

**Т. В. Свириденко, Б. Ф. Свириденко**

**Харовые водоросли  
(Charophyta)  
Западно-Сибирской равнины**

**Монография**

Сургут  
2017

УДК 582.27 (035.3)  
ББК 28.159.12 (253.3)  
С 247

*Печатается по решению  
редакционно-издательского совета СурГУ*

**Рецензенты:**

д. б. н., профессор, главный научный сотрудник НИИ  
экологии Севера Сургутского государственного  
университета **В. П. Стариков**;  
к. б. н., доцент Ишимского филиала Тюменского  
государственного университета **О. Е. Токарь**

**Свириденко, Т. В.**

**С 247 Харовые водоросли (Charophyta) Западно-Сибирской равнины :**  
монография / Т. В. Свириденко, Б. Ф. Свириденко ; Сургут. гос. ун-т. –  
Изд. 2-е. – Сургут : Печатный мир г. Сургут, 2017. – 216 с. – (Серия  
«25 лет СурГУ»)

ISBN 978-5-6040248-3-6

В монографии рассмотрена история изучения харовых водорослей Западно-Сибирской равнины, приведена новая информация о видовом составе, особенностях распространения, толерантности к ведущим факторам водной и грунтовой сред обитания, жизненных формах и фитоценотическом значении представителей отдела Charophyta. Книга предназначена для ботаников, альгологов, экологов, преподавателей, научных сотрудников, аспирантов и студентов биологических кафедр университетов.

УДК 582.27(035.3)  
ББК 28.159.12(253.3)

© Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф., 2016  
© Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф., 2017,  
с изменениями  
© Оформление. БУ ВО «Сургутский  
государственный университет», 2017

ISBN 978-5-6040248-3-6

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Введение</i> . . . . .	5
<i>Глава 1. Природные условия территории исследований</i> . . . . .	8
1.1. Рельеф . . . . .	8
1.2. Климат . . . . .	10
1.3. Гидрология . . . . .	13
1.4. Состав и минерализация поверхностных вод . . . . .	16
<i>Глава 2. Изученность харовых водорослей</i> . . . . .	21
2.1. История изучения харовых водорослей Западно-Сибирской равнины . . . . .	21
2.2. Современные исследования . . . . .	24
<i>Глава 3. Видовой состав харовых водорослей</i> . . . . .	30
3.1. Аннотированный список видов . . . . .	30
3.2. Зональное распределение видов . . . . .	60
<i>Глава 4. Экология харовых водорослей</i> . . . . .	66
4.1. Распределение видов по глубине экотопов . . . . .	66
4.2. Отношение видов к грунтам . . . . .	70
4.3. Отношение видов к минерализации, жесткости и рН воды . . . . .	75
4.4. Трофо-сапробная оценка видов . . . . .	83
<i>Глава 5. Экобиоморфы харовых водорослей</i> . . . . .	88
5.1. Принципы изучения экобиоморф растений . . . . .	88
5.2. Критерии выделения экобиоморф харовых водорослей . . . . .	91
5.3. Система экобиоморф харовых водорослей . . . . .	98
<i>Глава 6. Ценолитическое значение харовых водорослей</i> . . . . .	104
6.1. Ценокомплексы распространенных видов . . . . .	109
6.2. Ценокомплексы редких видов . . . . .	125
<i>Заключение</i> . . . . .	129
<i>Список литературы</i> . . . . .	136
<i>Приложение 1. Образцы талломов харовых водорослей</i> . . . . .	157

*Приложение 2. Местонахождения харовых водорослей  
на Западно-Сибирской равнине  
и севере Казахского мелкосопочника . . . . .191*

## ВВЕДЕНИЕ

Отдел Charophyta – небольшая по видовому разнообразию группа макроскопических водорослей. В мире насчитывается около 300–450 видов харофитов (Голлербах, Красавина, 1983; Krause, 1997). Эти водоросли населяют преимущественно пресные, солоноватые и в меньшей степени соляные континентальные водоемы по всему земному шару. Наряду с цветковыми гидрофитами они участвуют в сложении растительного покрова разнообразных водных объектов (озер, рек, водохранилищ, прудов, протоков, временных водоемов, морских заливов). Виды харовых водорослей часто являются лишь ассектаторами различных гидрофитоценозов, но иногда образуют чистые сплошные заросли, проявляя свойства эдификаторов сообществ (Доброхотова, 1953; Трайнаускайте, Шаркинене, 1973; Голлербах, 1977 б).

Ископаемые харовые известны с силурийского периода (Пешков, 1966; Мейен, 1987). В эволюции этой группы отмечена отчетливая этапность, которая выражается в смене комплексов видов, родов, семейств, в расцвете разных видов-доминантов. Каждый древний видовой комплекс имел обширный ареал, охватывающий несколько континентов. Единые комплексы раннемеловых, позднемеловых, палеогеновых форм прослеживаются в Северной и Южной Америке, Африке, Евразии (Кянсеп-Ромашкина, 1967, 1977, 1985). Столь высокая способность древних и современных харовых к расселению на Земле во многом определена свойствами ооспор. Особенно велика роль водоплавающих перелетных птиц, которые в осенне-зимнее время кормятся частями талломов харовых и их многочисленными ооспорами, способствуя расселению видов (Пятков, 1955; Кянсеп-Ромашкина, 1977; Голлербах, Красавина, 1983).

Харовые водоросли вносят существенный вклад в продукционные процессы экосистем водных объектов. В период вегетации они заметно влияют на динамику условий обитания различных видов гидробионтов, аэрируя воду при фотосинтезе, осаждая взвеси на своих талломах, трансформируя химический состав водной среды и донных грунтов. На поверхности талломов водорослей обычно развиваются комплексы микроорганизмов, включающие простейших

животных, микроскопические перифитонные водоросли, грибы и бактерии (Григялис, 1973). Харовые водоросли считаются средообразующими организмами по отношению к крупным беспозвоночным и позвоночным животным. Они являются необходимой пищей для речных раков, особенно в период линек (Цукерзис, Тамкявичене, 1973). Известно также большое кормовое значение харовых водорослей для водоплавающих птиц, преимущественно во время осенних миграций (Исаков, Воробьев, 1940; Голлербах, Красавина, 1983). Харовые водоросли служат классическими объектами для биофизического и физиологического изучения различных процессов в растительной клетке (Волков, 1973; Зубов, 1973; Голлербах, Красавина, 1983), а также используются в системе фитоиндикации качественного состояния водных объектов (Барина и др., 2006; Свириденко и др., 2011 а, 2012 а, 2013 а; Свириденко, Свириденко, 2012).

Несмотря на продолжительную историю изучения харофитов на Западно-Сибирской равнине, суммарная информация об этой группе водорослей остается недостаточной и по отдельным вопросам носит фрагментарный характер. Гидробиологи обходили вниманием харовые водоросли при описании водной флоры и растительности региона, необоснованно ограничиваясь только гидрофильными сосудистыми растениями. В альгологических работах харофиты тоже обычно не рассматривались, так как основное значение придавалось микроскопическим водорослям фитопланктона.

Детальный анализ истории изучения харовых водорослей России и некоторых сопредельных государств, выполненный М. М. Голлербахом (1940) явился первой обобщающей работой. Систематический список харовых водорослей (Голлербах, 1950) включал материалы, полученные и на Западно-Сибирской равнине. Дальнейшему развитию специальных исследований харовых водорослей различных регионов России способствовал выход определителя (Голлербах, Красавина, 1983). Некоторые новые данные по харофитам Западно-Сибирской равнины были опубликованы авторами настоящей монографии (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б, 1990, 1995, 1997 а, б; Свириденко, Зарипов, 1995; Свириденко, 2000). Эти данные наряду с материалами дру-

гих авторов (за период с 1930 г. по 2002 г.) нашли отражение в статье Т. А. Сафоновой (2003). Новые сведения о харофитах Западно-Сибирской равнины, полученные в последнее время, позволяют выполнить более полное обобщение всех имеющихся результатов многолетних исследований отдела Charophyta.

Целью данной монографии является изучение отдела Charophyta на Западно-Сибирской равнине. В число задач входит обобщение материалов о видовом разнообразии харовых водорослей, исследование закономерностей их пространственного распределения на Западно-Сибирской равнине, изучение толерантности видов харовых водорослей к ведущим факторам среды, создание системы жизненных форм, а также выявление роли харофитов в формировании растительного покрова разнообразных водных объектов региона. В тексте монографии латинские названия видов макроскопических водорослей приведены по определителю (Определитель ..., 1951–1983), гидрофильных мхов – по сводке М. С. Игнатова и О. М. Афоной (1992), сосудистых гидрофитов – согласно работе С. К. Черепанова (1995).

Главные положения монографии основаны на собственных материалах, местонахождения видов приведены с учетом работ других авторов, цитируемых в тексте. Всего за период исследований авторами монографии собрано 520 гербарных листов харовых водорослей, в том числе 400 – с территории Западно-Сибирской равнины, 120 – из северных районов Казахского мелкосопочника. В работе приведены названия областей и районов согласно административному делению, действующему в период полевых исследований.

Монография подготовлена согласно теме исследований НИИ экологии Севера Сургутского государственного университета Ханты-Мансийского автономного округа – Югры «Мониторинг биологического разнообразия макроскопических фототрофных организмов в водных объектах Западно-Сибирской равнины в условиях антропоического воздействия на гидрозкосистемы» при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Ханты-Мансийского автономного округа – Югры в рамках научного проекта p\_урал\_a № 15-44-00014.

## Глава 1

# ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ТЕРРИТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 1.1. Рельеф

В геологическом строении Западно-Сибирской равнины выделяют складчатый палеозойский фундамент плиты и полого залегающий на нем чехол осадочных пород мезозойско-кайнозойского возраста. На поверхности равнины структурные элементы плиты проявляются очень слабо, так как палеозойский рельеф сnivelирован осадочными породами. Почти все формы современного рельефа равнины сложены четвертичными отложениями (Земцов, 1976).

В орографическом плане Западно-Сибирская равнина имеет форму своеобразного ступенчатого амфитеатра, открытого и слабо наклоненного с юга на север. Абсолютная высота равнины на юге составляет 150–200 м, уменьшаясь до 5–10 м на севере. Около половины территории Западно-Сибирской равнины имеет абсолютные отметки ниже 100 м. Лишь на Сибирских увалах абсолютные отметки достигают 300 м (Атлас ..., 1971).

Внеледниковые структурно-денудационные равнины, сложенные разновозрастными палеоген-неогеновыми отложениями, сохранились на юго-востоке, юге и юго-западе территории. Они имеют плоский, слегка волнистый рельеф с большим количеством суффозионно-просадочных впадин, занятых озерами. Исключительно большое значение в сложении поверхности юга Западно-Сибирской равнины принадлежит четвертичным отложениям. Повсеместно на Tobол-Ишимском, Ишим-Иртышском, Иртыш-Обском междуречьях под почвой залегают позднечетвертичные лессовидные суглинки, супеси и глинистые пески. Они образуют единый покров, мощность которого на разных участках составляет от 2 до 15 м (Волков и др., 1969). По рельефу юго-западная и южная окраины Западно-Сибирской равнины представляют обширную плоскую, недренированную аккумулятивно-денудационную поверхность, имеющую общий уклон в северо-восточном направлении. Своеобразной чертой рельефа является широкое

распространение замкнутых котловин и блюдцеобразных западин, повсеместно встречающихся на бессточных водораздельных пространствах. Большинство котловин сосредоточено на участках гривно-ложбинного рельефа, в пределах которого параллельно расположенные гривы имеют вид сравнительно узких гряд до 10 км длиной, выдерживающих северо-восточное или юго-восточное направление. Ширина их составляет 300–800 м при высоте от 3–10 до 15–20 м. Ложбины, разделяющие гривы, отличаются сравнительно плоским дном с цепочками озерных котловин (Лавров, 1948; Волков и др., 1969).

В средней части территории расположены ледниковые озерно-аллювиальные равнины. Они отличаются плоским рельефом, который сформирован речной и озерной аккумуляцией в течение длительного времени. В этой части поверхность Западно-Сибирской равнины местами осложнена эоловыми формами рельефа (котловины выдувания, дюноподобные гряды). Заметно выражены эоловые формы рельефа в бассейнах правых притоков Оби – Агана, Пима, Тромъегана, Ваха. Здесь пески тянутся на сотни километров с запада на восток и с севера на юг. Высота песчаных бугров обычно достигает 1–5 м. Котловины выдувания глубиной 3–4 м и диаметром до 1 км отмечены на северо-востоке равнины (Земцов, 1976).

Широкое распространение горизонтальных низких поверхностей с малым углом наклона является одним из условий распространения обширных заболоченных пространств. Болота нивелируют депрессии рельефа, а на зрелых стадиях развития формируют обращенный рельеф – выпуклые торфяники, способные к саморегуляции и расширению своих границ (Евсеева, Земцов, 1990). Наибольшая заболоченность (50–90 %) характерна для территорий с плоским и пологоволнистым рельефом. Значительно заболочены понижения вдоль зон разломов, прогибы, ложбины стока, поверхность вторых надпойменных террас. Наименее заболочены (10–20 %) расчлененные склоны пологоувалистых и пологоволнистых равнин, а также наиболее высокие водораздельные возвышенности (Сибирские увалы) (Афонская, Сергеев, 1970; Евсеева, Земцов, 1990; Инишева и др., 2003).

К северу от Сибирских увалов отмечается закономерная смена морфоскульптур, определяемая действием оледенений. В северной части равнины до берегов Карского моря располо-

жены моренные (ледниковые) и водно-ледниковые равнины, основные особенности которых определены четвертичными оледенениями. Рельеф здесь более пересеченный, полого-холмистый. Формирование равнин сопровождалось эрозионной деятельностью рек. Неравномерность эрозионного расчленения обусловлена различной интенсивностью среднечетвертичных и современных поднятий. На севере к ним примыкают морские равнины, вышедшие из-под уровня моря в послеледниковое время. Они отличаются плоским рельефом, образованным мерзлотно-солифлюкционными процессами (Земцов, 1976).

Глубокое расчленение рельефа Западно-Сибирской равнины прослеживается лишь вблизи основных рек – Оби, Иртыша, Тобола. Густая сеть речных долин развита также на юго-востоке равнины, где реки несут воды из Алтае-Саянской области. Величина вертикального расчленения рельефа колеблется от 5–10 до 100–150 м.

Речные долины представляют собой вытянутые террасированные наклонные аккумулятивные озерно-аллювиальные равнины на юге и морские – на севере. Они врезаются в междуречные пространства на глубину от 20 до 120 м и имеют ширину до 20–120 км. Долины Оби и Иртыша имеют три надпойменных террасы и два уровня поймы, а у их притоков обычно выражены две надпойменных террасы. Долины занимают значительные площади и представляют неотъемлемый элемент рельефа, изобилующий многочисленными протоками и озерами (Земцов, 1976).

## 1.2. Климат

Климат Западно-Сибирской равнины континентальный. Большая протяженность равнины с юга на север обуславливает ярко выраженную зональность климата, что связано с изменениями количества солнечной радиации и характера циркуляции воздушных масс, удаленностью от океана. Преобладает западный перенос воздушных масс, но действие Атлантики нарушается свободным меридиональным переносом, что сглаживает температурные и погодные условия. Суммарная солнечная радиация изменяется от 115–120 ккал/см<sup>2</sup> на юге степной зоны до 70 ккал/см<sup>2</sup> год на севере тундровой зоны

(Мячкова, 1983) (рис. 1). По тепло- и влагообеспеченности Западно-Сибирскую равнину подразделяют на три климатические области, в основном совпадающие с ботанико-географическими зонами (Атлас ..., 1971; Мячкова, 1983):

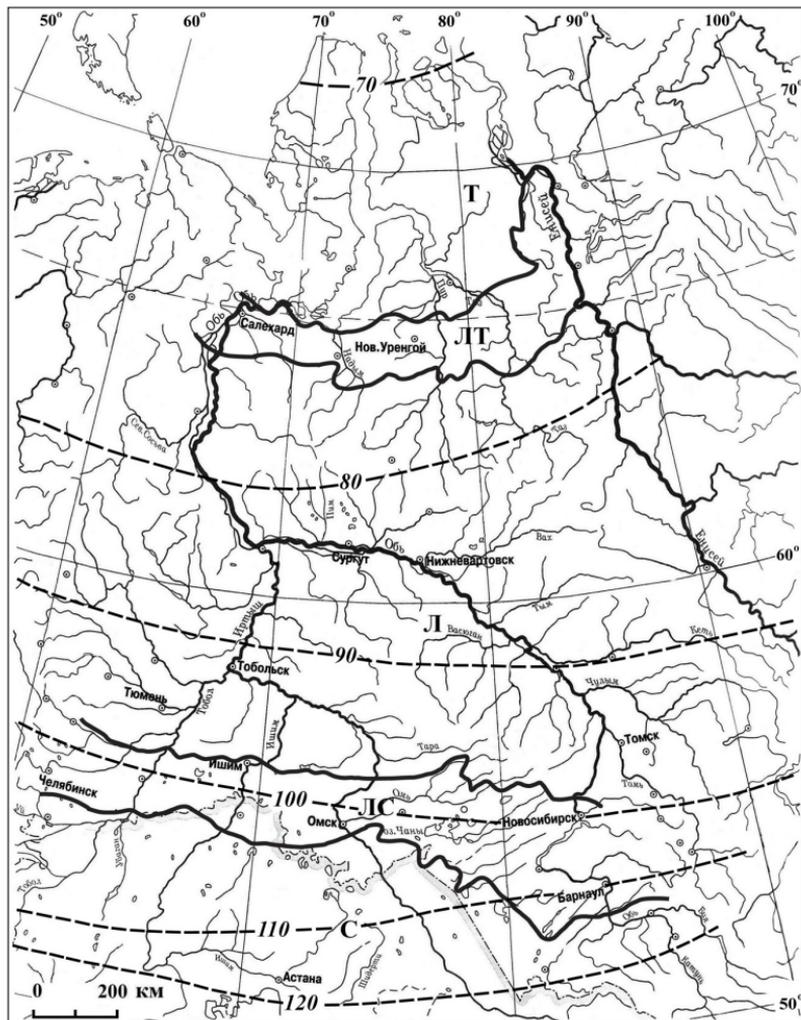


Рис. 1. Суммарная солнечная радиация на Западно-Сибирской равнине, ккал/см<sup>2</sup> год (по: Мячкова, 1983). Штриховыми изолиниями показаны значения солнечной радиации, сплошными линиями выделены границы ботанико-географических зон: С – степная, ЛС – лесостепная, Л – лесная, ЛТ – лесотундровая, Т – тундровая

1) относительно сухие с теплым летом степная и лесостепная зоны;

2) избыточно влажная умеренно теплая лесная зона;

3) избыточно влажные и недостаточно теплые лесотундровая и тундровая зоны.

Южная часть Западно-Сибирской равнины отличается недостатком увлажнения. Количество осадков в южных районах составляет 350–400 мм в год, при этом суммарная солнечная радиация достигает в степной и лесостепной зонах 110–120 ккал/см<sup>2</sup> в год (Атлас ..., 1971; Мячкова, 1983). Весной и в первой половине лета наблюдается превышение испарения над осадками в 2 раза (в месяц выпадает 30–55 мм осадков, испаряется 60–80 мм). Продолжительность периода со средней суточной температурой воздуха выше +10 °С составляет более 120 дней, сумма температур за этот период достигает 1800–2000°.

