

УДК 581.526.3

Д.А. Дурникин

Гидрофильные типы растительности (флороценоотипы) юга Обь-Иртышского междуречья

D.A. Durnikin

Hydrophilic Vegetation Types (Florotsenotypes) in the South of the Ob-Irtysch Interfluve

Рассмотрены гидрофильные типы растительности, представляющие собой совокупность современных формаций растительности, сформировавшихся на территории юга Обь-Иртышского междуречья с определенным типом водной флоры, эдификаторы которых в течение длительного времени под влиянием относительно однородных условий среды (косной и биотической) в процессах сопряженной эволюции видов приобрели общие адаптивные свойства.

Ключевые слова: флороценоотипы, водные растения, прибрежно-водные растения, неоконплексы, палеоконплексы.

Выяснение закономерностей исторического развития флоры и растительности – сложная и многогранная проблема в русской и зарубежной ботанике. Как отмечает А.И. Кузьмичев [1], работы подобного плана отличаются несколькими особенностями. Прежде всего, это многообразие подходов и методов и, как следствие, различный исходный материал по систематике, ботанической географии, палеоботанике, фитоценологии. Вопросами выделения разнообразия высших синтаксонов растительности занимались многие исследователи [2–13]. Под типами растительности (флороценоотипами), вслед за Р.В. Камелиным, мы понимаем современный срез основных ценофиллумов, значительно отличающихся друг от друга в пестром растительном покрове. Будучи определенными этапами филоценогенеза – процесса исторического развития фитоценозов на данной территории, заселенной флорой определенного типа, типы растительности по-особому преобразуют среду обитания и устойчиво удерживают свой состав, структуру ценозов, входящих в них, в течение значительного времени. В филоценогенетической классификации типы растительности – это совокупность современных формаций растительности, сформировавшихся на территориях с определенным типом флоры, эдификаторы которых в течение длительного времени и под влиянием относительно однородных условий среды (косной и биотической) в процессах сопряженной эволюции видов приобрели общие адаптивные свойства. Это

Hydrophilic vegetation types presenting the totality of modern vegetation formations formed in the south of the Ob-Irtysch interfluve with a certain type of aquatic flora, edifiers of which for a long time under the influence of relatively homogeneous environmental conditions (biotic and inert) in the dual processes of evolution gained general adaptive properties.

Key words: floracenetypes, water plants, coastal-water plants, neo-complexes, paleo-complexes.

отношение к температурному и водному режимам, климату и почвам, эдафическая определенность, фитоценоотическая совместимость и конкурентноспособность, перекрывающая ресурсы среды, структура экологических ниш, а, следовательно, и структура биоморф, характерная ярусность ценозов и т.д. [13].

Для территории юга Обь-Иртышского междуречья нами выделены следующие гидрофильные типы растительности.

Гидрофильная растительность пресных вод.

Этот тип растительности представлен на изученной территории 51 собственно бореальным видом (30% от общего количества видов). Преобладают представители семейств *Potamogetonaceae* (17 видов) и *Ranunculaceae* (6). Остальные семейства этой группы немногочисленны и представлены от 1 до 4 видов – *Lemnaceae*, *Nymphaeaceae* (по 4 вида), *Halorgaceae*, *Lentibulariaceae* (3 вида), *Ceratophyllaceae*, *Callitrichaceae* (2).

