1964.

Wetzel D.F. Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. – Proceedings of the I.B.P. Symposium on Primary Productivity in Aquatic Environments Pallanza, Inaly, April, Mem. Ist. Idrobiol., vol.18, 1965.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
История изучения прибрежно-водной растительности	8
Основные понятия классификации прибрежно-водной растительности	13
Прибрежно-водная растительность и типология водоемов	23
Индикаторное значение прибрежно-водных растений	27
Динамика развития сообществ прибрежно-водной растительности	33
Инструменты для сбора и учета прибрежно-водной растительности	39
Описание и картирование растительности	44
Индексы сходства (сравнения)	54
Индексы видового разнообразия	56
Гербаризация прибрежно-водных растений	58
Биомасса и продукция прибрежно-водной растительности	61
Биомасса растительности	63
Методы определения продукции растений по их биомассе	68
Методы определения продукции растений по величине фотосинтеза	71
Факторы среды, влияющие на развитие прибрежно-водных растений	77
Основные элементы минерального питания	82
Активная реакция среды (рН)	88
Газовый режим водоемов	91
Трофическая роль прибрежно-водных растений	100
Прибрежно-водные растения в системе водного биоценоза	115
Водная растительность и беспозвоночные	117
Перифитон	122
Высшие водные растения и фитопланктон	124
Высшие водные растения и бактерии	126

Водные растения и грибы	128
Прибрежно-водная растительность и самоочищение водоемов	130
Оценка степени загрязнения вод по показательным организмам	144
Прибрежно-водная растительность водотоков (горных ручьев и рек)	151
Фенологические наблюдения	161
Размножение и возобновление прибрежно-водных растений	164
Ограничение численности прибрежно-водной растительности	168
Охрана и рациональное использование прибрежно-водных растений	171
Культивирование и восстановление прибрежно-водных растений	175
Хозяйственное использование прибрежно-водной растительности	183
Аквариумные и декоративные растения	191
Литература	200
Оглавление	221

Авторы:

Садчиков Анатолий Павлович – доктор биологических наук, профессор каф. гидробиологии, зам. директора Международного биотехнологического центра Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова, автор более 160 научных работ и 10 учебных и научных книг.

Кудряшов Михаил Александрович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник каф. гидробиологии биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова, автор 40 научных работ.

А.П. Садчиков, М.А. Кудряшов

ЭКОЛОГИЯ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
(учебное пособие для студентов вузов)

Издано в авторской редакции

Подписано в печать 14.02.2005 Формат 60x90^{1/16}
Бумага офсетная № 1 Зак. б/н
Уч.-изд. л. – 13,2 Усл. печ. л. – 13,9
Тираж 400 экз.

Издательско-полиграфический комплекс НИА-Природа
119017, Москва, Старомонетный пер., 31.
Тел./факс: 951–2812, 959–4279