В лесной зоне общее количество осадков равно 400–550 мм в год. На теплый период (апрель–октябрь) приходится более 300–400 мм. Сумма солнечной радиации в лесной зоне достигает 80–90 ккал/см<sup>2</sup> в год. В целом осадки на 100–200 мм превышают испаряемость. Здесь расположено большое скопление поверхностных вод, в связи с чем характерна значительная заболоченность (Атлас ..., 1971). Лесистость территории значительно уменьшает силу ветра. Это способствует образованию мощного снежного покрова, который достигает наибольшей мощности на северо-востоке лесной зоны (80–90 см). Продолжительность безморозного периода в лесной зоне равна 75–105 дней. Повышение температуры ранней весной замедляется таянием глубокого снежного покрова и постепенным оттаиванием обширных замерзших болот. В связи с этим испарение оказывается меньше выпадающих осадков. Переход к суточным температурам выше +10 °С в центральной части лесной зоны наступает в первых числах июня, а в южной части – в середине мая.

На севере равнины большое влияние на климат оказывают близость океана (источник тепла зимой и холода летом), сильно развитая циклоническая деятельность, своеобразие радиационного режима. Суммарная солнечная радиация находится в пределах 70–75 ккал/см<sup>2</sup> в год. В летние месяцы за счет большой продолжительности дня, высокой прозрач-

ности атмосферы и небольшой толщины облаков поглощается немногим меньше солнечного тепла, чем в лесостепной зоне. Средняя продолжительность безморозного периода в тундровой зоне составляет 60–75 дней. Количество осадков равно 300–400 мм в год (200–300 мм в период с апреля по октябрь). Из-за недостатка тепла это количество осадков оказывается избыточным. Испарение во все месяцы меньше выпадающих осадков, поэтому относительная влажность держится на высоком уровне (Атлас ..., 1971).

Период активной вегетации гидромакрофитов на Западно-Сибирской равнине существенно отличается в различных ботанико-географических зонах. В первую очередь сказывается уменьшение суммарной солнечной радиации с юга на север. Продолжительность периода со средней суточной температурой воздуха выше +10 °С меняется соответственно от 120 на юге до 50 дней на севере, сумма температур за этот период снижается соответственно с 1800–2000° до 200–600°.

### **1.3. Гидрология**

Поверхность Западно-Сибирской равнины дренируется многими тысячами рек. Основная часть равнины входит в бассейн Оби. Только реки Пур, Таз и Надым несут свои воды непосредственно в Карское море, небольшие речки северо-востока впадают с запада в Енисей (Земцов, 1976). На юге равнины некоторые районы Кулундинской, Барабинской и Ишимской равнин относятся к области замкнутого стока. Реки здесь впадают в бессточные озера (Поползин, 1987).

Основная река Западно-Сибирской равнины – Обь – представляет типично равнинную реку с малыми уклонами. Ее бассейн располагается в нескольких ботанико-географических зонах, в каждой из них характер и густота речной сети различны. В степной и лесостепной зонах р. Обь принимает сравнительно немного притоков, а в лесной зоне их количество заметно увеличивается. Ширина русла Оби в среднем течении колеблется в пределах 1–2 км. Ширина долины достигает 100–120 км. После впадения Иртыша русло Оби расширяется до 6 км, при глубине до 40–47 м. При пересечении Сибирских увалов долина суживается до 50 км, а ширина

поймы составляет 10–20 км. Главный приток Оби – р. Иртыш – также является типично равнинной рекой. Ширина долины в низовьях Иртыша превышает 100 км, а поймы – 30 км (Земцов, 1976).

В водном балансе рек участвуют талые снеговые, дождевые и болотно-грунтовые воды. Первостепенное значение имеет снеговое питание. В связи с равнинностью и слабым наклоном поверхности реки отличаются медленным течением и преобладанием боковой эрозии, чем объясняется незначительный врез их русел. Реки сильно меандрируют, образуя многочисленные рукава, протоки, старицы. Наименьшая глубина вреза (2–3 м) характерна для большинства рек равнины. Только на ее приподнятых окраинах глубина эрозионного расчленения достигает 100–160 м. В бассейнах рек с интенсивно развивающимися процессами заболачивания мелкие речки превращаются в болотные ручьи, их русла оторваны от минерального грунта и погружены в торф (Инишева и др., 2003).

Для большинства рек характерны длительные и высокие паводки и подпорные явления. Это связано как с особенностями рельефа, так и с направлением течения основных водных потоков с юга, где половодье начинается раньше, чем на севере (Природа ..., 1987). Отмечена высота подъема воды на реке Обь от 4,5 до 7,5 м, а на ее притоках – до 8,5–9,5 м (Занин, 1969). Половодье затягивается на 2–3 месяца. Это приводит к широким разливам и обеспечивает дополнительное обводнение водоразделов. Паводки рек, имеющих заболоченные водосборы, отличаются более низким пиком и более продолжительным весенне-летним половодьем (с мая по август). Только в южных районах реки отличаются бурным и кратковременным половодьем (Максимов, Мерзлякова, 1972; Малик, 1977).

Очень широкими долинами характеризуются реки Надым, Пур и Таз, не относящиеся к Обской системе. Долина р. Таз в среднем течении достигает 100 км, в низовьях – 50–60 км. Ширина поймы равна 15–20 км. В низовьях рек Пур и Надым их долины и поймы также расширяются до десятков километров (Земцов, 1976).

На Западно-Сибирской равнине расположены многочисленные озера, что обусловлено равнинностью, слабой

дренированностью и действием оледенений. Распределение озер неравномерно и определяется геоморфологическим строением территории и климатическими условиями. Общая географическая зональность Западно-Сибирской равнины отражается в увеличении количества озер с юга на север (Шнитников, 1970). Озера различного генезиса и возраста приурочены к определенным зонам, типам и формам рельефа, чем несколько нарушают зональную закономерность.

Эоловые (сорово-дефляционные) котловины озер отмечены на юге равнины (Курганская, Омская, Новосибирская области Российской Федерации, север Республики Казахстан). На севере Казахстана некоторые эоловые озерные котловины достигают более 40 км<sup>2</sup> (Поползин, 1967, 1987). В центральных и северных частях равнины эоловые озера встречаются очень редко, они расположены в дефляционных котловинах на поверхности задровых равнин и песчаных террасах в долинах рек (Земцов, 1976).

Суффозионные озерные котловины, формирующиеся в мелких впадинах при выщелачивании легкорастворимых солей, широко распространены в степной и лесостепной зонах. Они имеют круглую и продолговато-овальную форму, ровное дно. Берега таких озер низкие и пологие, площадь акватории до 2 км<sup>2</sup>, глубины не превышают 4 м. Озера бессточные и в маловодные годы пересыхают (Поползин, 1987; Архипов и др., 1970; Кузнецов, 1970).

Флювиальные озера, котловины которых образованы эрозионно-аккумулятивной деятельностью рек, имеют широкое распространение. Они локализованы на поверхностях озерно-аллювиальных равнин и речных террас. Это преимущественно мелкие, серповидной формы протоки и старицы. Наиболее распространены старицы главного русла и старицы проток. Старицы главного русла имеют ширину до 200–500 м (в долинах рек Обь, Иртыш) и длину до 1 км. Старицы проток отличаются небольшой шириной (20–50 м) и протяжением до 3–4 км (Поползин, 1987). Распространены также пойменно-долинные озера, заливаемые паводковыми водами (соры) (Земцов, 1976).

Озера ледникового и водно-ледникового генезиса являются преобладающими на севере равнины. Они сосредото-

чены в ложбинах стока ледниковых вод, заполняя рытвины и углубления, образовавшиеся при движении льдов и в результате выноса грунта тальми водами (Земцов, 1976).

Вторичные внутриболотные озера приурочены к крупным и сложным болотным массивам в лесной и лесотундровой зонах, где они образовались в результате разрушения торфяников. Они имеют преимущественно небольшие размеры, малые глубины (1–3 м). Берега этих озер торфяные и низкие, возвышающиеся над урезом воды на 0,2–0,5 м (Земцов, 1976; Инишева и др., 2003). На болотных массивах встречаются также первичные озера, которые имеют большие размеры и глубины по сравнению с вторичными озерами. Дно первичных озер обычно минеральное, реже торфяное (Инишева и др., 2003).

#### **1.4. Состав и минерализация поверхностных вод**

Поверхностные воды Западно-Сибирской равнины отличаются большим разнообразием по химическому составу растворенных солей и минерализации. Выявлена зональная закономерность, которая проявляется в уменьшении минерализации в северном направлении, обусловленная рельефом и историей его формирования, климатом, источниками питания, взаимодействием поступающих вод с грунтами. Бассейны Оби и Иртыша охватывают несколько географических зон, каждая из которых обладает спецификой химического состава поверхностных вод.

Для Оби характерно снижение минерализации от степной зоны к тундровой зоне. В лесной зоне минерализация воды в реке Обь не превышает 0,1–0,2 г/дм<sup>3</sup> (Шварцев и др., 1996). На участке ниже впадения Иртыша, воды которого более минерализованы, чем воды Оби, этот показатель несколько возрастает (Бабушкин и др., 2007), но в тундровой зоне минерализация обской воды вновь не превышает 0,1 г/дм<sup>3</sup> (Природа ..., 1995).

Река Иртыш в степной и лесостепной зонах имеет транзитный характер. Первым притоком на Западно-Сибирской равнине является р. Омь. Минерализация воды Иртыша на транзитном участке течения в степной зоне равна 0,2 г/дм<sup>3</sup>

(Амиргалиев, 1981). Дальнейшее распреснение воды притоками лесной зоны компенсируется более минерализованными водами р. Ишим (0,75–0,85 г/дм<sup>3</sup> летом, 1–1,3 г/дм<sup>3</sup> зимой) (Лезин, 1999). В итоге в нижнем течении минерализация воды р. Иртыш составляет 0,16 г/дм<sup>3</sup> (Бабушкин и др., 2007).

Поверхностные воды лесной зоны обычно относятся к пресным или ультрапресным, с минерализацией в летний период не более 0,2 г/дм<sup>3</sup> и в зимний – до 0,4 г/дм<sup>3</sup> (Бабушкин и др., 2007). Причиной низкой минерализации речных вод является преобладание атмосферного питания в приходной части водного баланса. Низкая минерализация связана также и с процессами сезонного промерзания поверхностного слоя грунтов. Талые воды не могут активно обогащаться солями, вымывая их лишь из поверхностного слоя грунта. Пониженную минерализацию поверхностных вод лесной зоны в значительной степени определяет широкое распространение четвертичных отложений, перемытых и переотложенных в ледниковый период (Бабушкин и др., 2007).

Болота оказывают большое влияние на формирование химического состава речных вод. В различных районах лесной зоны заболочено от 41 до 56 % территории (Земцов, 1976). Атмосферные осадки, формирующие сток рек, проходят стадию болотного генезиса. Они перемешиваются с водами деятельного слоя торфяной залежи, прошедшими биохимический цикл обменных процессов в системе «торф – вода». В итоге образуются пресные воды, почти лишенные кислорода, обогащенные углекислотой, метаном, растворенными органическими веществами, железом, марганцем. Отмечено пониженное содержание в болотных водах ионов кальция, сульфатных и гидрокарбонатных анионов (Инишева и др., 2003).

В период высоких паводков реки сливаются с болотными водами, образуя единые водные бассейны. Этому способствуют продолжительные подпоры, охватывающие нижние и средние течения рек (Малик, 1977). Для рек, имеющих истоки на заболоченных водосборах, характерна минимальная минерализация воды: в Казыме, Пиме, Тромъегане, Большом Югане летом она составляет 0,04–0,1 г/дм<sup>3</sup> (Бабушкин и др., 2007). По составу речные воды преимущественно

относятся к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе (Уварова, 1995).

Водородный показатель рН поверхностных вод в лесной зоне имеет значения от 6,5 до 7,9. Для малых и средних рек, особенно берущих начало на болотах, водородный показатель сдвинут в сторону кислых вод, в крупных реках – в сторону щелочных. Высокими средними значениями отличаются воды р. Иртыш (рН = 7,89) и р. Обь (рН = 7,3). В период активной вегетации водной растительности водородный показатель может повышаться до 8,5. Минимальные значения отмечены для болотных рек (рН = 3,5–5,8). Водородный показатель коррелирует с величиной минерализации и содержанием гидрокарбонатного иона. Чем меньше минерализация, тем более активная реакция воды сдвинута в кислую сторону (Бабушкин и др., 2007).

Одна из важных особенностей поверхностных вод – недостаток кислорода в зимний период. В подледный период (ноябрь – середина мая) содержание кислорода может снизиться до 1–2 мг/дм<sup>3</sup>. В теплый период года содержание кислорода увеличивается до 6–10 мг/дм<sup>3</sup>. Наименьшее количество растворенного кислорода отмечено в истоках малых рек в связи с большим количеством органического вещества, ионов железа и марганца. Вода большинства рек лесной зоны отличается высокими концентрациями железа (Бабушкин и др., 2007).

Озерные воды отличаются большим разнообразием по химическому составу и минерализации. Кроме вод гидрокарбонатного класса, кальциевой и натриевых групп, имеют распространение воды хлоридного и сульфатного классов, групп натрия, кальция и магния. По величине минерализации, согласно классификации О. А. Алекина (1970), они относятся как к ультрапресным и пресным, так и к солоноватым, соленым водам и даже рассолам. Известна зональная закономерность, которая выражается в уменьшении минерализации и разнообразия растворенных солей в северном направлении (Дзенс-Литовский, 1959; Поползин, 1967). Ионный состав растворенных солей в озерных водах степной и лесостепной зон отличается большим разнообразием. Преобладают озера хлоридного и гидрокарбонатного классов группы натрия, воды сульфатного класса встречаются

редко. Водородный показатель (рН) озерных вод в степной и лесостепной зонах варьирует от 7–7,5 до 9,2–10,2 и выше (Форш, 1963, 1970).

В степной зоне распространены озера с солоноватой (3–25 г/дм<sup>3</sup>) и соляной водой (свыше 25 г/дм<sup>3</sup>) преимущественно хлоридно-натриевого состава, реже гидрокарбонатно-хлоридно-натриевого, гидрокарбонатно-натриевого или сульфатно-натриевого. Озера с пресной водой гидрокарбонатно-кальциевого и гидрокарбонатно-натриевого состава здесь относительно редки. В лесостепной зоне преобладают пресные и условно-пресные воды, содержащие соответственно до 1 г/дм<sup>3</sup> и 1–3 г/дм<sup>3</sup> растворенных солей. Состав воды гидрокарбонатно-кальциевый, гидрокарбонатно-натриевый, реже – хлоридно-натриевый. Формирование химического состава озерных вод во многом зависит от климата, условий водного баланса, взаимодействия с подстилающими породами. В проточных озерах солевой состав озерных вод соответствует речной воде. Для бессточных озер особое значение имеет соотношение между поступлением воды и величиной испарения (Кузнецов, 1970). При недостаточном увлажнении испарительное концентрирование природных вод составляет основу метаморфизации их ионного состава (Форш, 1970). Это определяет широкий спектр солености озерных вод лесостепной и степной зон.

На гидрологический режим озер и химический состав их вод большое влияние оказывает циклическое чередование сухих и влажных периодов, зависящих от циклов солнечной активности. Наиболее ярко это влияние проявляется в южных районах Западно-Сибирской равнины (Шнитников, 1970; Букач, Фиалков, 1987). В засушливые периоды мелководные озера (глубиной 1,1–1,2 м) полностью высыхают, в остальных озерах сохраняется слой воды 0,5–1 м (Поползин, 1987).

Важное значение на юге Западно-Сибирской равнины имеет грунтовое питание в водном балансе соленых озер (Земляницына, 1970). В степной и лесостепной зонах водоносные горизонты дренируются только глубокими озерными котловинами, которые прорезают суглинки и обеспечивают питание за счет солоноватых грунтовых вод. Пресные озера в этих зонах имеют плоские котловины, в которых

аккумулируются только маломинерализованные талые и дождевые поверхностные воды (Букач, Фиалков, 1987). В формировании содовых (соленых гидрокарбонатно-натриевых) озер степной зоны решающее значение имеет ионный обмен между озерными водами и подстилающими породами, содержащими значительные количества натрия (Форш, 1970).

В лесной зоне гидрохимические показатели озерных вод сходны с таковыми в реках. Наличие болот определяет слабую минерализацию ( $0,1-0,3 \text{ г/дм}^3$ ) гидрокарбонатно-кальциевой и гидрокарбонатно-хлоридно-натриевой воды в озерах.

В лесотундре и тундре озера имеют пресные и ультрапресные гидрокарбонатно-кальциевые, гидрокарбонатно-хлоридно-натриевые, гидрокарбонатно-натриево-магниевые воды с минерализацией  $0,03-0,08 \text{ г/дм}^3$  (Природа ..., 1995).

## Глава 2

### ИЗУЧЕННОСТЬ ХАРОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

#### 2.1. История изучения харовых водорослей Западно-Сибирской равнины

До середины 20 в. в России изучению харовых водорослей уделялось мало внимания. На Западно-Сибирской равнине планомерное изучение харовых водорослей ранее также не проводилось. Тем не менее, вследствие довольно широкого распространения этих водорослей и их участия в сложении растительного покрова водоемов, а также благодаря своеобразному габитусу харовые водоросли обращали на себя внимание исследователей. Гербарные образцы с этой обширной территории аккумулировались в Ботаническом институте АН СССР, где формировалась основная коллекция харофитов. Согласно работе М. М. Голлербаха (1940), первое точное указание на нахождение харовых водорослей в России относится к 1761 г. В работе С. П. Крашенинникова был указан вид *Chara foetida* (= *C. vulgaris*). В следующих сообщениях содержались лишь единичные указания на находки харофитов при изучении других групп водорослей или высших растений. К 1841 г. общий список харофитов России составил 10 видов. В 1845 г. Ф. И. Рупрехт, хранитель Санкт-Петербургского Ботанического музея Императорской Академии наук, на основании собственных исследований расширил список до 18 видов. В этот период образцы из России поступали и немецкому харологу А. Брауну, что нашло отражение в работе А. Брауна и О. Нордштедта «Материал к монографии харовых водорослей», в которой для территории России указано 16 видов. В их числе для Западно-Сибирской равнины приведен вид *Chara fragilis* Desv. В последующие годы список харофитов России пополнился и к 1900 г. включал 23 вида (Голлербах, 1940, 1950).

Сводный список видов харофитов по определенным коллекциям был опубликован немецким альгологом В. Мигулой (Migula, 1904). Для Западно-Сибирской равнины этот

автор привел вид *Chara sibirica* Mig. (= *C. altaica* A. Br. emend. Hollerb.) по образцам, собранным С. И. Коржинским в 1890 г. в оз. Чаны Новосибирской обл. (бывшей Томской губернии). Позже определение этих образцов, выполненное М. М. Голлербахом, показало наличие двух близких видов: *Chara sibirica* и *C. crinita* Wallr. (= *C. canescens* Desv. et Lois.) (Голлербах, 1945).