В данный тип растительности входят гидрофиты, свободно плавающие в толще воды: *Lemna trisulca*, *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia*, *U. minor*, *Stratiotes aloides*, погруженные укореняющиеся гидрофиты: *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *P. pusillus*, *P. berchtoldii*, *P. vaginatus*, *P. tenuifolius*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. Friesii*, *Zannichellia pedunculata*, *Z. repens*, *Althenia filiformis*, *Najas marina*, *Caulinia flexilis* и другие, укореняющиеся растения с плавающими на поверхности листьями (*Potamoget-*

ton natans, представители семейства *Nymphaeaceae*), а также растения, свободно плавающие на поверхности воды (*Salvinia natans*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. turionifera*, *Spirodela polyrhiza*, *Persicaria amphibia*, *Nymphoides peltata*). Основу составляют погруженные и плавающие формы. Биоморфологически тип представлен исключительно травами с сильно развитой аэренхимной тканью и практически полным отсутствием механической. Среди жизненных форм преобладают длиннокорневищные травы (14 видов), а также стелющиеся (9), однолетние (7) и кистекорневые, турionoобразующие (6 видов).

Рассматриваемый флороценотип преемственно связан с предшествующим протокомплексом, распространенным в палеогене на обширной территории единого в то время евразийско-американского континента. По-видимому, протокомплекс был без четкой дифференциации на региональные варианты. В него входили, в частности, такие субтропические включения, как *Azolla*, *Brazenia*, *Eurylla*, *Nelumbo*, *Pistia*, широко были представлены и современные *Nymphaea*, *Nuphar*, *Trapa*, *Potamogeton*. В составе современного типа растительности (неокомплекса) довольно много видов с обширным географическим распространением. Виды голарктического на древнесредиземноморской основе (27 видов) и космополитного ареалов (8), по-видимому, следует отнести к ядру комплекса. Группа евразийских видов (9) указывает на обособление Евразии и Северной Америки, хотя, конечно, связь осуществлялась через мосты суши. Евразийский гидрофильный палеокомплекс, едва успев оформиться, начал постепенно дифференцироваться в пределах территории на региональные варианты, одним из которых и является представленный выше флороценотип.

Гидрогигрофильные злаковники и травники. Основу данного типа растительности составляют преимущественно формации плюризональных или бореальных видов осоковых, злаков и других воздушно-водных (прибрежно-водных) трав. В середине вегетационного периода (летняя межень) некоторые из них в результате спада уровня воды продолжают развитие на обсыхающих грунтах. Многие виды проявляют в сообществах высокую активность, являясь ценообразователями, при этом формируют пояса прибрежно-водной растительности как в лентических, так и в лотических водоемах. Флороценотип представлен 95 видами. Семейственный спектр выглядит следующим образом: осоковых – 27 вида, лютиковых – 9, злаковых – 8, ситниковых – 7, частуховых – 6, розговых – 5, по 4 вида в семействах зонтичных и ежеголовниковых, остальные семейства представлены по 1–3 таксонами. Виды с широкими евразийскими связями образуют группу из 40 видов, голарктико-средиземноморских – 39 видов, с космополитным распространением – 9, осталь-

ные виды представлены более узкими ареалами. Флороценотип, наряду с предыдущим комплексом, отличается тесными связями с предшествующими хронологически сменяющимися палеокомплексами с четко выраженной преемственностью. Многие виды, слагающие данный флороценотип, относятся к малочисленным или монотипным родам (*Acorus*, *Caltha*, *Calla*, *Scolochloa*, *Phragmites*, *Scheuchzeria* и др.), исходно связанным с экотопами, имеющим переменный режим обводнения и осушения. Среди жизненных форм преобладают длиннокорневищные травы (29 видов) и однолетники (16). Способность пройти свой жизненный цикл вне зависимости от погодных условий на освобожденном участке поверхности водопокрываемого или переувлажненного местообитания дала в процессе эволюции этим растениям некоторые дополнительные конкурентные преимущества. Флороценотип гидрогигрофильных злаковников и травников в системе рассматриваемых типов растительности исследованной территории один из древнейших, связан через некоторые роды (*Caldesia*, *Phragmites*, *Menyanthes*) с палеогеновыми группировками прибрежно-водных протокомплексов. Вследствие модернизации общего состава флоры на границе между палеогеном и неогеном флороценотип приобрел современный состав родов, включая теплолюбивые (*Scirpus melanospermus*, *S. supinus*, *Cyperus longus*, *Juncus inflexus* и др.), впоследствии выпавшие. В миоцене ареал рассматриваемого комплекса охватывал Евразоамерику. В него входили такие роды, как *Dulichium*, *Decadon*, ныне вымершие роды *Alismataria*, *Sagisma* и др. Род *Dulichium* в настоящее время представлен высокими травянистыми растениями, обитающими по болотам, берегам водоемов и временно затопляемым местам в восточной части Северной Америки, от Канады до Флориды, и на западе от Калифорнии до Колумбии. Это монотипный род, представленный современным *D. arundinaceum* (L.) Britt. (= *D. spathaceum* Rich.). Род *Decadon* также монотипный, современный *D. verticillatus* (L.) Ell., корневищный травянистый многолетник, распространенный по болотам и заиленным берегам водоемов, на мелководьях на востоке США. По-видимому, тогда же стала намечаться дифференциация на региональные варианты, оформившиеся в начале четвертичного периода.