Большой вклад в изучение харовых водорослей внес чешский харолог Я. Вильгельм (1930), опубликовавший два списка харофитов, включающих также находки из России. Для Западно-Сибирской равнины Я. Вильгельм отметил 10 местонахождений 6 видов (*Chara braunii* Gmel., *C. contraria* A. Br., *C. fragilis*, *C. foetida* A. Br., *Nitella gracilis* Ag., *N. mucronata* A. Br.) по результатам обработки коллекций П. Н. Крылова, Б. Н. Городкова, О. Зверевой, Т. Г. Поповой, М. С. Воронина, собранных этими исследователями в 1886–1928 гг. в Тобольской и Томской губерниях (Тюменская, Томская, Новосибирская области) (Вильгельм, 1930). Исследование харофитов в России в тот период еще только начиналось, тогда как в Европе уже было изучено анатомо-морфологическое строение талломов и гаметангиев, особенности размножения и жизненного цикла, разрабатывались таксономия и систематика. В работе «Трактат по ботанике» анатомическое строение харофитов проиллюстрировано гравюрами (Van Tieghem, 1891). Некоторые рисунки, выполненные И. Саксом (Sachs, 1874), А. де Бари (Bary, 1871), В. Мигулой (Migula, 1897), позже были воспроизведены в определителе (Голлербах, Красавина, 1983) и монографии, посвященной харофитам Центральной Европы (Krause, 1997). Подводя итоги изучения харовых водорослей СССР, М. М. Голлербах (1940) отметил, что к 1935 г. общий список харофитов увеличился до 39 видов. Для Западной Сибири в целом он привел 66 местонахождений 14 видов, из них для Западно-Сибирской равнины – 52 местонахождения 12 видов, в том числе впервые были указаны для региона виды: *Nitella hyalina* (D.C.) Ag., *Chara ceratophylla* Wallr. (= *C. tomentosa* L.), *C. delicatula* Ag., *C. kirghisorum* Lessing.

В своей работе М. М. Голлербах (1950) принял за основу систему В. Мигулы. В данной работе был представлен систематический список харовых водорослей, обнаруженных в

пределах СССР по 1935 г. включительно. С территории Западно-Сибирской равнины в список вошли местонахождения, опубликованные А. Брауном, В. Мигулой и Я. Вильгельмом, а также находки *Chara foetida* (= *C. vulgaris* L. emend. Wallr.) и *C. fragilis*, выполненные Т. К. Триполитовой (1928).

Новый этап планомерного изучения харовых водорослей в России связан с работами М. М. Голлербаха – одного из ведущих альгологов. Важным направлением его научных интересов было изучение харофитов. М. М. Голлербахом было опубликовано около 20 статей по проблемам филогении и систематики харовых водорослей (Гецен, 2007). Большую роль сыграли также исследования Л. К. Красавиной, посвященные изучению ископаемых и современных образцов *Nitellopsis obtusa*, позволившие обосновать выделение семейства *Nitellopsidaceae* Krassav. (Голлербах, Красавина, 1983). Итогом изучения харофитов в России стала публикация определителя (Голлербах, Красавина, 1983). Согласно этому изданию, список харовых водорослей территории бывшего СССР увеличился до 55 видов.

Дальнейшее изучение харовых водорослей по-прежнему проводилось попутно в ходе исследований других групп микро- и макроскопических фотоавтотрофных организмов региона. В работе Т. Г. Поповой (1980) был проведен сравнительный анализ видового состава фитопланктона различных плесов озер Чановской системы (Новосибирская обл.), отличающихся уровнем минерализации. В этой работе приведены местонахождения 4 видов харовых водорослей: *Chara crinita* (= *C. canescens*), *C. sibirica* (= *C. altaica*), *C. aspera* Deth. ex Willd. в оз. Большие Чаны, *C. contraria* и *C. aspera* в оз. Малые Чаны. Из них вид *C. aspera* был впервые указан для Западно-Сибирской равнины.

В обобщающей работе по харовым водорослям Казахстана для южной окраины Западно-Сибирской равнины К. В. Доброхотова (1953) привела только вид *Chara kirghisorum* Lessing emend. Hollerb., обнаруженный в озерах Тургайской депрессии. При изучении альгофлоры озер в нижнем течении р. Карасук (Новосибирская обл.) В. И. Ермолаев (1965, 1982) обнаружил популяции *Chara fragilis*, *C. schaffneri* (F. Br.) T. F. Allen и *C. fischeri* Mig. Местонахождения харовых водорослей отмечены также В. М. Катанской (1970) при описа-

нии растительности озер северных районов Казахстана и сопредельных территорий. Для равнинных озер было отмечено 3 вида харовых водорослей: *Chara fragilis*, *C. tomentosa*, *C. canescens*. В некоторых работах косвенно сообщалось о наличии харовых водорослей (*Chara* sp.) в системе оз. Чаны (Катанская, 1982, 1986; Ермолаев, 1986).

Подводя итоги изучения альгофлоры водоемов Западной Сибири (включая горные водоемы Алтая, Салаира, Кузнецкого Алатау), Т. А. Сафонова (1984) привела данные о видовом составе 9 отделов водорослей, включая отдел Charophyta (в равнинных водоемах – 12 видов). Таким образом, с 1948 г. по 1984 г. список харофитов Западно-Сибирской равнины не расширился, лишь увеличилось число местонахождений известных видов. Немногочисленные публикации этого периода отличались наличием первых описаний растительных сообществ с участием харовых водорослей в регионе. Результаты изучения состава группировок с участием харофитов на Западно-Сибирской равнине и других территориях были представлены в работах В. М. Катанской (1959, 1970, 1975, 1982, 1986).

## 2.2. Современные исследования

Авторы настоящей монографии приступили к изучению харовых водорослей Западно-Сибирской равнины в 1982 г. По результатам исследований было опубликовано более 50 работ. Оригинальные материалы, собранные до 1994 г. включительно в южной части Западно-Сибирской равнины и на прилегающих с юга окраинах Казахского мелкосопочника и Тургайской ложбины, частично были опубликованы (Свириденко, 1986 а, б, 2000; Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б, 1990, 1995, 1997 а, б). В публикации, подготовленной по материалам полевых исследований 1982–1984 гг., было отмечено 22 новых местонахождения 10 видов харовых водорослей в водоемах степной и лесостепной зон Западно-Сибирской равнины. В последующих работах впервые для Западно-Сибирской равнины были приведены *Nitella confervacea* A. Br., *N. flexilis* (L.) Ag., *N. syncarpa* (Thuill.) Chev., *Tolypella prolifera* (A. Br.) Leonh., *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois.) Gr., *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) Gr., *Chara*

*baueri* A. Br., *C. neglecta* Hollerb., *C. tenuispina* A. Br. (Свириденко, Свириденко 1990, 1995, 2006; Langangen, Sviridenko, 1995; \*Свириденко и др., 2016) (здесь и далее символом \* отмечен первый автор Т. В. Свириденко). Находка *Chara baueri* в лесостепной зоне Западно-Сибирской равнины стала первой в Азии. Определение образцов *C. baueri*, собранных в лесостепной зоне на территории Республики Казахстан, было подтверждено А. Лангангеном (Норвегия) и В. Краузе (Германия). Предшествующие сборы образцов *C. baueri* были сделаны еще в 1936 г. в Австралии (Hasslow, 1939), а европейские образцы собраны альгологами в единичных пунктах до 1871 г. (Langangen, Sviridenko, 1995).

В 2005 г. впервые были опубликованы материалы о видовом составе харовых водорослей степной и лесостепной зон в пределах Омской обл. (\*Свириденко, Свириденко 2005). Список включал 6 видов из 2 родов и 2 семейств.

В ходе последующих исследований было подтверждено нахождение на Западно-Сибирской равнине некоторых видов, указанных ранее разными исследователями. В частности, были обнаружены новые местонахождения *Chara braunii*, *C. kirghisorum*, *C. vulgaris*, *C. altaica*, *C. contraria*, *C. aspera*, *Nitella mucronata* (A. Br.) Miquel (Свириденко, Свириденко, 1985, 1995, \*Свириденко, Свириденко, 2005; \*Свириденко и др., 2009). Была отмечена популяция *Nitella flexilis* вблизи Северного полярного круга в заливе р. Пур у поселка Уренгой Ямало-Ненецкого автономного округа, которая расположена в лесотундровой зоне и является самой северной из известных на Западно-Сибирской равнине (\*Свириденко и др., 2009). В итоге опубликован перечень местообитаний и гербарных образцов из Новосибирской, Омской, Тюменской областей Российской Федерации и северных областей Республики Казахстан, включающий информацию о 23 видах харофитов, собранных до 2009 г. (\*Свириденко, Свириденко, 2009).

Изучение водной растительности региона также сопровождается находками новых местообитаний редких и новых для Западно-Сибирской равнины видов харофитов, что отражено в различных публикациях. Новое местонахождение редкого вида *Nitellopsis obtusa* было обнаружено в канале Иртыш – Караганда (канал им. К. Сатпаева) в степной зоне на

границе Западно-Сибирской равнины и Казахского мелко-сopочника (Свириденко, Зарипов, 1995). По сборам О. Е. Токаръ впервые на Западно-Сибирской равнине был отмечен вид *Chara aculeolata* Kütz. в лесостепной зоне на юге Тюменской обл. (\*Свириденко и др., 2009). По сборам К. С. Евженко опубликованы новые местонахождения редкого на Западно-Сибирской равнине вида *Chara braunii* в озерах Тарского и Седельниковского р-нов Омской обл. (\*Свириденко и др., 2009; Евженко, 2010).

Большое внимание уделялось также изучению экологии харофитов. Несколько статей были посвящены оценке выносливости видов к минерализации воды как одному из важнейших абиотических факторов (Свириденко, Свириденко 1986 а, б; Свириденко, 2000). В этих работах обобщены оригинальные данные по солевыносливости 79 видов гидромакрофитов, в том числе 12 видов из отдела Charophyta. На основе концепции критической солёности, сформулированной В. В. Хлебовичем (1974), были выделены две совокупности видов, получивших название пресноводного и соляноводного флористических комплексов, а также проведено деление пресноводного комплекса на 4 группы. В публикациях нашел отражение также анализ выносливости видов по отношению к таким абиотическим факторам, как глубина, активная реакция водной среды (рН), общая и кальциевая жесткость воды, особенности грунтов (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 б, 1990, 1995; Свириденко, 2000; \*Свириденко, Свириденко, 2005; \*Свириденко и др., 2009). Результаты изучения экологии харовых водорослей были использованы для разработки системы фитоиндикации качественного состояния водных объектов (Свириденко и др., 2010, 2011 а–в, 2012 а, 2013 а). В числе индикаторных видов гидромакрофитов Западно-Сибирской равнины были рассмотрены 22 вида харовых водорослей.

На основании анализа специальной литературы было обосновано предположение о связи ценоареалов харовых водорослей с природными водами, обогащенными радиоактивными химическими элементами, в первую очередь ураном (Свириденко, 1993). Позже это предположение нашло подтверждение в ходе изучения условий обитания плотных популяций *Chara globularis* Thuill. (= *C. fragilis*) и *C. vulgaris* в

карстовых озерах северо-востока европейской части России (Тиманский кряж), вода которых отличается высоким содержанием стронция ( $690\text{--}1370\text{ мкг/дм}^3$ ) (Шабалина, 2011).

В результате изучения особенностей зонального распределения харовых водорослей на Западно-Сибирской равнине было отмечено уменьшение видового богатства в северном направлении, связанное со снижением теплообеспеченности (\*Свириденко, Свириденко, 2010 б, в).

Особым направлением изучения харовых явилась разработка системы жизненных форм (экобиоморф), необходимая для выявления экологических ниш этих водорослей. В числе критериев выделения экобиоморф были использованы морфологические и экологические параметры видов (Свириденко, Свириденко, 1997 а; Свириденко, 2000; \*Свириденко, Свириденко, 2010 а, 2012).

Для оценки ценогической значимости харовых водорослей была сформирована база данных, в которой объединены полные геоботанические описания сообществ с участием харофитов.

По мере накопления информации по этой проблеме авторами настоящей монографии были опубликованы отдельные работы (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990, 1995) и дана оценка значения 25 видов харофитов в сложении растительного покрова водоемов степной и лесостепной зон в пределах северных районов Казахстана (Свириденко, Свириденко, 1997 б; Свириденко, 2000). В дальнейшем это направление было продолжено исследованиями в лесостепной, лесной и лесотундровой зонах (в Омской, Новосибирской, Тюменской областях, включая Ханты-Мансийский и Ямало-Ненецкий автономные округа) (\*Свириденко, Свириденко, 2004, 2005, 2009; Свириденко, Свириденко, 2006, 2007, 2008, 2009 а; Свириденко, Юрлов, 2005; \*Свириденко и др., 2009, 2012 а).

Наиболее активно накапливалась информация о ценозах с участием харофитов из водных объектов лесостепной и лесной зон. В работах О. Е. Токарь (2006, 2011 а, б) были опубликованы данные об участии видов *Chara fragilis*, *C. vulgaris*, *C. aspera* в сложении фитоценозов старичных водоемов на юге Тюменской обл. В статье Г. С. Тарана (2008) имеется информация об участии *Nitella mucronata* в сложении рас-

тительной группировки пойменного озера в долине р. Обь (Томская обл.). В цикле статей было выполнено также обобщение результатов изучения распространения, экологии и ценотического значения отдельных видов (*Chara fragilis*, *C. braunii*, *C. canescens*, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*, *C. kirghisorum*) на Западно-Сибирской равнине (\*Свириденко и др., 2012 а, 2014, 2015 б; \*Свириденко, Свириденко, 2013, 2014, 2015 а).

Разноплановые исследования харофитов были развернуты также на крайнем юго-востоке Западно-Сибирской равнины, преимущественно в бессточных районах междуречья Оби и Иртыша (Новосибирская обл. и Алтайский край). По итогам этих исследований, а также на основании ранее цитированных нами работ и архивных материалов разных авторов были опубликованы оригинальные и обзорные статьи (Зарубина, Романов, 2002; Киприянова, 2005, 2008, 2009; Королюк, Киприянова, 2005; Романов, Киприянова, 2008; 2009; Романов, 2009; Романов, Николаенко, 2014).

В целях привлечения студентов к исследованию микроскопических водорослей было подготовлено учебное пособие, в котором специальный раздел посвящен методике изучения харовых водорослей. В пособии представлены определительные таблицы для 31 вида из этого отдела, а также дана оценка толерантности видов по отношению к гидрохимическим параметрам экотопов (минерализации, жесткости, рН, трофности, сапробности) (Свириденко, Свириденко, 2009 б, 2010).

Вопросы охраны видов харовых водорослей и их сообществ на Западно-Сибирской равнине ранее в научной литературе совершенно не рассматривались. Слабая работанность этой проблемы объясняется отсутствием репрезентативной информации о видовом составе харовых водорослей и местонахождениях их стабильных популяций. Ранее отсутствовала также система наблюдений за динамикой численности известных популяций харофитов, поэтому эти растения не вошли в региональные Красные книги на Западно-Сибирской равнине. Впервые было обращено внимание на необходимость сохранения стабильных популяций харофитов в отдельных непересыхающих озерах северных районов Республики Казахстан и Чановской системы (озера Большие Чаны, Ульяновское, Пичужкино) в Российской

Федерации (Свириденко, 2000; \*Свириденко, Свириденко, 2004). Была обоснована целесообразность включения видов харовых водорослей в список редких растений, требующих режима охраны на Западно-Сибирской равнине. Полученные материалы показали возможность формирования новых стабильных популяций харофитов даже в техногенных гидроэкосистемах. В частности, отмечено формирование популяций *Chara kirghisorum* и *Nitella hyalina* в крупном водохранилище-охладителе Экибастузской ГРЭС-2, созданном несколько десятилетий назад за счет удаления рассолов и засоленных донных отложений из котловины гипергалинного оз. Туздысор и последующего заполнения котловины пресной водой из р. Иртыш по каналу им. К. Сатпаева (Свириденко и др., 2012 в, 2013 б). Впервые для регионов Западно-Сибирской равнины виды *Chara braunii*, *C. canescens*, *C. contraria* были включены в список охраняемых растений Омской обл. со статусом 1 (Е) – находящиеся под угрозой исчезновения (Красная ..., 2015).

## Глава 3

### ВИДОВОЙ СОСТАВ ХАРОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

На Западно-Сибирской равнине известно 25 видов харовых водорослей из 5 родов, 3 семейств, 1 класса. Из них 2 вида – *Nitella gracilis* (Smith) Agardh и *Chara fischeri* Migula – приводятся только по литературным данным (Вильгельм, 1930; Голлербах, 1940; Ермолаев, 1982). При последующих исследованиях новые популяции этих видов не были обнаружены. В монографии обобщены собственные материалы, полученные в ходе полевых исследований на Западно-Сибирской равнине, а также учтены работы других авторов, содержащие информацию о современных харофитах изучаемой территории. Таксономия харофитов представлена согласно системе, предложенной в основном российском определителе (Голлербах, Красавина, 1983). Также приведена трактовка видов, принятая в работах W. Krause (1997), R. Wood, K. Imachori (1964, 1965). Типы ареалов установлены по литературным данным (Wood, Imachori, 1964, 1965; Шоякубов, 1973 б; Голлербах, Красавина, 1983; Krause, 1997; Charophytes..., 2003). Сведения о теплообеспеченности природных зон Западно-Сибирской равнины представлены по работе Н. А. Мячковой (1983).

#### 3.1. Аннотированный список видов

Отдел **Charophyta**

Класс **Charophyceae**

Порядок **Charales**

1. Семейство **Nitellaceae** Bessey – Нителловые

1. Род **Nitella** Agardh emend. A. Braun, Leonhardi – Нителла

1. **Nitella confervacea** A. Braun – Голлербах, Красавина, 1983 : 65; – *Nitella batrachosperma* (Reichenbach) A. Braun – Krause, 1997 : 158; – *Nitella gracilis* (Smith) Agardh subsp. *gracilis* var. *ε confervacea* Brébisson. – Wood, Imachori, 1964: icon 327; 1965 : 618. – Нителла конфервная (прил. 1, рис. 1, 2).

Голарктический ультрапресноводный пелобионтный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине. Для этой тер-

ритории ранее не был указан. Популяции обнаружены в двух водных объектах Северо-Казахстанской обл. Республики Казахстан: в степной зоне (оз. Загонное) и в лесостепной зоне (временный водоем в окрестности поселка Асаново) (Свириденко, Свириденко, 1995; Langangen, Sviridenko, 1995) (прил. 2, рис. 1). Суммарная солнечная радиация в местонахождениях популяций *N. confervacea* находится в пределах 100–105 ккал/см<sup>2</sup> в год. Экотоп в оз. Загонном сформирован на участках с нарушенным растительным покровом на мелководье котлована, расположенного по периферии озера. Временный водоем в окрестности поселка Асаново образован в результате заполнения талыми и дождевыми водами понижения в рельефе. Глубина биотопов составляла 0,1–0,3 м. Грунты – темно-серый ил, затопленная почва. Вода гидрокарбонатного класса кальциевой и натриево-магниевой групп, минерализация 0,29 г/дм<sup>3</sup> (ультрапресная), общая жесткость 2,2–2,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,6–8,2 (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000). Ближайшая популяция *N. confervacea* за пределами Западно-Сибирской равнины отмечена на Южном Урале (Вейсберг, Исакова, 2010).

2. *Nitella flexilis* (Linnaeus) Agardh – Голлербах, Красавина, 1983 : 55; – Krause, 1997 : 146; – Wood, Imahori, 1964: icones 171, 173–175; 1965 : 380. – Нителла гибкая (прил. 1, рис. 3).

Космополитный ультрапресноводный пелобийонтный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине, не указанный ранее для этой территории. Все местонахождения *N. flexilis* расположены севернее широтного отрезка р. Обь в лесной и в лесотундровой зонах. Впервые на Западно-Сибирской равнине этот вид обнаружен в старичном озере в пойме р. Глубокий Сабун на территории природного парка «Сибирские Увалы» Нижневартковского р-на Ханты-Мансийского автономного округа (Свириденко, Свириденко, 2006, 2007, 2008, 2009 а). Позже вид найден в мелководных заливах рек Пур и Ягенетта, а также в озерах, расположенных в долинах рек Лямин (сборы Г. М. Кукуричкина) и Пим (\*Свириденко и др., 2009; Свириденко и др., 2011 г, 2012 б). Популяция *N. flexilis* вблизи Северного полярного круга в заливе р. Пур у поселка Уренгой Ямало-Ненецкого автономного округа является наиболее северной популяцией харовых водорослей на Западно-Сибирской равнине.

Всего на Западно-Сибирской равнине установлено 5 местонахождений *N. flexilis* (прил. 2, рис. 2). Суммарная солнечная радиация в районах местонахождений популяций *N. flexilis* не превышает 83–76 ккал/см<sup>2</sup> в год. Экотопы *N. flexilis* имели глубину от 0,1–0,6 до 1,1 м. Грунты – серые, темно-серые, детритные илы и заиленные пески. На севере лесной зоны и в лесотундре водные объекты в основном являются пресными и ультрапресными (вода гидрокарбонатного класса группы кальция, минерализация до 0,2 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость составляет 0,8–1,2 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Бабушкин и др., 2007).

За пределами Западно-Сибирской равнины *N. flexilis* встречается на Казахском мелкосопочнике в оз. Щучье (глубина 2–7 м, грунт – серый ил, вода гидрокарбонатно-кальциевая, минерализация 0,3 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2,3–2,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,6) (Свириденко, Свириденко, 1990).

3. *Nitella gracilis* (Smith) Agardh – Голлербах, Красавина, 1983 : 73; – Krause, 1997 : 160; – Wood, Imahori, 1964 : icon 310; 1965 : 597. – Нителла стройная.

Космополитный ультрапресноводный псаммопеллофильный вид, для Западно-Сибирской равнины приведен только по литературным данным. М. М. Голлербах (1940) включил *N. gracilis* в список видов Обского флористического р-на без указания местонахождений. Я. Вильгельм (1930) опубликовал сведения о двух местонахождениях *N. gracilis* в лесостепной зоне: у г. Новосибирска (сборы О. Зверевой, 30.08.1928) и в оз. Рогульное в бывшей Томской губернии (сборы П. Н. Крылова, 20.07.1891) (Вильгельм, 1930; Голлербах, 1950) (прил. 2, рис. 3).

4. *Nitella hyalina* (De Candolle) Agardh – Голлербах, Красавина, 1983 : 76; – Krause, 1997 : 140; – Wood, Imahori, 1964: icon 349; 1965 : 655. – Нителла гиалиновая (прил. 1, рис. 4–6).

Космополитный типично пресноводный псаммопеллофильный вид, изредка встречающийся в водных объектах степной зоны Западно-Сибирской равнины. М. М. Голлербах (1940) включил *N. hyalina* в список видов Верхнетобольского и Иртышского флористических р-нов. Популяции *N. hyalina* обнаружены в степной зоне в пределах Республики Казахстан (Верхнетобольское водохранилище

в Кустанайской обл., оз. Большой Тарангул в Северо-Казахстанской обл., водохранилище № 1 канала Иртыш – Караганда в Павлодарской обл.) (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, Зарипов, 1995). Позже новая популяция *N. hyalina* обнаружена также в степной зоне в водохранилище-охладителе Экибастузской ГРЭС-2 Павлодарской обл. (Свириденко и др., 2012 в). Всего отмечено 7 местонахождений *N. hyalina* в 4 водных объектах степной зоны (прил. 2, рис. 4). Суммарная солнечная радиация в районах местонахождений популяций *N. hyalina* находится в пределах 105–110 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Вид *N. hyalina* развивался преимущественно на мелко-водьях до 0,1–0,7 м, реже до 1,2–1,7 м. В экотопах преобладали песчаные и илистые, реже глинистые грунты. Вода относилась к гидрокарбонатному классу группы кальция, хлоридному классу группы натрия, хлоридно-гидрокарбонатному классу групп натрия и кальция. Минерализация находилась в пределах 0,43–0,67 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость составляла 3,5–5,7 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,6–8,4 (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко и др., 2011 а, 2012 а).

5. *Nitella mucronata* (A. Braun) Miquel – Голлербах, Красавина, 1983 : 70; – Krause, 1997 : 154; – *Nitella furcata* (Roxburch ex Bruzelius) Agardh subsp. *mucronata* (A. Braun) R. D. Wood. – Wood, Imahori, 1964: icones 224–226, 232; 1965: 497. – Нителла остроконечная.

Космополитный типично пресноводный пелобионтный вид, изредка встречающийся преимущественно в водных объектах лесной зоны Западно-Сибирской равнины (в лесостепной зоне редок). М. М. Голлербах (1940) включил *N. mucronata* в список видов Обского флористического р-на без указания местонахождений. Первые образцы вида собраны Т. Г. Поповой в лесной зоне в оз. Песчаное у г. Томска (15.10.1928) и в р. Томь (16.09.1928) (Вильгельм, 1930; Голлербах, 1950). Новые местонахождения *N. mucronata* обнаружены в лесостепной зоне в 2001 г. в водоеме г. Омска (сборы Р. Г. Зарипова) и в 2004 г. во временном водоеме в верховье р. Яман (\*Свириденко, Свириденко, 2005, 2009).

В лесной зоне вид *N. mucronata* был отмечен Г. С. Тараном (2008) при изучении водной растительности в пойме р. Обь (Томская обл., Александровский р-н) и К. С. Евженко

в 2009–2012 гг. в озерах Белое, Щучье и озере без названия в окрестности поселка Чекрушево Тарского р-на Омской обл.

По материалам 1999–2000 гг. опубликованы находки *N. micronata* в лесостепной зоне на юго-восточной окраине Западно-Сибирской равнины в Алтайском крае (Романов, Киприянова, 2009). Всего на Западно-Сибирской равнине известно 12 местонахождений *N. micronata* (прил. 2, рис. 5). Суммарная солнечная радиация для районов нахождения популяций этого вида составляет 85–105 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Согласно нашим данным, *N. micronata* обитает в реках, прудах, пойменных озерах, временных водоемах на глубине от уреза воды до 1–3,5 м на черных, светло-серых, детритных илах, реже на заиленной глине. За пределами Западно-Сибирской равнины на прилегающих территориях вид *N. micronata* отмечен на Южном Урале (Вейсберг, Исакова, 2010).

6. *Nitella syncarpa* (Thuillier) Chevallier – Голлербах, Красавина, 1983 : 49; – Krause, 1997 : 144; – Wood, Imahori, 1964: icones 197, 198; 1965 : 413. – Нителла сростноплодная (прил. 1, рис. 7).

Типично пресноводный пелобионтный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине. Согласно основным работам по харовым водорослям, *N. syncarpa* имеет европейский ареал (Wood, Imahori, 1964, 1965; Krause, 1997; Голлербах, 1940, 1950), также отмечено возможное нахождение вида на российском Дальнем Востоке (Голлербах, 1950; Голлербах, Красавина, 1983). Для Сибири вид ранее не был указан. Впервые на Западно-Сибирской равнине нами была обнаружена фертильная популяция *N. syncarpa* на границе лесостепной и степной ботанико-географических зон: Омская обл., Черлакский р-н, вторая надпойменная терраса р. Иртыш, система Верхнеильинских озер, озеро без названия, 12.07.2015 и 29.07.2015 (прил. 2, рис. 6). Популяция *N. syncarpa* с проективным покрытием 5 % была сформирована на глубине 0,4–1 м на темно-серых илах. Высота талломов достигала 20–33 см (рис. 2).

Вода озера относилась к гидрокарбонатному классу, натриево-кальциевой группе, имела общую минерализацию 0,14 г/дм<sup>3</sup>, общую жесткость 1,25 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 6,5 (\*Свириденко и др., 2016).

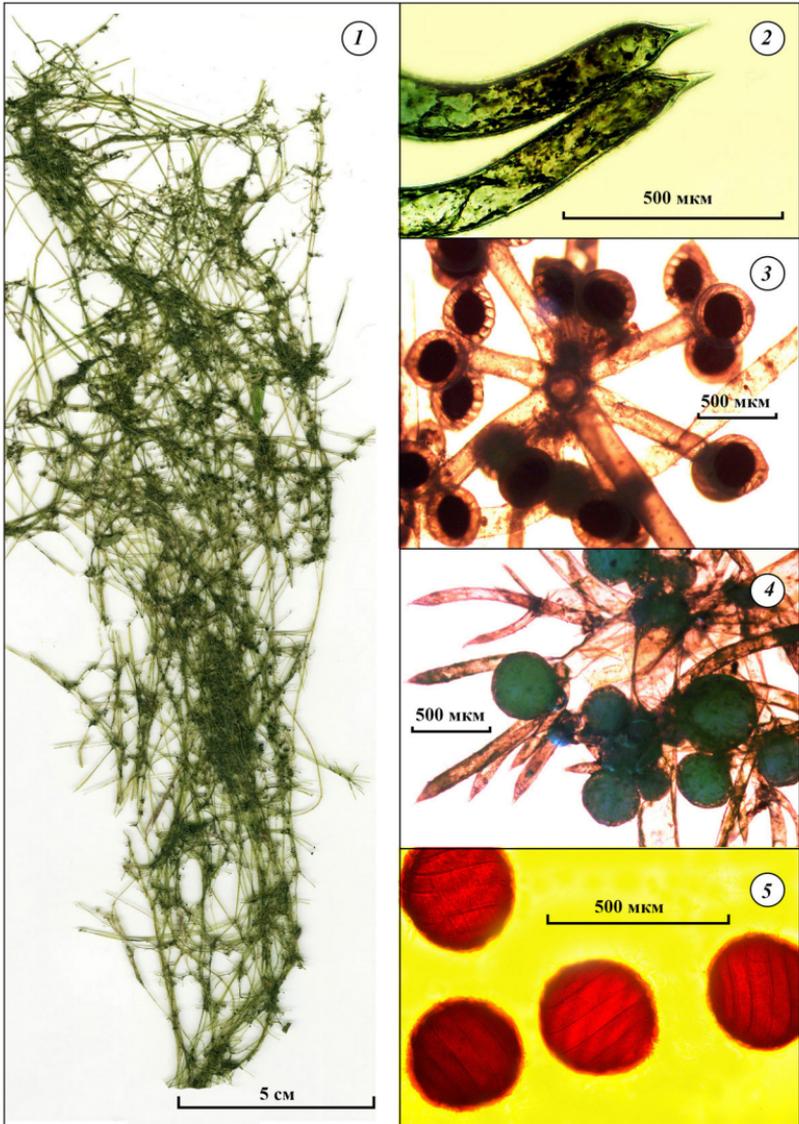


Рис. 2. *Nitella syncarpa* из местонахождения в Омской обл.:  
1 – внешний вид гербаризированных талломоов;  
2 – конечные клетки «листьев»;  
3 – оогонии на боковых ответвлениях женских талломоов;  
4 – антеридии на боковых ответвлениях мужских талломоов;  
5 – ооспоры

2. Род *Tolypella* (A. Braun) A. Braun – Толипелла

7. *Tolypella prolifera* (A. Braun) Leonhardi – Голлербах, Красавина, 1983 : 82; – *Tolypella prolifera* (Ziz ex A. Braun) Leonhardi – Krause, 1997 : 174; – *Tolypella intricata* (Trentepohl ex Roth) Leonhardi var.  $\alpha$  *intricata* f. *prolifera* (Ziz ex A. Braun) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icones 390, 391; 1965 : 743. – Толипелла пролиферирующая (прил. 1, рис. 8–10).

Голарктический типично пресноводный пелобионтный вид, изредка встречающийся на Западно-Сибирской равнине. Впервые *T. prolifera* обнаружена на юге равнины в степной и лесостепной зонах в пределах Республики Казахстан: в оз. Большой Тарангул Северо-Казахстанской обл. и во временных водоемах в окрестности г. Петропавловска (Свириденко, Свириденко, 1990). Позже популяции *T. prolifera* найдены во временном водоеме в окрестности поселка Карлуга, в оз. Рыбном Северо-Казахстанской обл., в р. Иманбурлук на южной окраине Западно-Сибирской равнины вблизи границы с Казахским мелкосопочником (Свириденко, Свириденко, 1995), а также в водохранилище № 1 канала Иртыш – Караганда в Павлодарской обл.

По материалам 2000, 2003, 2006 гг. были опубликованы местонахождения *T. prolifera* из юго-восточной части Западно-Сибирской равнины (Алтайский край) (Романов, Киприянова, 2009). Еще одна популяция *T. prolifera* обнаружена авторами монографии в лесостепной зоне (Российская Федерация, Омская обл., Любинский р-н, окрестности поселка Алексеевка, придорожная канава, глубина 0,1–0,5 м, грунт – заиленный песок, 12.07.2013).

Всего на Западно-Сибирской равнине известно 16 местонахождений вида из 14 пунктов, расположенных в степной и лесостепной зонах (прил. 2, рис. 7). Суммарная солнечная радиация на этой территории составляет 100–120 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Большинство популяций *T. prolifera* обнаружены нами на серых и темно-серых илах, заиленных песках, заиленной глине, почвогрунтах в нестабильных гидроэкотопах: на вновь залитых участках суши, в заливах озер, канавах. Глубина экотопов находилась в пределах 0,1–0,6 м, реже достигала 0,9–2 м. Вода относилась к гидрокарбонатному классу группы кальция, гидрокарбонатно-хлоридному и

хлоридно-гидрокарбонатному классам группы натрия, минерализация составляла 0,10–0,92 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость равнялась 2,6–6,7 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8 (Свириденко, Свириденко, 1990, 1995).

За пределами территории исследований вид *T. prolifera* отмечен в оз. Жаксы-Жалгызтоу (залив в устье реки) на Казахском мелкосопочнике (глубина 0,3–0,4 м, грунты – глина, черный ил, вода гидрокарбонатно-кальциевого состава, минерализация 0,49 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 3,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990).

2. Семейство **Nitellopsidaceae** Krassavina – Нителлопсиевые

3. Род **Nitellopsis** Ну – Нителлопсис

8. **Nitellopsis obtusa** (Desvaux in Loiseleur-Deslongchamps) Groves – Голлербах, Красавина, 1983 : 95; – Krause, 1997 : 128; – Wood, Imahori, 1964 : icon 169; 1965 : 351. – Нителлопсис притупленный (прил. 1, рис. 11).

Космополитный ультрапресноводный псаммопеллофильный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине. Впервые *N. obtusa* обнаружен на южной окраине равнины в пределах Республики Казахстан в степной зоне (водохранилище № 1 канала Иртыш – Караганда) (Свириденко, Зарипов, 1995). Особи *N. obtusa* развивались на глубине 1,2 м на песчаном грунте. Вода водохранилища относится к гидрокарбонатному классу, группе кальция, минерализация составляет 0,25 г/дм<sup>3</sup> общая жесткость – 2,5 мг-экв/дм<sup>3</sup> (Амиргалиев, 1981). Позже было опубликовано местонахождение *N. obtusa* в оз. Студеное Новосибирской обл., а также по коллекции, собранной в 1988 г. на юго-востоке Западно-Сибирской равнины в Алтайском крае (Романов, Киприянова, 2009).

Всего на Западно-Сибирской равнине известно 5 местонахождений *N. obtusa* в степной зоне (прил. 2, рис. 8). Суммарная солнечная радиация на этой территории составляет 100–120 ккал/см<sup>2</sup> в год.

За пределами Западно-Сибирской равнины вид встречается в оз. Боровое на Казахском мелкосопочнике в Республике Казахстан (глубина 0,4–2,5 м, грунты – заиленные пески и черные илы, вода гидрокарбонатно-кальциевая, минерализация 0,3 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2,7 мг-экв/дм<sup>3</sup>,

pH = 7,2–7,6) (Свириденко, Свириденко, 1990). Популяции *N. obtusa* известны в озерах Южного Урала (Вейсберг, Исакова, 2010).

3. Семейство **Characeae** Agardh emend. Hollerbach – Харовые

4. Род **Lamprothamnium** Groves – Лампротамниум

9. **Lamprothamnium papulosum** (Wallroth) Groves – Голлербах, Красавина, 1983 : 99; – Krause, 1997 : 134; – Wood, Imahori, 1964 : icon 162; 1965 : 334. – Лампротамниум пупырчатый (прил. 1, рис. 12).

Космополитный, среднесолоновато-соляноводный псаммопеллофильный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине. Первые находки *L. papulosum* сделаны в степной зоне в Северо-Казахстанской обл. Республики Казахстан в двух соленых озерах у поселка Пресновка (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко 2000) (прил. 2, рис. 9). Особи *L. papulosum* были обнаружены на глубине 0,1–0,3 м на серых опесчаненных илах. Вода в экотопах относилась к хлоридному классу группы натрия, минерализация составляла 41,1–44,9 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость была равна 334–351 мг-экв/дм<sup>3</sup>, pH = 9,4–10,2. (Свириденко, Свириденко, 1995). Позже были опубликованы находки *L. papulosum* по коллекции, собранной в 1988 г. на юго-востоке Западно-Сибирской равнины в Алтайском крае (Романов, Киприянова, 2009).

Всего в степной зоне Западно-Сибирской равнины известно 5 местонахождений *L. papulosum*. Суммарная солнечная радиация на этой территории составляет 110–120 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Вид *L. papulosum* является единственным представителем отдела Charophyta, произрастающим в соляных водах (выше морской солености). Условия его обитания за пределами Западно-Сибирской равнины также характеризуются высокими значениями минерализации воды. Минимальные значения минерализации (4–7 г/дм<sup>3</sup>), при которой встречался вид, отмечены В. А. Костиным (1987).

5. Род **Chara** Linnaeus – Хара

10. **Chara aculeolata** Kützing – Голлербах, Красавина, 1983 : 133; – *Chara intermedia* A. Braun – Krause, 1997 : 79; – *Chara hispida* Linnaeus var.  $\beta$  *major* (Hartman) R. D. Wood f.

*intermedia* (A. Braun) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icones 10, 41; 1965 : 145. – Хара мелкошиповатая (прил. 1, рис. 13).

Космополитный типично пресноводный псаммопелофильный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине. В лесной зоне образцы *C. aculeolata* собраны О. Е. Токарь в оз. Среднем в 1 км северо-восточнее поселка Озерное Викуловского р-на Тюменской обл. (15.08.2009) (прил. 2, рис. 10) (\*Свириденко и др., 2009; Токарь, 2011 а). Исследованный экотоп имел глубину 1,8 м, грунт – опесчаненный ил. Состав воды гидрокарбонатно-натриевый, минерализация 0,37 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 1,86 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,9–8,4 (Катанаева и др., 2004).