Гидрофильная растительность солоноватых и соленых водоемов. Виды, относящиеся к этому флороцено типу, биоморфологически представляют собой погруженные растения, обитающие в водоемах южной степной части исследованной территории. В составе рассматриваемого типа растительности насчитывается 7 видов, относящихся к трем семействам – *Zannichelliaceae*, *Ruppiceae* и *Najadaceae*: *Ruppia drepanensis*, *R. maritima*, *Zannichellia pedunculata*, *Z. repens*, *Althenia filiformis*, *Najas marina* и *Caulinia flexilis*. Все виды ареагенетически, по-видимому,

связаны со Средиземноморьем. Флороценоотип представляет собой региональный бореализованный вариант обширного макрокомплекса, распространенного в теплых и теплоумеренных районах Голарктики. Это своеобразный обедненный комплекс видов, экогенетически приуроченный к затопленным устьям крупных рек (эстуариям), имеющих непосредственный выход в открытое море или океан. История и становление флороценоотипа есть результат экологической эволюции самих галогидрофитов. Возникновение и дифференциация флороценоотипа начались примерно на границе палеогена и неогена и были обусловлены изменением природной среды, аридизацией и континентализацией климата, общим сокращением численности и площадей водоемов. Согласно палекарпологическим данным первые сведения о находках семян представителей семейств *Ruppiaceae* и *Najadaceae* (эоцен и олигоцен) известны из Великобритании, Украины и Иркутской области (эоцен), Польши, Молдавии, Русской равнины (миоцен), впадины Харанур в Иркутской области (палеоген), приурочены к морским или солоновато-водным отложениям [14]. Под воздействием дальнейшего ухудшения климата (похолодание, усиление континентальности, сокращение площади водоемов) еще в недрах олигоценовой гидрофильной флоры впервые появляются те новые и явно подчиненные элементы, которые станут главными в миоценовой флоре, и уже в дальнейшем на их основе формируется современный флороценоотип гидрофильной растительности солоноватых и соленых водоемов. Палеокомплекс в миоцене был представлен *Najas marina*, массово *Caulinia irtyszensis* (близка к современной *C. graminea*), *C. reticulate*, *C. tenuissima* (современный ареал – европейская часть России, Дальний Восток, Приморье).

Плиоценовый палеокомплекс несколько шире и добавляется такими видами, как *Zannichellia palustris*, *Z. pedunculata*, *Najas marina*, *N. major*, *Caulinia graminea*, *C. minor*, *C. sukaczewii* (близка к современной *C. tenuissima*). В дальнейшем макротермные формы погруженных гидрогалофитов постепенно локализовались в тропических и субтропических областях, мезотермные – в теплых и теплоумеренных.