Другая популяция *C. aculeolata* на юге лесной зоны обнаружена И. В. Кузьминым в оз. Мошкара (Ялуторовский р-н Тюменской обл., 04.08.2003). В этом озере *C. aculeolata* также найдена Е. С. Баяновым (04.06.2011). В лесостепной зоне находка *C. aculeolata* в оз. Юдино Казанского р-на Тюменской обл. принадлежит А. А. Бабушкину (14.08.2004) (Романов, Николаенко, 2014). По материалам 1997 г. и 2002 г. опубликованы находки *C. aculeolata* в степной зоне Западно-Сибирской равнины на территории Алтайского края (Романов, Киприянова, 2009). Всего на Западно-Сибирской равнине известны местонахождения *C. aculeolata* из 5 водных объектов (2 – на юге лесной зоны, 1 – в лесостепной, 2 – в степной). Суммарная солнечная радиация в районах нахождения популяций *C. aculeolata* составляет 95–115 ккал/см<sup>2</sup> в год.

11. *Chara altaica* A. Braun emend. Hollerbach – Голлербах, Красавина, 1983 : 123; – *Chara hispida* Linnaeus var. *δ sibirica* (Migula) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icon 44; 1965 : 153. – Хара алтайская (прил. 1, рис. 14, 15).

Среднесолоновато-пресноводный псаммопелофильный вид, известный в Западной Сибири, на Алтае и в Средней Азии (Голлербах, Красавина, 1983). В водных объектах степной и лесостепной зон Западно-Сибирской равнины встречается изредка. Впервые для этой территории вид был определен как *C. sibirica* Migula по образцам, собранным С. И. Коржинским (16.08.1890) в оз. Чаны Новосибирской обл. (Migula, 1904). По материалам 1947 г. Т. Г. Попова (1980) также опубликовала местонахождения *C. sibirica* в Яковском плесе оз. Большие Чаны.

Популяции *C. altaica* нами обнаружены на юге и юго-западе Западно-Сибирской равнины в Северо-Казахстанской и Кустанайской областях Республики Казахстан: в озерах Малый Тарангул, Лебяжье, Жаксы-Алаколь (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990), а также в Новосибирской обл. Российской Федерации: в озерах Малые Чаны, Большие Чаны (Свириденко, Юрлов, 2005). Ревизия гербарных материалов из оз. Пичужкино Новосибирской обл. (сборы 24.08.2003) позволила установить среди талломов *C. canescens* также наличие талломов *C. altaica*. Позже были отмечены популяции *C. altaica* в Ярковском плесе оз. Чаны, в озерах Саргуль и Урюм (Киприянова, 2005, 2008). По архивным (1930 г., 1953 г.) и оригинальным материалам приведены местонахождения *C. altaica* в заливах оз. Сартлан Новосибирской обл. и на юго-восточной окраине Западно-Сибирской равнины в пределах Алтайского края (Романов, Киприянова, 2009). Всего на Западно-Сибирской равнине известно 21 местонахождение *C. altaica* (треть местонахождений – из оз. Чаны) (прил. 2, рис. 11). Суммарная солнечная радиация в районах распространения вида составляет 120–110 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Согласно нашим данным, на Западно-Сибирской равнине *C. altaica* обитает в озерах в диапазоне глубин 0,1–0,5(1,6) м на чистых и заиленных песках, серых и темно-серых илах. Состав воды в экотопах вида хлоридно-натриевый, диапазон минерализации довольно широкий – от 0,79 г/дм<sup>3</sup> (типично пресная вода) до 8,01 г/дм<sup>3</sup> (среднесолоноватая вода), общая жесткость составляет 5,3–37,3 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,6 (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б, 1990).

За пределами Западно-Сибирской равнины вид *C. altaica* отмечен на Казахском мелкосопочнике (оз. Большое Чебачье, глубина 0,1–0,3 м, грунт – заиленный гравий, состав воды гидрокарбонатно-натриево-магниевый, минерализация 0,67–0,72 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5,5–6 мг-экв/дм<sup>3</sup>; оз. Зеренда, глубина 0,1–0,3 м, грунт – серый ил, состав воды гидрокарбонатно-натриевый, минерализация 1,20–1,43 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 6,1–7,4 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990). Эти материалы свидетельствуют о способности *C. altaica* развиваться также на заиленном гравии, в типично пресной и условно-пресной воде гидрокарбонатного класса групп натрия и магния (минерализация 0,67–1,43 г/дм<sup>3</sup>).

12. *Chara aspera* Detharding ex Willdenow – Голлербах, Красавина, 1983 : 162; – Krause, 1997 : 95; – *Chara globularis* Thuillier var.  $\varepsilon$  *aspera* (Detharding ex Willdenow) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icon 81; 1965 : 202. – Хара шероховатая (прил. 1, рис. 16, 17).

Космополитный типично пресноводный псаммопелофильный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине. Встречается преимущественно в озерах степной и лесостепной зон, на юге лесной зоны обнаружена одна популяция *C. aspera*. Впервые сообщение о находках *C. aspera* на Западно-Сибирской равнине было опубликовано Т. Г. Поповой (1980) по материалам 1932–1947 гг., согласно которым этот вид был обнаружен в озерах Большие Чаны и Малые Чаны Новосибирской обл. Популяции *C. aspera* в этих озерах и в оз. Урюм позже были отмечены Т. А. Сафоновой и В. И. Ермолаевым (1983).

На юге Западно-Сибирской равнины популяции *C. aspera* обнаружены в озерах Большой Тарангул и Пеньково в Северо-Казахстанской обл. Республики Казахстан (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990), а также в оз. Пичужкино Новосибирской обл. Российской Федерации (\*Свириденко, Свириденко, 2004, 2009; Свириденко, Юрлов, 2005). Позже опубликованы находки вида в других пунктах Новосибирской обл. и Алтайского края (Романов, Киприянова, 2009). В 2005 г. А. А. Бабушкин собрал *C. aspera* в озерах Тюменской обл. (Романов, Николаенко, 2014).

В лесной зоне Западно-Сибирской равнины *C. aspera* впервые была обнаружена О. Е. Токарь (2011 б) в оз. Большой Чуртан Викуловского р-на Тюменской обл. Данная популяция была сформирована на глубине 0,1 м на песчаном грунте. Состав воды в озере гидрокарбонатно-натриевый, минерализация 0,48 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 8,4–8,5 (Катанаева и др., 2004).

Всего на Западно-Сибирской равнине установлено 23 местонахождения *C. aspera* из 18 водных объектов (прил. 2, рис. 12). Суммарная солнечная радиация в районах расположения местонахождений вида составляет 95–120 ккал/см<sup>2</sup> в год.

По нашим данным, на Западно-Сибирской равнине *C. aspera* обитает преимущественно в озерах на глубине от

0,1 до 0,4 м, редко до 1,3 м, на серых илах, заиленных и чистых песках, редко на озерных глинах. Вода в экотопах вида относится к гидрокарбонатному и хлоридно-гидрокарбонатному классам группы натрия, минерализация равна 0,31–0,62 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость составляет 1,6–4,5 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,6–8,5 (Свириденко, Свириденко, 1986 а, б, 1990).

За пределами Западно-Сибирской равнины вид обнаружен на Казахском мелкосопочнике в озерах Большое Чебачье (глубина до 5 м, грунт – заиленный песок, вода гидрокарбонатно-натриево-магниевая, минерализация 0,67–0,72 г/дм<sup>3</sup>, жесткость 5,5–6 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990), Жасыбай (глубина 0,1–0,4 м, грунт – черный ил, заиленный песок, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация до 1,5 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость до 4 мг-экв/дм<sup>3</sup>) и Сабындыколь (глубина 0,1–0,2 м, грунт – камни, заиленный гравий, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,2–1,5 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5–7 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 2004). На Южном Урале вид *S. aspera* отмечен во многих озерах и в р. Уй (Вейсберг, Исакова, 2010).

13. *Chara baueri* A. Braun – Голлербах, Красавина, 1983 : 111; – Krause, 1997 : 119; – Wood, Imahori, 1964 : icon 123; 1965 : 318. – Хара Бауэра (прил. 1, рис. 18).

Космополитный пресноводный (ультрапресноводный) псаммопелофильный вид, известный из Европы и Австралии и считавшийся исчезнувшим с конца 19 в. (Langangen, Sviridenko, 1995; Raabe, 2009). На Западно-Сибирской равнине единственное местонахождение было обнаружено в Северо-Казахстанской обл. Республики Казахстан в пределах лесостепной зоны: временное озеро в 10 км восточнее г. Петропавловска, 02.10.1994 (Свириденко, Свириденко, 1995; Langangen, Sviridenko, 1995; Свириденко, 2000) (прил. 2, рис. 13).

Озеро, в котором была обнаружена популяция *S. baueri*, сформировалось в понижении рельефа в результате наполнения талой водой и поддерживающими уровень воды летними дождевыми осадками в 1994 г. На месте залитых водой лугово-степных ценозов в течение одного вегетационного сезона сформировался проценоз гидромакрофитов, отличающихся эксплерентными свойствами. Вид *S. baueri* был обнаружен в мелководной периферической части временного

водоема на слабо заиленной почве (почвогрунте). Глубина экотопа составляла 0,5 м. Состав воды гидрокарбонатно-кальциевый, минерализация 0,3 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость – 2,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>, pH = 7,6 (Langangen, Sviridenko, 1995).

14. *Chara braunii* Gmelin – Голлербах, Красавина, 1983 : 108; – Krause, 1997 : 117; – Wood, Imahori, 1964 : icon 109; 1965 : 261. – Хара Брауна (прил. 1, рис. 19).

Космополитный ультрапресноводный литопсаммопелофильный вид, изредка встречающийся на Западно-Сибирской равнине. Впервые образцы *C. braunii* были собраны в лесной ботанико-географической зоне Б. Н. Городковым в 1911 г. на территории Сургутского р-на бывшей Тобольской губернии (Вильгельм, 1930; Голлербах, 1950). Современные популяции в этом районе до настоящего времени еще не обнаружены. Более 80 лет этот вид не был известен из других районов равнины. В 1995 г. популяция *C. braunii* отмечена в пойменном озере без названия и в прудах Ребровского рыбобоводного хозяйства вблизи г. Павлодара в степной зоне Республики Казахстан (Свириденко, 2000).

В 2009 г. вид *C. braunii* найден К. С. Евженко в оз. Белое по долине р. Тара (лесная зона в Омской обл.) (\*Свириденко и др., 2009), в 2010–2011 гг. – в оз. Себеляково по долине р. Уй (\*Свириденко и др., 2012 а). Также были опубликованы еще 2 местонахождения *C. braunii* в лесостепной зоне на юго-востоке равнины в пределах Алтайского края: в водоеме правобережной части поймы р. Обь и в р. Камышинка (Романов, Киприянова, 2009).

Всего на Западно-Сибирской равнине известно 12 местонахождений *C. braunii* из 7 водных объектов (прил. 2, рис. 14). Суммарная солнечная радиация на этой территории уменьшается с юга на север от 120 до 85 ккал/см<sup>2</sup> в год.

На Западно-Сибирской равнине популяции *C. braunii* встречаются в водораздельных и пойменных озерах, заливах рек, в прудах при условии слабой конкуренции со стороны гидромакрофитов-виолентов. Вид, по нашим данным, обитает в диапазоне глубин 0,1–0,8(1) м на песках, светло-серых и темно-серых илах, заиленной глине, затопленной почве (за пределами равнины – на гравии). Состав воды в экотопах *C. braunii* гидрокарбонатно-натриевый и гидрокарбонатно-кальциевый, минерализация равна 0,16–0,20(0,30) г/дм<sup>3</sup>, об-

щая жесткость составляет 0,5–1,5(3) мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–7,6 (Свириденко, 2000). Вид включен в список охраняемых растений на территории Омской обл. (\*Свириденко и др., 2015 а).

За пределами Западно-Сибирской равнины популяция *C. braunii* обнаружена в оз. Бараншулы, расположенном на Казахском мелкосопочнике в Павлодарской обл. Республики Казахстан (\*Свириденко, Свириденко, 2009).

15. *Chara canescens* Desvaux et Loiseleur-Deslongchamps – Голлербах, Красавина, 1983 : 119; – *Chara canescens* Desvaux et Loiseleur – Krause, 1997 : 64; – Wood, Imahori, 1964 : icones 45 –47; 1965 : 158. – Хара седеющая (прил. 1, рис. 20, 21).

Космополитный среднесолоновато-пресноводный псаммопеллофильный вид, изредка встречающийся в водных объектах степной и лесостепной зон Западно-Сибирской равнины. Первые сообщения о местонахождениях *C. canescens* на Западно-Сибирской равнине (Алтайский край, Ключевской р-н, оз. Харовое) принадлежат Т. Г. Поповой (1929, 1930) и Я. Вильгельму (1930), которые указывали этот вид как *C. crinita* Wallr. и *C. crinita* Wallr. f. *popovae*. В 1935 г. опубликовано местонахождение *C. canescens* из оз. Чаны Новосибирской обл. (Дулькейт и др., 1935). Однако первые сборы *C. canescens* были сделаны в оз. Чаны С. И. Коржинским еще в 1890 г. Образцы были определены как *C. altaica* (Migula, 1904), позже среди талломов *C. altaica* были обнаружены талломы *C. canescens* при повторном определении (Голлербах, 1945).

По сборам 1947–1948 гг. Т. Г. Попова (1980) опубликовала местонахождения *C. crinita* (= *C. canescens*) в Яркоковском плесе оз. Чаны. На крайнем юго-западе Западно-Сибирской равнины В. М. Катанская (1970) отметила *C. canescens* в озере без названия в Кустанайской обл. Республики Казахстан (на песчаных грунтах, в воде хлоридно-гидрокарбонатно-натриевого состава с минерализацией 7,14 г/дм<sup>3</sup>, общей жесткостью 3,5 мг-экв/дм<sup>3</sup>).

В 1982–2003 гг. были обнаружены новые местонахождения *C. canescens* на юге Западно-Сибирской равнины в пределах Республики Казахстан: в озерах Жаксы-Алаколь, Улькенборли, Койбагар, Сор (Кустанайская обл.), Малый Тарангул, Большой Тарангул, Половинное и р. Камысакты

(Северо-Казахстанская обл.). В Российской Федерации вид отмечен в оз. Пичужкино Новосибирской обл. и в озере без названия в Омской обл. (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; \*Свириденко, Свириденко, 2004, 2005, 2009; Свириденко, Юрлов, 2005).

Популяции *C. canescens* в основном представлены женскими особями, мужские талломы встречаются редко (Голлербах, Красавина, 1983). В этой связи популяции, обнаруженные нами в озерах Улькенборли, Жаксы-Алаколь и Сор, представляют интерес, так как состояли из женских и мужских особей со зрелыми гаметангиями (рис. 3).

В 2014 г. новая популяция *C. canescens* отмечена нами еще в одном озере без названия Омской обл. (глубина 0,1–0,5 м, грунт – темно-серый ил, минерализация воды – 2,01 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость – 14,21 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 8, состав воды хлоридно-натриевый). Были отмечены местонахождения *C. canescens* в Новосибирской обл. и Алтайском крае (Киприянова, 2005; Романов, Киприянова, 2009).

В настоящее время на Западно-Сибирской равнине известно 27 местонахождений *C. canescens* из 23 водных объектов (прил. 2, рис. 15). Все популяции *C. canescens* находятся в пределах степной и лесостепной ботанико-географических зон, для которых характерна самая высокая теплообеспеченность относительно других зон равнины (суммарная солнечная радиация здесь составляет 120–100 ккал/см<sup>2</sup> в год).

Полученные нами материалы свидетельствуют о том, что на Западно-Сибирской равнине вид обитает в озерах и реках в диапазоне глубин от 0,05 до 0,6 м, на серых, темно-серых, реже черных илах, на темно-серых илах с детритом, серых озерных глинах, заиленных песках. Вода в экотопах вида относится к гидрокарбонатному, хлоридно-гидрокарбонатному и хлоридному классам группы натрия. В целом вид был отмечен в широком диапазоне минерализации, включающем как типично пресные, так и среднесолоноватые воды (0,3–8 г/дм<sup>3</sup>). Общая жесткость воды составляла 2,8–67,1 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,4 (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; \*Свириденко, Свириденко, 2013). Вид включен в список охраняемых растений Омской обл. (\*Свириденко, Свириденко, 2015 б).

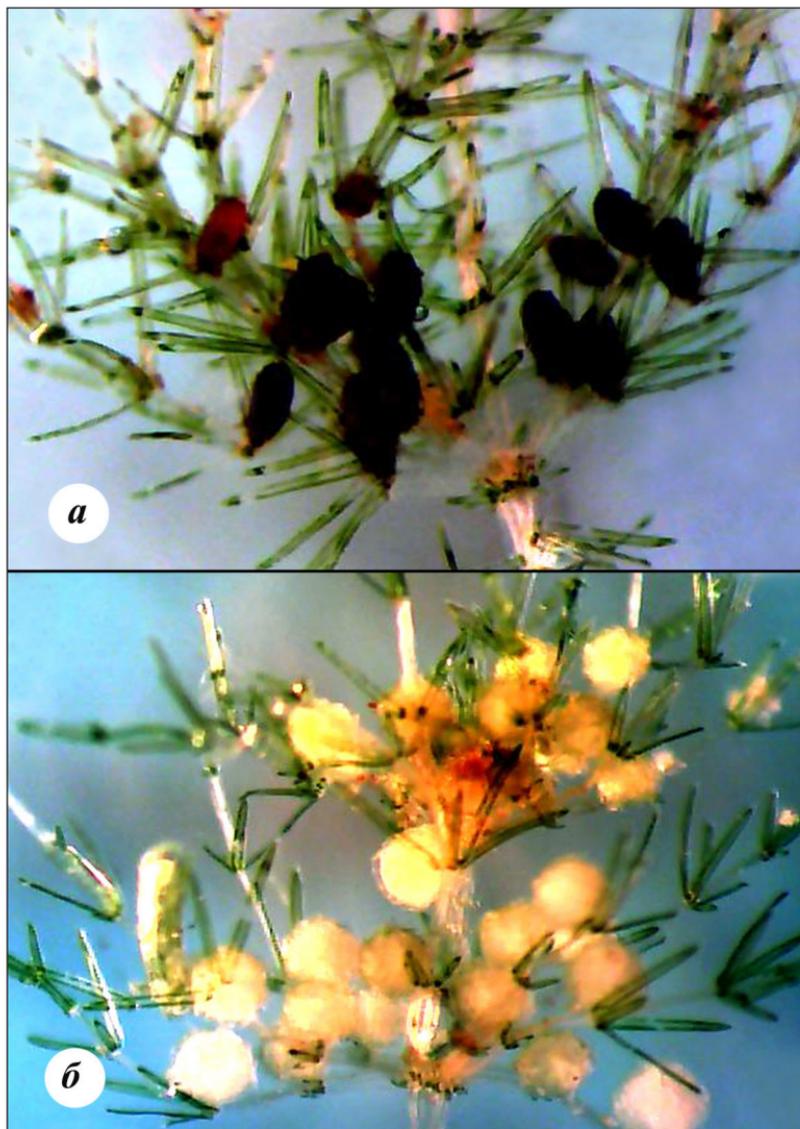


Рис. 3. Фрагменты женского (а) и мужского (б) талломов *Chara capescens* из оз. Улькенборли

Южнее Западно-Сибирской равнины местонахождения *C. capescens* отмечены на Казахском мелкосопочнике в озерах Зеренда (глубина до 1 м, грунт – крупнозернистый

песок, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,20–1,43 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость воды 6,1–7,4 мг-экв/дм<sup>3</sup>), Имантау (глубина 0,1–0,4 м, грунт – заиленный песок, вода хлоридно-гидрокарбонатно-натриевого состава, минерализация 0,90 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990), Жаксы-Жалгызтоу (глубина 0,3–0,4 м, грунт – заиленный песок, вода гидрокарбонатно-кальциевого состава, минерализация 0,49 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 3,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>). Позже вид был отмечен на Баянаульском массиве Казахского мелкосопочника в озерах Жасыбай (глубина 0,1–0,4 м, грунты – черный ил, заиленный песок, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,5 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 4 мг-экв/дм<sup>3</sup>) и Сабындыколь (глубина 0,1–0,7 м, грунты – заиленный песок, черный ил, заиленные камни и гравий, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,2–1,5 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5–7 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 2004; Sviridenko, Sviridenko, 2003). Западнее границы Западно-Сибирской равнины вид *S. canescens* обнаружен на Южном Урале (Вейсберг, Исакова, 2010).

16. ***Chara contraria*** A. Braun – Голлербах, Красавина, 1983 : 136; – *Chara contraria* A. Braun ex Kützing – Krause, 1997 : 83; – *Chara vulgaris* Linnaeus var.  $\alpha$  *vulgaris* f. *contraria* (A. Braun ex Kützing) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icon 7; 1965 : 92. – Хара противоположная (прил. 1, рис. 22, 23).

Космополитный слабосолоновато-пресноводный псаммофилный вид. На Западно-Сибирской равнине вид изредка встречается в озерах и заливах рек в основном в пределах степной и лесостепной зон. На юге лесной зоны обнаружены 2 популяции, одна из которых известна только по литературным данным (Вильгельм, 1930).

Впервые на Западно-Сибирской равнине образцы *S. contraria* были собраны П. Н. Крыловым в 1890 г. в оз. Индерское в Барабинской степи. В 1912 г. Б. Н. Городковым обнаружены популяции *S. contraria* в р. Ик (лесная зона) (бывший Ишимский уезд Тобольской губернии) и в старице р. Ишим (г. Ишим). Эти образцы позже были определены и опубликованы Я. Вильгельмом (1930). Т. Г. Попова (1980) обнаружила *S. contraria* в оз. Малые Чаны (курья Широкая по материалам 1932 г., курья Жилая по материалам 1946 г.).

Также были опубликованы находки *C. contraria* в водных объектах Чановской системы (Сафонова, Ермолаев, 1983).

В 1984–1988 гг. на территории Республики Казахстан нами были обнаружены популяции *C. contraria* в озерах Большой Тарангул, Половинное, Пестрое и в р. Камысакты Северо-Казахстанской обл., в 1994 г. – в р. Иманбурлук (правый приток р. Иртыш) на южной окраине Западно-Сибирской равнины вблизи границы с Казахским мелкосопочником (Свириденко, Свириденко, 1990, 1995). В 2000 г. популяция *C. contraria* обнаружена в степной зоне в озере без названия на юге Омской обл. (\*Свириденко, Свириденко, 2005). В этом водном объекте массовое развитие популяции *C. contraria* отмечено в 2012–2014 гг., при этом проективное покрытие вида достигало 80–100 %. Глубина в экотопах вида составляла 0,1–2 м, грунты – темно-серый ил, заиленные пески, состав воды хлоридно-натриевый, минерализация 1,52–2,01 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 10,10–14,21 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 8–8,3.

В 2013 г. популяция *C. contraria* обнаружена нами в окрестности поселка Алексеевка Любинского р-на Омской обл. (лесостепная зона). Вид отмечен в придорожной канаве на заиленном песке на глубине 0,1–0,5 м. В 2012 г. в лесной зоне К. С. Евженко зарегистрировал популяцию *C. contraria* с проективным покрытием 20 % в оз. Себеляково Тарского р-на Омской обл. (глубина 0,2 м, грунт – опесчаненный ил).

На основании коллекций, собранных ботаниками в 1997–2006 гг., и оригинальных сборов были опубликованы местонахождения *C. contraria* из Новосибирской обл. и Алтайского края, а также сборы А. А. Бабушкина из озер Тюменской обл. (Киприянова, 2005; Романов, Киприянова, 2009; Романов, Николаенко, 2014).

Всего на Западно-Сибирской равнине известно 26 местонахождений *C. contraria* из 24 водных объектов (прил. 2, рис. 16). Суммарная солнечная радиация в западносибирских районах распространения популяций вида составляет 120–95 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Согласно полученным нами материалам, на Западно-Сибирской равнине вид *C. contraria* обитает в озерах и заливах рек преимущественно на глубинах от 0,1 до 0,6 м, редко до 2 м. Вид предпочитает серые, темно-серые, черные илы, отмечен также на заиленных песках, заиленной

почве, редко на песчано-глинистом аллювии. По составу вода в экотопах вида относится к хлоридному и хлоридно-гидрокарбонатному классам группы натрия, минерализация в большинстве экотопов составляет от 0,3 до 0,96 г/дм<sup>3</sup> (типично пресная вода), в отдельных случаях достигает 5,1 г/дм<sup>3</sup> (слабосоленоватая вода). Общая жесткость варьирует в пределах 2,6–32,2 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,3. (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б; 1990, 1995). Вид включен в список охраняемых растений Омской обл. (\*Свириденко, Свириденко, 2015 в).

Южнее границы Западно-Сибирской равнины вид *S. contraria* обнаружен на Казахском мелкосопочнике в озерах Большое Чебачье (глубина 0,1–0,2 м, грунт – серый ил, вода гидрокарбонатно-натриево-магниевая, минерализация 0,67–0,72 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5,5–6 мг-экв/дм<sup>3</sup>), Имантау (глубина 0,2–0,4 м, грунт – заиленный песок, вода хлоридно-гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 0,9 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>), Сабындыколь (глубина 0,1–0,7 м, грунты – заиленный песок, черный ил, заиленные камни и гравий, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,2–1,5 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5–7 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990, 2004). Западнее территории исследований вид известен в водных объектах Южного Урала (Вейсберг, Исакова, 2010). Основные экологические характеристики этих водных объектов находятся в пределах, отмеченных нами в экотопах вида на Западно-Сибирской равнине. Дополнительно по сборам на Казахском мелкосопочнике выявлена возможность обитания *S. contraria* на заиленном гравии и камнях (оз. Сабындыколь) и в воде гидрокарбонатного класса группы магния и натрия (оз. Большое Чебачье).

17. *Chara delicatula* Agardh – Голлербах, Красавина, 1983 : 182; – Krause, 1997 : 89; – *Chara globularis* Thuillier var.  $\beta$  *virgata* f. *virgata* (Kützing) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icones 60, 61; 1965 : 183. – Хара изящная.

Евразийский типично пресноводный псаммопеллофильный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине. Впервые М. М. Голлербах (1940) привел *S. delicatula* в списке видов Иртышского флористического р-на (без указания местонахождений). В 1987 г. *S. delicatula* обнаружена нами

в оз. Пестром в Северо-Казахстанской обл. Республики Казахстан (лесостепная зона). Экоотоп имел глубину 0,1–0,3 м, грунты – пески, серые илы и опесчаненные илы, вода относилась к гидрокарбонатному классу группы натрия, минерализация достигала 0,6 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 4,1 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,2 (Свириденко, Свириденко, 1995).

На юго-восточной окраине Западно-Сибирской равнины в лесостепной зоне известны единичные местонахождения вида в оз. Канонерское (Ильин, 1988) и в степной зоне в пределах Алтайского края (Романов, Киприянова, 2009).

Всего на Западно-Сибирской равнине установлено 3 местонахождения *C. delicatula* (прил. 2, рис. 17). Суммарная солнечная радиация в районах местонахождений вида составляет 105–120 ккал/см<sup>2</sup> в год.

За пределами Западно-Сибирской равнины популяция *C. delicatula* обнаружена в водохранилище № 5 канала Иртыш – Караганда на Казахском мелкосопочнике (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, Зарипов, 1995). Минерализация воды водохранилища составляла 0,29–0,60 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2–2,3 мг-экв/дм<sup>3</sup> (Амиргалиев, 1981).

18. *Chara fischeri* Migula – Голлербах, Красавина, 1983 : 173; – *Chara globularis* var *virgata* f. *fischeri* (Migula) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icon 66; 1965 : 189. – Хара Фишера.

Среднесолоновато-пресноводный псаммопелофильный вид, известный в Средней Азии, Казахстане, редкий на Западно-Сибирской равнине (Голлербах, Красавина, 1983). Известно местонахождение в оз. Кривое Новосибирской обл. (Ермолаев, 1982) (прил. 2, рис. 18).

19. *Chara fragilis* Desvaux – Голлербах, Красавина, 1983 : 178; – *Chara globularis* Thuillier – Krause, 1997 : 87; – Wood, Imahori, 1964 : icones 49, 50; 1965 : 172. – Хара ломкая (прил. 1, рис. 24, 25).

Космополитный слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный вид, нередко встречающийся в водных объектах Западно-Сибирской равнины (самый распространенный вид харовых водорослей на этой территории) (\*Свириденко и др., 2015 б). Большинство обнаруженных популяций *C. fragilis* находится в пределах степной, лесостепной зон и в южной части лесной зоны.

Первые образцы *C. fragilis* (= *C. fragilis* Desv. f. *normalis*

Mig.) были собраны в лесной и лесостепной зонах: П. Н. Крыловым в озере без названия у г. Томска (06.07.1886); М. Ворониным у г. Барнаула (07.08.1891); Н. В. Павловым и С. И. Поповым в р. Лапша бывшей Тобольской губернии (05.1916); О. Зверевой (= *C. fragilis* Desv. f. *macrophylla* Vilh.) в р. Барлак (приток р. Обь) у г. Новосибирска (29.08.1928) (Вильгельм, 1930) и Т. К. Триполитовой (1928) в р. Ушайка у г. Томска. В лесостепной зоне на юго-восточной окраине Западно-Сибирской равнины местонахождения *C. fragilis* обнаружены также В. В. Ильиным (1988) в оз. Канонерское Алтайского края, в степной зоне – В. И. Ермолаевым (1965, 1982) в озерах Студеное, Кривое, Астроным в Новосибирской обл.

В 1982–1994 гг. популяции *C. fragilis* отмечены в Республике Казахстан (озера Большой Тарангул, Башкирское, Загонное, Жаркаин, р. Камысакты) в степной зоне и в нескольких пунктах лесостепной зоны (озера Пестрое, Рыбное, временный водоем у станции Затон) (Свириденко, Свириденко, 1990, 1995). Также в степной зоне С. Б. Нурашов (2003) отметил вид в озерах без названия в окрестностях поселков Акку и Кызылкогам на левобережье р. Иртыш (Павлодарская обл., Республика Казахстан).

В 1998–2010 гг. образцы *C. fragilis* собраны на территории Российской Федерации в различных временных водоемах лесостепной части Омской обл.: в г. Омске и его окрестности, у г. Называевска, а также в верховьях р. Яман (\*Свириденко, Свириденко, 2005).

О. Е. Токарь (2006) отметила вид в старицах по долине р. Ишим у поселков Налимово, Новоселезнево на юге Тюменской обл. Позже был опубликован список местонахождений *C. fragilis* в водных объектах лесостепной зоны в пределах Барабинской низменности на территории Новосибирской обл. и Алтайского края (Романов, Киприянова, 2009).

В южной части лесной зоны одна популяция *C. fragilis* обнаружена О. Е. Токарь в оз. Пахотное Тюменской обл. и 10 популяций отметил К. С. Евженко в озерах Шайтан, Белое, Себеляково, Кривуша и в старичных озерах без названий в окрестностях поселков Юрто-Уйск, Усть-Инцы, Ишеево, Низовое в Омской обл. (\*Свириденко и др., 2009). Самая северная популяция *C. fragilis*, расположенная в средней части лесной зоны, обнаружена А. Л. Васиной в оз. Копаное на

территории Ханты-Мансийского автономного округа Тюменской обл. (Свириденко и др., 2011 г). Были опубликованы также материалы А. А. Бабушкина, собравшего в 1993 г. *C. fragilis* в Тюменской обл. (лесостепная зона) (Романов, Николаенко, 2014). Недавно популяции *C. fragilis* обнаружены нами в степной зоне (Республика Казахстан, Павлодарская обл., водохранилище-охладитель Экибастузской ГРЭС-2, глубина 0,2–0,5 м, грунт – серый ил, 17.09.2012) (Свириденко и др., 2012 в, 2013 б), в лесостепной зоне (Российская Федерация, Омской обл., Любинский р-н, котлован в окрестности поселка Алексеевка, глубина 0,6–1,5 м, грунт – темно-серый ил, состав воды хлоридно-натриевый, минерализация 1,44 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 10,55 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 8,5, 01.07.2015) и в лесной зоне (Омская обл., Муромцевский р-н, пруд в окрестности поселка Бергамак, глубина 0,2–0,8 м, грунт – темно-серый ил, 25.08.2013).

Всего на Западно-Сибирской равнине известно 73 местонахождения *C. fragilis* из 68 водных объектов (прил. 2, рис. 19). Суммарная солнечная радиация в районах распространения этого вида составляет (80)95–110 ккал/см<sup>2</sup> в год (с учетом самой северной популяции).

По нашим данным, на Западно-Сибирской равнине *C. fragilis* обитает в небольших реках, старичных, долинных и водораздельных озерах, во временных и искусственных водоемах (прудах, каналах). Общий диапазон глубин в экотопях вида составляет 0,1–2,9 м, большинство популяций обнаружено на глубинах свыше 0,5 м. На максимальной глубине популяции *C. fragilis* отмечены в озерах Большой Тарангул, Башкирское, Жаркаин (Республика Казахстан) и в оз. Шайтан (Омская обл., Российская Федерация). Вид предпочитает илистые и песчано-илистые грунты (черные, темно-серые, светло-серые, серые илы, заиленные и чистые пески), гораздо реже встречается на глинах, торфе, затопленной почве с иловыми отложениями. По составу вода гидрокарбонатного класса групп кальция, магния, натрия, а также хлоридно-гидрокарбонатного класса группы натрия, реже хлоридного класса группы натрия. Минерализации воды составляет 0,28–3,88 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость находится в пределах 2,2–12,1 г-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–9,2 (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986, 1990, \*Свириденко, Свириденко, 2015 б).

За пределами Западно-Сибирской равнины популяции *C. fragilis* найдены в водохранилище № 5 канала Иртыш – Караганда (состав воды хлоридно-натриевый, минерализация 0,29–0,6 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2–2,3 мг-экв/дм<sup>3</sup>), на Казахском мелкосопочнике в озерах Боровое (глубина 2,5–3 м, грунты – черные илы, вода гидрокарбонатно-кальциевая, минерализация 0,3 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2,7 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–7,6), Жаксы-Жалгызтоу (глубина 0,4–0,6 м, грунты – черный ил, песок, вода гидрокарбонатно-кальциевая, минерализация 0,49 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 3,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>) и Зеренда (глубина 2–3 м, грунт – крупнозернистый песок, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,20–1,43 г/дм<sup>3</sup>, жесткость 6,1–7,4 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990, 1995; Свириденко, Зарипов, 1995). Вид встречается также в озерах Южного Урала (Вейсберг, Исакова, 2010).

20. *Chara kirghisorum* Lessing emend. Hollerbach – Голлербах, Красавина, 1983 : 126; – *Chara vulgaris* Linnaeus var. *γ kirghisorum* f. *kirghisorum* (Lessing emend. Hollerbach) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icon 17; 1965 : 112. – Хара киргизская (прил. 1, рис. 26).

Ареал вида включает запад Азии и восток Европы (Wood, Imahori, 1965). На Азиатском континенте вид известен в Средней Азии, Казахстане, на юге и западе Западной Сибири (Голлербах, Красавина, 1983). Типично пресноводный литопсаммопелофильный вид, редкий на Западно-Сибирской равнине. М. М. Голлербах (1940) включил *C. kirghisorum* в список видов Верхнетобольского флористического р-на без указания местонахождений. К. В. Доброхотова (1953) отмечала распространение *C. kirghisorum* в водоемах вблизи юго-западной окраины Западно-Сибирской равнины в Кустанайской обл. Республики Казахстан.

В степной зоне Западно-Сибирской равнины известно 2 местонахождения этого вида на территории Республики Казахстан вблизи границы с Казахским мелкосопочником: в среднем течении р. Иманбурлук (Кокчетавская обл.) и в водохранилище-охладителе Экибастузской ГРЭС-2 (Павлодарская обл.) (Свириденко, Свириденко, 1995, Свириденко и др. 2012 в, 2013 б) (прил. 2, рис. 20). Суммарная солнечная радиация в районах распространения популяций вида составляет 120 ккал/см<sup>2</sup> в год.

В экотопах *C. kirghisorum* глубина находилась в пределах от 0,1–0,5 м до 2–3 м, грунты были представлены темно-серыми и черными илами, чистыми и заиленными песками, заиленной глиной. Вода имела хлоридно-гидрокарбонатно-натриевый состав, минерализацию 0,4–0,9 г/дм<sup>3</sup>, общую жесткость 3,1–6,5 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8.

За пределами Западно-Сибирской равнины популяции *C. kirghisorum* были найдены на Казахском мелкосопочнике в озерах Большое Чебачье (глубина 4–7 м, грунты – серый ил, заиленные скалы, камни, вода гидрокарбонатно-натриево-магниевая, минерализация 0,67–0,72 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5,5–6 мг-экв/дм<sup>3</sup>), Щучье (глубина 2–7 м, грунт – серый ил, вода гидрокарбонатно-кальциево-натриевая, минерализация 0,3 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,6) и Жаксы-Жалгызтоу (глубина 2–5 м, грунты – камни, гравий, вода гидрокарбонатно-кальциевая, минерализация 0,49 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 3,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990; \*Свириденко, Свириденко 2009, 2014).

21. *Chara neglecta* Hollerbach – Голлербах, Красавина, 1983 : 150. – Хара незамеченная (прил. 1, рис. 27).

Евразийский слабосоленовато-пресноводный псаммопелофильный вид. Редкий на Западно-Сибирской равнине вид, ранее не указанный для этой территории. Нами были обнаружены популяции *C. neglecta* всего в 2 водораздельных озерах степной зоны: оз. Улькенборли Кустанайской обл. и оз. Большой Тарангул Северо-Казахстанской обл. Республики Казахстан (прил. 2, рис. 21). Суммарная солнечная радиация в районе местонахождений популяций вида составляет 100–110 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Экотопы вида в указанных озерах представляли собой залитые прибрежные участки суши в результате повышения уровня воды. Талломы *C. neglecta* были обнаружены на глубине 0,1–0,6 м на серых, темно-серых илах, заиленной почве. Вода в экотопах хлоридно-гидрокарбонатного и хлоридного классов группы натрия, имела минерализацию 0,3–3,61 г/дм<sup>3</sup>, общую жесткость 2,8–19,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,4 (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б, 1990).

Южнее Западно-Сибирской равнины вид отмечен на Казахском мелкосопочнике в озерах Жаксы-Жалгызтоу (глубина 0,2–0,3 м, грунт – серый ил, вода гидрокарбонатно-каль-

циевого состава, минерализация 0,49 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 3,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>) и Имантау (глубина 0,1–0,4 м, грунт – заиленный песок, вода хлоридно-гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 0,9 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990).

22. *Chara schaffneri* (A. Braun) T. F. Allen – Голлербах, Красавина, 1983 : 136; *Chara vulgaris* Linnaeus var. *α vulgaris* f. *schaffneri* (A. Braun) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1965 : 94. – Хара Шаффнера (прил. 1, рис. 28).