Литоральная растительность солоноватых и соленых вод. Наибольшее участие в структуре растительности флороценоотип принимает в степных районах, по берегам неглубоких соленых и солоноватых водоемов. Флороценоотип включает 14 видов, большинство из которых принадлежит семействам *Cyperaceae* (7 видов), *Poaceae* (3 вида) и *Juncaceae* (2 вида). Другие семейства представлены по 1 виду. В основе ареогенетического состава собственно голарктико-древнесредиземноморские (4) и евразийско-древ-

несредиземноморские (6) виды. Биоморфологический состав довольно разнородный: рыхлокустовые – 4 вида (*Juncus salsuginosus*, *Puccinellia distans*, *Becmanina eruciformis*, *Triglochin palustre*); клубнеобразующие – 3 представителя рода *Bolboschoenus* (*B. maritimus*, *B. planiculmis*, *B. popovii*); короткокорневищные и длиннокорневищные – по 2 вида (*Scirpus hippolytii*, *Heleocharis sareptana*, *Butomus junceus*, *Triglochin maritimum*); плотнокустовые, однолетние и ползучие – по 1 виду (*Juncellus pannonicus*, *Blysmus rufus*, *Puccinellia dolicholepis*).

По палекарпологическим данным, первые сведения о находках семян представителей этого флороценоотипа известны с раннего миоцена (*B. maritimus*), среднего плиоцена (*Triglochin maritimum*) [14], остальные включения формировались под действием местных экологических условий в плейстоцене. Данный тип растительности представляет собой обедненный вариант миоценового протокомплекса, развивающегося сначала по побережьям древнего Тетиса, а затем внутри Евразийского континента. На это указывают роды *Bolboschoenus*, *Scirpus*, в настоящее время довольно многочисленные и распространенные большей частью в субтропических районах [1]. В плиоцене на исследованной территории они, несомненно, были представлены значительным числом видов. Дальнейшее усиление континентальности в результате редукции Тетиса способствовало сильному обеднению комплекса, при этом видообразовательный процесс, по-видимому, не прекращался. Современные виды рассматриваемого флороценоотипа представляют более бореализованные формы, дифференциация которых продолжается и в настоящее время.

В выделенных флороценоотипах связи с первичными экотопами ослаблены, так как их появление и дальнейшее развитие в ходе эволюции растительного покрова в целом были обусловлены интеграцией экологических групп. Это происходило под влиянием косой и биотической сред. Ослабление связей с экотопами, по-видимому, компенсировалось выработкой ценологических стратегий видов. В ходе эволюции природной среды гидрофильные виды приобретают преадаптационные возможности, позволяющие им осваивать полностью или частично новые экотопы, адекватные тем, с которыми они были связаны в палеокомплексах экогенетически. В современном распространении гидрофильных растений решающими являются гидротермические факторы. Их постоянное и направленное изменение в течение всего времени эволюции растений на обширной территории Западной Сибири неизбежно приводит к модернизации гидрофильной флоры и растительности.

Библиографический список

1. Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. – СПб., 1992.
2. Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Советская ботаника. – 1942.
3. Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биогеоценологии // Журнал общей биологии. – 1944.
4. Овчинников П.Н. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. – 1947.
5. Овчинников П.Н. О некоторых направлениях в классификации растительности Средней Азии // Изв. отд. естеств. наук АН Тадж. ССР. – 1957.
7. Лавренко Е.М. О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР // Ботанический журнал. – 1965.
8. Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. – М., 1951.
9. Камелин Р.В. Кухистанский округ горной Средней Азии. – Л., 1979.
10. Камелин Р.В. Флороценоотипы растительности Монгольской Народной Республики // Ботанический журнал. – 1987.
11. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). – Барнаул, 1998.
12. Камелин Р.В. Флористическое районирование России // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы I междунар. конф. – Барнаул, 2002.
13. Камелин Р.В. Флора Алтая. Новая флора Алтая (задачи и концепция новой флористической сводки). – Барнаул, 2005.
14. Никитин В.П. Палеокарпология и стратиграфия палеогена и неогена Азиатской России. – Новосибирск, 2006.