Голарктический условно-пресноводный псаммопеллофильный вид, редкий в озерах степной и лесостепной зон Западно-Сибирской равнины. Первые сведения о распространении *C. schaffneri* в степной зоне опубликованы В. И. Ермолаевым (1965, 1982), обнаружившим популяции вида в озерах Студеное и Кривое Новосибирской обл.

В 1983 г. и 1985 г. *C. schaffneri* обнаружена в степной и лесостепной зонах Республики Казахстан в оз. Речное (Кустанайская обл.) и во временном водоеме восточнее оз. Половинное (Северо-Казахстанская обл.) (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б, 1990). В 1999 г. Г. В. Самойлова собрала талломы *C. schaffneri* в пруду г. Омска (\*Свириденко, Свириденко, 2005) (прил. 2, рис. 22).

Всего на Западно-Сибирской равнине известно 5 местонахождений *C. schaffneri*. Суммарная солнечная радиация в районах распространения популяций вида составляет 95–105 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Для экотопов *C. schaffneri* характерны глубины 0,1–0,4 м, темно-серые и черные илистые грунты, как исключение – слабо заиленный техногенный щебень. Вода в экотопах вида гидрокарбонатного и хлоридно-сульфатного классов группы натрия, минерализация 0,3–1,65 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2,8–11,2 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8 (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б, 1990).

За пределами Западно-Сибирской равнины вид в массе отмечен на Казахском мелкосопочнике в оз. Жаксы-Жалгызтоу (глубина 0,4 м, грунты – черный ил, песок, вода гидрокарбонатно-кальциевая, минерализация 0,49 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 3,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>). Единичные особи обнаружены также в оз. Имантау (глубина 0,1–0,4 м, грунт – заиленный песок, вода хлоридно-гидрокарбонатно-натриевая, минера-

лизация 0,9 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990).

23. *Chara tenuispina* A. Braun – Голлербах, Красавина, 1983 : 177; – Krause, 1997 : 104; – *Chara globularis* Thuillier var.  $\zeta$  *tenuispina* (A. Braun) R. D. Wood – Wood, Imahori, 1964 : icon 84; 1965 : 208. – Хара тонкоколючковая (прил. 1, рис. 29).

Евразийский типично пресноводный псаммопеллофильный, редкий на Западно-Сибирской равнине вид. Отмечен нами впервые на этой территории. Вид считался европейским и был отнесен к очень редким представителям отдела Charophyta (Голлербах, Красавина, 1983).

В степной зоне была обнаружена популяция *C. tenuispina* в оз. Большой Тарангул Северо-Казахстанской обл. Республики Казахстан (прил. 2, рис. 23). Суммарная солнечная радиация в районе местонахождения популяции равна 105 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Экотоп глубиной 0,1–0,4 м был образован в результате подъема уровня воды в оз. Большой Тарангул за счет принудительного наполнения по каналу из р. Ишим. Среди грунтов преобладали серый и темно-серый ил, а также затопленная почва. Вода относилась к хлоридно-гидрокарбонатному классу группы натрия, минерализация составляла 0,56–0,67 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость достигала 3,6–4,9 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8 (Свириденко, Свириденко, 1990).

За пределами Западно-Сибирской равнины *C. tenuispina* была отмечена на Казахском мелкосопочнике в оз. Имантау (глубина 0,1–0,4 м, грунт – заиленный песок, вода хлоридно-гидрокарбонатного класса, группы натрия, минерализация 0,90 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>) и в озере без названия в 1 км северо-западнее оз. Жасыбай (\*Свириденко, Свириденко, 2009).

24. *Chara tomentosa* Linnaeus – Голлербах, Красавина, 1983 : 130; – Krause, 1997 : 68; – Wood, Imahori, 1964 : icones 1, 70; 1965 : 68. – Хара войлочная (прил. 1, рис. 30–32).

Космополитный условно-пресноводный эвриэдафильный вид, изредка встречающийся в озерах, заливах рек и водохранилищах степной и лесостепной зон Западно-Сибирской равнины. Первые сведения о *C. tomentosa* в пределах Западно-Сибирской равнины приведены М. М. Голлербахом (1940), которой указал вид для Ишимского флористического

р-на. В работе В. М. Катанской (1970) при общем описании растительности озер указаны местонахождения *S. tomentosa* в оз. Тенгиз Кустанайской обл. (Республика Казахстан) и в озерах Тишково, Окуневское, Тинное, Чистое Курганской обл. Российской Федерации.

Нами вид *S. tomentosa* обнаружен в р. Тобол, Верхнетобольском водохранилище и озерах Сасыкколь, Жаркаин в Кустанайской обл. Республики Казахстан (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990), а также в озерах Ульяновское, Малые Чаны, Большие Чаны в Новосибирской обл. (\*Свириденко, Свириденко, 2004; Свириденко, Юрлов, 2005). Другие популяции *S. tomentosa* обнаружены также в Новосибирской обл. (Романов, Киприянова, 2009).

Всего на Западно-Сибирской равнине известно 15 местонахождений данного вида (прил. 2, рис. 24). Суммарная солнечная радиация в районах распространения *S. tomentosa* составляет 110–120 ккал/см<sup>2</sup> в год.

По нашим данным в водных объектах Западно-Сибирской равнины *S. tomentosa* занимает экотопы с глубиной 0,8–2,5 м, хотя встречается и на меньшей глубине (0,1–0,8 м). Вид способен развиваться на различных грунтах: на гравии с небольшим количеством ила, на чистых и заиленных песках, на затопленной почве с песчаными наносами, на серых, черных и грубодетритных илах, на торфяных тростниковых сплавинах.

Состав воды в экотопах вида хлоридно-гидрокарбонатного класса, группы натрия и кальция, а также хлоридного класса группы натрия. Минерализация воды находилась в пределах 0,43–2,8 г/дм<sup>3</sup>. Общая жесткость составляла 1,6–13,1 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,4 (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б, 1990, \*Свириденко, Свириденко, 2015 а).

За пределами Западно-Сибирской равнины на прилегающих территориях *S. tomentosa* произрастает на Казахском мелкосопочнике в озерах Щучье (глубина 2–7 м, грунты – серый ил, песок, вода гидрокарбонатно-кальциево-натриевого состава, минерализация 0,3 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 2,6 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,6), Большое Чебацье (глубина 0,1–5 м, грунты – заиленный гравий, заиленный песок, серый ил, состав воды гидрокарбонатно-натриево-магниевый, минерализация 0,67–0,72 г/дм<sup>3</sup>, об-

щая жесткость 5,5–6 мг-экв/дм<sup>3</sup>), Зеренда (глубина до 1 м, грунт – песок с грубым детритом, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,2–1,43 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 6,1–7,4 мг-экв/дм<sup>3</sup>), Сабындыколь (глубина 0,1–0,7 м, грунты – заиленный песок, черный ил, заиленные камни и гравий, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,2–1,5 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 5–7 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Свириденко, Свириденко, 1990, 2004). Популяции вида известны также в озерах Южного Урала (Вейсберг, Исакова, 2010).

25. *Chara vulgaris* Linnaeus emend. Wallroth – Голлербах, Красавина, 1983 : 154; – *Chara vulgaris* Linnaeus – Krause, 1997 : 81; – *Chara vulgaris* Linnaeus var. *α vulgaris* f. *vulgaris* (Linnaeus) Wood – Wood, Imahori, 1964 : icon 2; 1965 : 84. – Хара обыкновенная (прил. 1, рис. 33, 34).

Космополитный слабосоленовато-пресноводный псаммопелофильный вид, нередко встречающийся в водных объектах Западно-Сибирской равнины (относится к видам харовых водорослей, наиболее распространенных в степной и лесостепной зонах). Первые сведения о находках *C. vulgaris* на Западно-Сибирской равнине имеются в работе Я. Вильгельма (1930), указавшего этот вид как *C. foetida* A. Br. f. *longibracteata* Mig. в р. Барлак у г. Новосибирска (по сборам О. Иберевой, 29.08.1928) и в г. Ишим (по сборам Б. Н. Городкова, 22.07.1912).

Т. К. Триполитова (1928) опубликовала местонахождения *C. vulgaris* (= *C. foetida* A. Br.) в протоках р. Томь у г. Томска (лесная зона). М. М. Голлербах (1950) по сборам Т. К. Триполитовой за 1928 г. привел местонахождения *C. vulgaris* у поселка Локтевск в Алтайском крае (степная зона) и по сборам Н. Н. Воронихина за 1932 г. – в водоеме г. Ишим (лесостепная зона).

Новые местонахождения *C. vulgaris* были отмечены только в 1982–1987 гг. в водных объектах степной зоны (озера Малый Тарангул, Большой Тарангул, Аксуат, Жаксы-Алаколь, Сарыоба, Кемель, Койбагар, в Верхнетобольском водохранилище, р. Иманбурлук) и лесостепной зоны (оз. Пестрое, временные водоемы у г. Петропавловска) в Республике Казахстан (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990, 1995).

В Российской Федерации позже популяции *C. vulgaris*

обнаружены во временных водоемах лесостепной части Омской обл. (\*Свириденко, Свириденко, 2005). В Новосибирской обл. вид найден в озерах Малые Чаны, Большие Чаны (Свириденко, Юрлов, 2005), а также образцы вида собраны Г. С. Тараном в 2001 г. во временном водоеме в долине р. Ельцовка (\*Свириденко, Свириденко, 2009). На юге Тюменской обл. популяции *C. vulgaris* обнаружены О. Е. Токарь в р. Ишим и его притоках – реках Мысли, Карасуль, Локтинка и старичных озерах (\*Свириденко и др., 2009). В степной зоне известны популяции *C. vulgaris* в озерах в окрестности поселков Акку и Кызылкогам на левобережье р. Иртыш (Павлодарская обл., Республика Казахстан) (Нурашов, 2003).

Также были опубликованы местонахождения *C. vulgaris* в водных объектах Новосибирской обл. и Алтайского края (Романов, Киприянова, 2009). Недавно популяции вида обнаружены в степной зоне (Республика Казахстан, Павлодарская обл., водохранилище-охладитель Экибастузской ГРЭС-2, глубина 0,2–0,5 м, грунт – серый ил, 17.09.2012) (Свириденко и др., 2012 в, 2013 б) и в лесостепной зоне (Омская обл., Омский р-н, старица в окрестности поселка Надеждино, глубина 0,1–0,3 м, грунт – песок, 10.10.2011, Ефремов А. Н.; г. Омск, временный водоем в пойме р. Иртыш в окрестности поселка Николаевка, глубина 0,1–0,4 м, грунт – песок, 08.09.2015, Ефремов А. Н.).

Всего на Западно-Сибирской равнине установлено 57 местонахождений *C. vulgaris* из 52 водных объектов (прил. 2, рис. 25). Все популяции, за исключением одной (в протоке р. Томь), находятся в степной и лесостепной зонах. Суммарная солнечная радиация в районах распространения вида составляет (95)110–120 ккал/см<sup>2</sup> в год.

Полученные нами материалы свидетельствуют о том, что *C. vulgaris* обитает в реках, равнинных озерах, водохранилищах, прудах, старицах и временных водоемах преимущественно в диапазоне глубин до 0,4–0,7 м, иногда на глубине до 1,5–2 м (оз. Аксуат, водохранилище-охладитель Экибастузской ГРЭС-2). Вид предпочитает песчано-илистые грунты (серые, черные, детритные илы, чистые и заиленные пески), редко встречается на глинистом грунте. Экотопы *C. vulgaris* объединяют пресные и слабосолено-

ватые воды гидрокарбонатного класса группы натрия, а также хлоридно-гидрокарбонатного класса групп натрия и кальция, реже хлоридного класса группы натрия с минерализацией 0,30–4,07 г/дм<sup>3</sup>, общей жесткостью в пределах 2,8–37,3 мг-экв/дм<sup>3</sup>, рН = 7,2–8,4 (Свириденко, Свириденко, 1985, 1986 а, б, 1990).

За пределами Западно-Сибирской равнины популяции *C. vulgaris* отмечены в озерах Жаксы-Жалгызтоу (глубина 0,4 м, грунты – черный ил, песок, вода гидрокарбонатно-кальциевая, минерализация 0,49 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 3,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>) и Зеренда (глубина до 1 м, грунт – песок с грубым детритом, вода гидрокарбонатно-натриевая, минерализация 1,20–1,43 г/дм<sup>3</sup>, общая жесткость 6,1–7,4 мг-экв/дм<sup>3</sup>) на Казахском мелкосопочнике (Свириденко, Свириденко, 1990).

### 3.2. Зональное распределение видов

Общие закономерности распространения харовых водорослей на Западно-Сибирской равнине рассматривались в нескольких работах (\*Свириденко, Свириденко, 2010 б, в). Ранее опубликованные сведения и новые данные о распространении харофитов в пределах равнины (Свириденко и др., 2012 в, 2013 б; 2015; \*Свириденко, Свириденко, 2013, 2014, 2015 а; \*Свириденко и др., 2012 а, 2014, 2015 б; Романов, Николаенко, 2014) использованы для составления табл. 1.

Определяющим фактором зонального распределения видов харовых водорослей является изменение теплообеспеченности в широтном направлении. Максимальное число видов харовых водорослей сосредоточено в водных объектах степной (19 видов) и лесостепной (17 видов) зон, для которых характерна самая высокая теплообеспеченность в пределах равнины. Суммарная солнечная радиация здесь составляет 100–120 ккал/см<sup>2</sup> в год (Мячкова, 1983).

В северном направлении с уменьшением теплообеспеченности резко снижается количество видов харофитов. На севере лесной зоны и в лесотундровой зоне харовые водоросли представлены единственным видом *Nitella flexilis*. В тундровой зоне Западно-Сибирской равнины харовые во-

доросли до настоящего времени не обнаружены, хотя при детальном исследовании возможно обнаружение малочисленных популяций некоторых видов и в этой зоне.

Таблица 1  
Сравнение ботанико-географических зон  
Западно-Сибирской равнины по составу  
родов, количеству видов и местонахождений  
харовых водорослей

Ботанико-географическая зона	Роды	Количество	
		видов	местонахождений
Тундровая	–	–	–
Лесотундровая	<i>Nitella</i>	1	1
Лесная	<i>Nitella</i> , <i>Chara</i>	8	40
Лесостепная	<i>Nitella</i> , <i>Chara</i> , <i>Tolypella</i>	17	166
Степная	<i>Nitella</i> , <i>Chara</i> , <i>Tolypella</i> , <i>Nitellopsis</i> , <i>Lamprothamnium</i>	19	121

На основании имеющихся данных отмечена линейная корреляция между показателями теплообеспеченности и количеством видов харовых водорослей (рис. 4), а также между показателями теплообеспеченности и количеством обнаруженных местонахождений харофитов в различных ботанико-географических зонах. Коэффициенты корреляции соответственно равны 0,96 (критерий достоверности  $t = 5,9$ , уровень значимости  $P = 0,01$ ) и 0,83 ( $t = 3,3$ ,  $P = 0,05$ ).

Для оценки сходства видовых составов харовых водорослей из разных ботанико-географических зон построена матрица мер включения и рассчитаны коэффициенты Серенсена-Чекановского ( $K_{s-c}$ ), на основании которых построена дендрограмма (рис. 5) по методу взвешенного среднего арифметического связывания (Айвазян и др., 1974; Семкин, 1987). Степная и лесостепная зоны по сходству видовых составов харовых водорослей объединены в группу на уровне значения  $K_{s-c} = 67\%$ . Эти зоны близки по видовому богатству харовых водорослей (соответственно 19 и 17 видов), но имеют отличия по составу родов и видов.

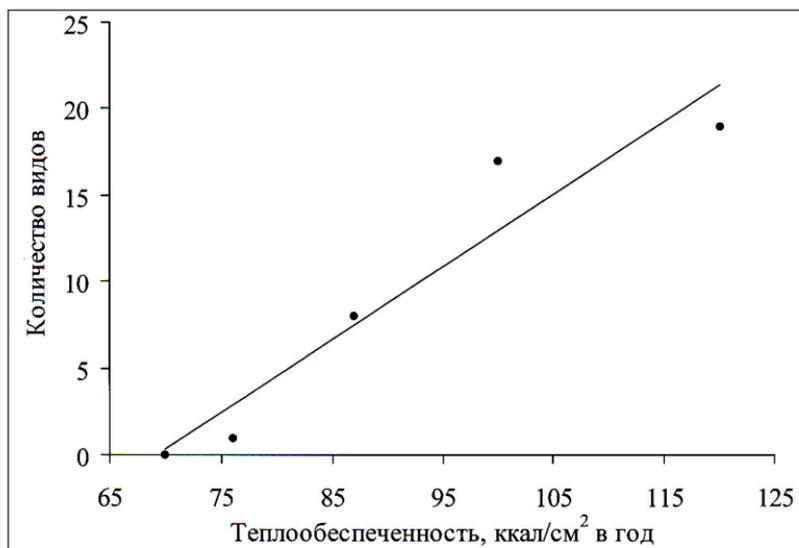


Рис. 4. Регрессия количества видов харовых водорослей от теплообеспеченности ботанико-географических зон Западно-Сибирской равнины

Только в степной зоне известны в настоящее время *Chara kirghisorum*, *C. neglecta*, *C. tenuispina*, *Nitella hyalina*, *Nitellopsis obtusa*, *Lamprothamnium papulosum*, только в лесостепной зоне выявлены *Chara baueri*, *Nitella syncarpa*.

Севернее, на границе между лесостепной и лесной зонами, где суммарная солнечная радиация уменьшается до 95 ккал/см<sup>2</sup> в год, отмечено резкое снижение числа видов харовых водорослей.

Установлено слабое сходство видовых составов харовых водорослей лесостепной и лесной зон на уровне значения  $K_{s-c} = 54\%$ . Отчетливая экологическая граница выявлена по изолинии суммарной солнечной радиации 85 ккал/см<sup>2</sup> в год, за которую распространение харофитов практически полностью прекращается.

Значение  $K_{s-c}$  при сравнении видовых составов харовых водорослей южных зон (степной и лесостепной) с лесотундровой зоной Западно-Сибирской равнины снижается до 28 %, что указывает уже на значительное отличие сравниваемых флористических выборок.

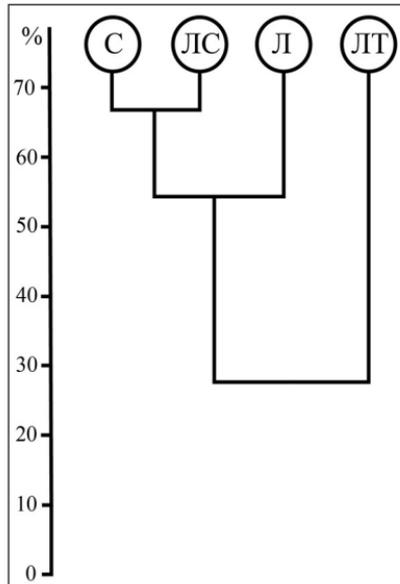


Рис. 5. Дендрограмма сходства видовых составов харовых водорослей ботанико-географических зон Западно-Сибирской равнины.  
По оси ординат –  $K_{s-c}$

Распределение харовых водорослей по ботанико-географическим зонам Западно-Сибирской равнины имеет следующие особенности. В южных районах в среднем только в 1 из 10–15 обследованных водных объектов отмечены харовые водоросли. В подавляющем большинстве случаев в 1 таком водном объекте существует 1–2 вида харофитов. Повышенным видовым разнообразием отличаются немногие водные объекты: оз. Большие Чаны в Новосибирской обл. Российской Федерации (4 вида), а также оз. Большой Тарангул (9 видов) и р. Иманбурлук (4 вида) в Республике Казахстан. В северном направлении относительная встречаемость харофитов на Западно-Сибирской равнине уменьшается (1 популяция на 20–40 обследованных водных объектов).

Такое заметное снижение видового разнообразия и относительной встречаемости харофитов от южных границ Западно-Сибирской равнины в северном направлении в целом отражает основной путь миграции видов водных рас-

тений на эту территорию. В настоящее время Западно-Сибирская равнина относится к числу регионов, отличающихся большим разнообразием водных объектов по ведущим гидрохимическим параметрам. Особенно разнообразны по составу растворенных солей, уровням минерализации и жесткости поверхностные воды степной и лесостепной ботанико-географических зон. Высокая динамика общей увлажненности юга Западно-Сибирской равнины определяет весьма динамичный гидрологический и гидрохимический режим водных объектов, которые имеют преимущественно атмосферное питание. В ходе сезонных, многолетних и вековых циклов общей увлажненности местные водные объекты и их основные среды (водная, грунтовая) неоднократно проходят контрастные стадии развития. В многоводные фазы трансгрессивно-регрессивных циклов при высоких уровнях происходит распреснение воды и обогащение грунтов органическим веществом, в маловодные фазы при обмелениях (до полного высыхания) отмечают осолонение воды и минерализацию органического вещества в грунтах. При этом режиме значительные акватории существуют временно (периодически пересыхают), что приводит к формированию в этих гидроэкотопах несбалансированных растительных группировок (проценозов), характерных для начальных стадий циклических сукцессий. Значительное разнообразие гидроэкотопов обеспечивает возможность вселения новых видов растений в местные водные объекты.

Территория Западно-Сибирской равнины заселена широкоареальными видами растений, что определяет миграционный тип и молодой возраст региональной флоры. Это общеизвестное положение полностью относится и к такому парциальному элементу западносибирской флоры, как водная флора, сформированная макроскопическими гидрофильными растениями – гидромакрофитами. В ходе специального изучения этой группы растений в водных объектах Западно-Сибирской равнины были отмечены локальные популяции многих видов макроскопических водорослей, как правило, также широкоареальных, но ранее не указанных для этого региона или обнаруженных только в единичных пунктах. Из отдела Charophyta к таким видам следует отнести *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. syncarpa*, *Tolypella*

*prolifera*, *Nitellopsis obtusa*, *Lamprothamnium papulosum*, *Chara altaica*, *C. aspera*, *C. baueri*, *C. braunii*, *C. canescens*, *C. delicatula*, *C. neglecta*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *C. vulgaris*. Эти виды представлены часто малочисленными, временными, спорадически встречающимися популяциями в эфемерных гидроэктопах, занятых несбалансированными растительными группировками. Относительно стабильные в многолетнем плане, но также ограниченно распространенные популяции *Nitella hyalina*, *N. mucronata*, *Chara aculeolata*, *C. fragilis*, *C. tomentosa*, *C. contraria*, *C. kirghisorum* отмечены преимущественно по южной окраине Западно-Сибирской равнины. Установленная особенность зонального распределения харовых водорослей указывает на естественную миграцию видов на территорию Западно-Сибирской равнины, не связанную с антропоической деятельностью и активно протекающую в современную эпоху.

## Глава 4

# ЭКОЛОГИЯ ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

### 4.1. Распределение видов по глубине экотопов

Харовые водоросли – прикрепленные к донному грунту ризоидами (или факультативно безризоидные) растения. Растительные сообщества с участием харофитов обычно формируются в виде полос вдоль береговой линии водных объектов. При небольших глубинах водного объекта они могут развиваться по всей поверхности дна. Считается, что харовые водоросли могут довольствоваться умеренным освещением, благодаря чему способны расти на значительной глубине (Лепнева, 1950; Доброхотова, 1953; Плотников, 1979). В различных регионах при высокой прозрачности воды отмечали вегетацию харофитов на глубине до 7–13,5 м (Лепнева, 1950; Шаркинене, Транаускайте, 1973; Кокин, 1982; Свириденко, Свириденко, 1995). В горных озерах харовые водоросли были отмечены даже на глубине до 30–50 м (Лепнева, 1950; Шоякубов, 1973; Таубаев, 1979; Голлербах, Красавина, 1983; Krause, 1997).

На Западно-Сибирской равнине в условиях низкой прозрачности поверхностных вод максимальная глубина распространения харовых водорослей не превышает 3,5 м, в большинстве экотопов виды обитают на глубине до 0,6 м (рис. 6). Ограничивающим фактором распространения видов харовых водорослей на более значительные глубины является низкая прозрачность воды, связанная с наличием минеральных и органических взвесей, а также с развитием планктона. Полевые исследования на Западно-Сибирской равнине показали, что прозрачность местных мелководных водоемов (с глубиной до 3 м) в летнее время обычно составляет 0,2–0,9 м (по белому диску Секки), цвет воды соответствует номерам XII–XVIII по шкале Фореля-Уле (желтовато-зеленый, бурый с зеленоватым оттенком, буровато-желтый, бурый).

Отдельные озера (оз. Малый Тарангул в Республике Казахстан) имели цвет воды светлозеленовато-голубой (номер

VII). В наиболее глубоких водных объектах (Верхнетобольское водохранилище, глубина 19 м) прозрачность достигала 1,9–5,8 м, цвет воды был желтовато-зеленый (номер XII).

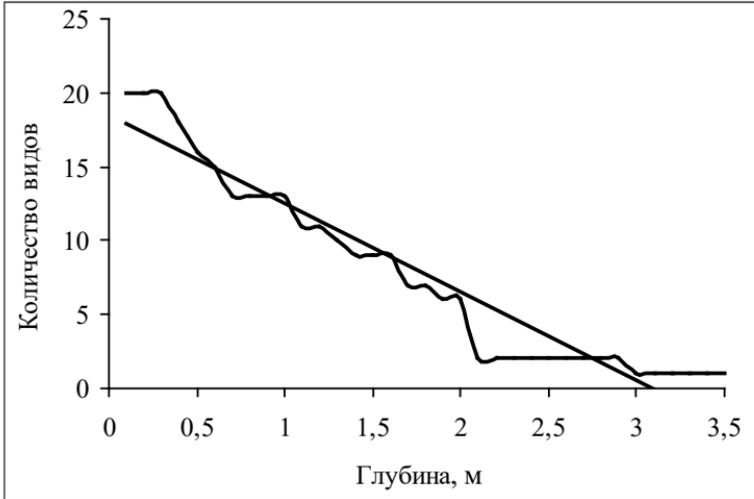


Рис. 6. Распределение количества видов харовых водорослей по глубине экотопов в водных объектах Западно-Сибирской равнины. Ломаная линия – эмпирические данные, прямая линия – тренд

Отмечено, что при низкой прозрачности воды харовые водоросли занимали участки дна в пределах глубин, не превышающих 0,1–1,9 значений прозрачности по диску Секки. В среднем глубина распространения видов харофитов ограничивается величиной, составляющей 0,7 значений прозрачности воды (Свириденко, Свириденко, 1985).

В водных объектах Западно-Сибирской равнины отмечено распространение *Chara delicatula*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *C. baueri*, *C. canescens*, *C. neglecta*, *Lamprothamnium papulosum*, *Nitella confervacea* до глубины 0,3–0,6 м. Виды *Chara braunii*, *C. aspera*, *C. altaica*, *C. tomentosa*, *Nitella syncarpa*, *N. flexilis*, *Nitellopsis obtusa* распространялись до глубины 1–1,6 м, *Nitella hyalina*, *Chara aculeolata*, *C. contraria*, *C. vulgaris*, *C. kirghisorum*, *C. fragilis*, *Tolypella prolifera* – до 1,3–2,9 м, *Nitella mucronata* – до 3,5 м.

Большинство популяций харовых водорослей Западно-Сибирской равнины (76,5 %) были обнаружены в экотопах с

глубинами до 0,6 м, в том числе 37 % популяций встречены на глубинах до 0,3 м. В пределах глубин до 1–2 м отмечено 30 % популяций, на глубине более 2 м – 3,3 % популяций.

За пределами Западно-Сибирской равнины в озерах Казахского мелкосопочника с высокой прозрачностью воды (4–7 м) были обнаружены следующие виды: *Nitellopsis obtusa* – на глубине 2,5 м, *Chara aspera* – 2–5 м, *C. kirghisorum*, *C. tomentosa* и *Nitella flexilis* – до 5–7 м. Эти данные подтверждают способность указанных видов развиваться на больших глубинах при условии высокой прозрачности воды (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990).

От глубины экотопов зависит величина гидродинамического воздействия на талломы водорослей. К ветровым и гравитационным течениям харофиты относятся отрицательно, что определяется недостаточной гибкостью и прочностью талломов. Виды харовых водорослей преимущественно развиваются в условиях умеренной волновой деятельности и при слабом течении, оптимальными являются слабопроточные водоемы (Костин, Шоякубов, 1973; Костин, 1987). На малых глубинах в результате волновой деятельности происходит обрыв частей таллома, растения вырываются из грунта или замываются аллювием. На глубинах более 2 м происходит лишь незначительное движение водных масс, не оказывающее губительного действия на гидромакрофиты (Демченко, 1948; Катанская, 1986).

При изучении популяций видов харовых водорослей на Западно-Сибирской равнине неоднократно было отмечено, что в зависимости от гидродинамических условий габитус талломов существенно менялся. Например, в защищенных от ветровой деятельности заливах в оз. Улькенборли (степная зона, Республика Казахстан) талломы *C. canescens* отличались более значительными размерами (до 40 см) и слабо развитыми ризоидами (рис. 7, а).

Напротив, в открытых для волновой деятельности участках акватории в оз. Половинное (лесостепная зона, Республика Казахстан) на глубине до 0,2 м формировались компактные низкие (5–7 см) талломы *Chara canescens* с хорошо развитой системой ризоидов (рис. 7, б). Известны другие примеры значительной морфологической изменчивости этого вида (Langangen, 1993).

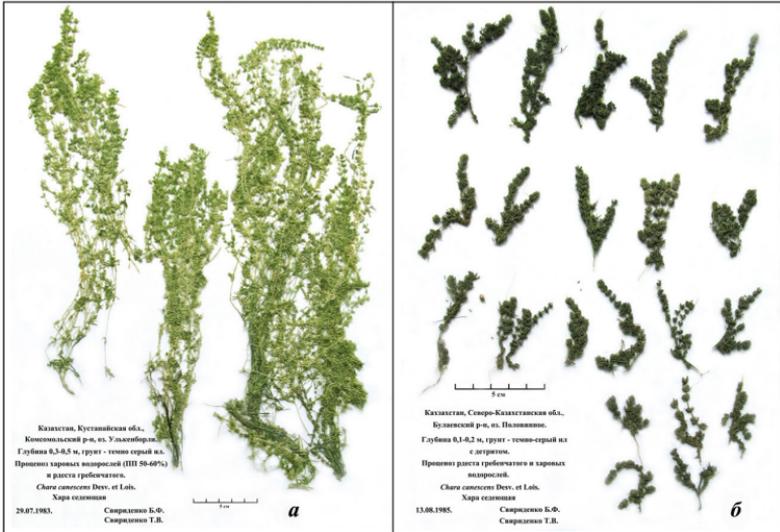


Рис. 7. Различия габитуса талломов *Chara canescens* из оз. Улькенборли (а) и оз. Половинное (б)

Другой вид *Chara fragilis* на глубине до 2,5–2,9 м (оз. Башкирское, Республика Казахстан) имел талломы высотой 1–1,5 м (рис. 8, а).

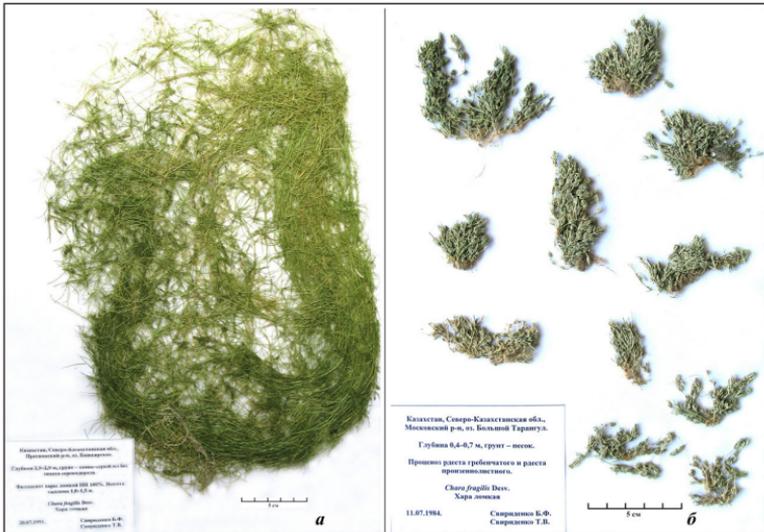


Рис. 8. Различия габитуса талломов *Chara fragilis* из оз. Башкирское (а) и оз. Большой Тарангул (б)

В диапазоне глубин 0,4–0,7 м в полосе значительного волнового воздействия на донные грунты и гидромacroфиты, формировались компактные талломы этого вида (оз. Большой Тарангул, Республика Казахстан) (рис. 8, б). Вероятно, именно эта форма *C. fragilis*, формирующаяся в специфических экологических условиях, принимается за самостоятельный вид *C. arcuatifolia* Vilh.

#### 4.2. Отношение видов к грунтам

Донные грунты – одна из важных составляющих сред в экотопах харовых водорослей. Состав грунтов оказывает значительное влияние на химический состав воды, поскольку донные грунты как аккумуляторы минеральных и органических веществ обеспечивают поступление биогенных химических элементов в воду (Кузнецов, 1970; Шаркинене, Транаускайте, 1973). Большое значение для развития харовых водорослей имеет механический состав и подвижность грунтов, так как в верхних слоях грунта располагаются ризоиды, обеспечивающие закрепление талломов. На поверхности и в верхних слоях донных отложений сохраняются зимующие специализированные структуры вегетативного размножения харовых водорослей, проходит период покоя ооспор и их прорастание.

Харовые водоросли обитают в довольно широком диапазоне грунтовых типов: от каменистых грунтов до сапропелевых отложений. Реже всего харовые водоросли встречаются на голом каменистом грунте (скалах, гравии). В то же время известны примеры обитания харофитов на искусственном цементном субстрате (Шаркинене, Транаускайте, 1973). Иногда харовые водоросли развиваются на торфах (Шаркинене, Транаускайте, 1973; Свириденко, Свириденко, 1985).

Наиболее распространенными типами грунтов в экотопах харофитов являются илистые грунты и различные мелкофракционные минеральные грунты (песок, суглинок, глина), реже эти водоросли отмечены на растительном детрите и затопленной почве (почвогрунтах) различной степени заиления (Свириденко, Свириденко, 1990, 1995, 2004; Langangen, 1993; Патова и др., 2008). Отмечено, что при

наличии мощной иловой толщи, где конкурирующие сосудистые водные растения укореняться не могут, харофиты закрепляются ризоидами в верхних слоях донных отложений (Доброхотова, 1953) или образуют безризоидные жизненные формы, погруженные в донные илы основаниями талломов (\*Свириденко, Свириденко, 2010 а).

Харовые водоросли вносят существенный вклад в формирование донных осадков. Развиваясь в большом количестве, их талломы образуют плотную фильтрационную решетку, задерживая взвешенные в воде частицы. В водах с высоким содержанием гидрокарбоната кальция харовые водоросли в процессе метаболизма переводят растворимый гидрокарбонат в нерастворимый карбонат, инкрустирующий их талломы. При отмирании водорослей карбонат кальция откладывается на дне, где при больших естественных скоплениях остатков формируется харовый мергель (Доброхотова, 1953; Голлербах, Красавина, 1983). По сведениям П. И. Бурдыко (1973), мощность карбонатных отложений в харовых озерах Европы достигает 5–10 м, а содержание кальция (в пересчете на CaO) составляет до 50 %. Покрытые карбонатом кальция (обызвествленные) талломы харофитов и их фоссилизированные ооспоры (гирогониты) мелового периода образовали известковую породу – хароцит (Кянсеп-Ромашкина, 1967, 1977).

На Западно-Сибирской равнине экотопы харовых водорослей также характеризуются достаточно большим разнообразием грунтов, которые можно отнести к следующим типам: пески (крупнозернистые, мелкозернистые), глины (суглинки, илистые глины), илы (светло-серые, серые, темно-серые, черные, бурые детритные), торф. В приведенном ряду эти типы расположены в порядке увеличения доли органических веществ, причем крайние типы отличаются максимальной крупностью частиц: в начале ряда – минеральных (крупнозернистые, мелкозернистые пески), в конце – органических (тонко- и грубодетритные илы, торф). Для более точной характеристики отношения харофитов к условиям грунтовой среды были приняты во внимание материалы, полученные за пределами Западно-Сибирской равнины при исследовании водных объектов Казахского мелкосопочника, где харофиты отмечены также на круп-

нофракционных минеральных грунтах – гравии, камнях, подводных скалах (Свириденко, Свириденко 1985, 1990, 1995, 2009; Свириденко, Зарипов, 1995; Свириденко, 2000). Минеральные грунты в водных объектах нередко перекрываются илистыми фракциями небольшой мощности (заиленные камни, заиленный гравий или песок). Кроме того, харофиты были отмечены на почвогрунтах – затопленной почве, иногда слабо перекрытой иловым или песчаным аллювием. При оценке толерантности видов харовых водорослей к грунтам рассмотрены все типы экотопов, исследованные на Западно-Сибирской равнине и Казахском мелкосопочнике. Эдафические оптимумы оценивались по наиболее массовому развитию видов.

Большинство видов харовых водорослей Западно-Сибирской равнины предпочитают развиваться на илистых, песчаных и илисто-песчаных грунтах. Максимальное число экотопов харофитов характеризуется именно илистыми грунтами (более 54 %) (рис. 9). Илы, обеспечивающие благоприятные условия для развития ризоидов, наиболее богаты биогенными химическими элементами. Мощность илов в экотопах харовых водорослей составляет до 0,2–0,5 м, иногда до 1 м. Цвет илов светло-серый, серый, темно-серый, черный, бурый в зависимости от количества органических веществ и активности деструкционных процессов. В наиболее обводненных тонкодетритных илах, в условиях бескислородной среды были отмечены безризоидные формы харовых водорослей (*Chara fragilis* в оз. Башкирское и *C. tomentosa* в озерах Жаркаин, Сасыкколь, Большие Чаны).

На илистых грунтах (светло-серых, серых, темно-серых и черных илах) обнаружены виды *Nitella confernacea*, *N. flexilis*, *N. hyalina*, *N. mucronata*, *N. syncarpa*, *Nitellopsis obtusa*, *Tolypella prolifera*, *Chara altaica*, *C. aspera*, *C. braunii*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. delicatula*, *C. fragilis*, *C. kirghisorum*, *C. neglecta*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*.

На детритных илах отмечены только 3 вида: *Nitella mucronata*, *Chara tomentosa*, *C. vulgaris*, на илах с небольшим содержанием песка – *Lamprothamnium papulosum* и *Chara aculeolata*.

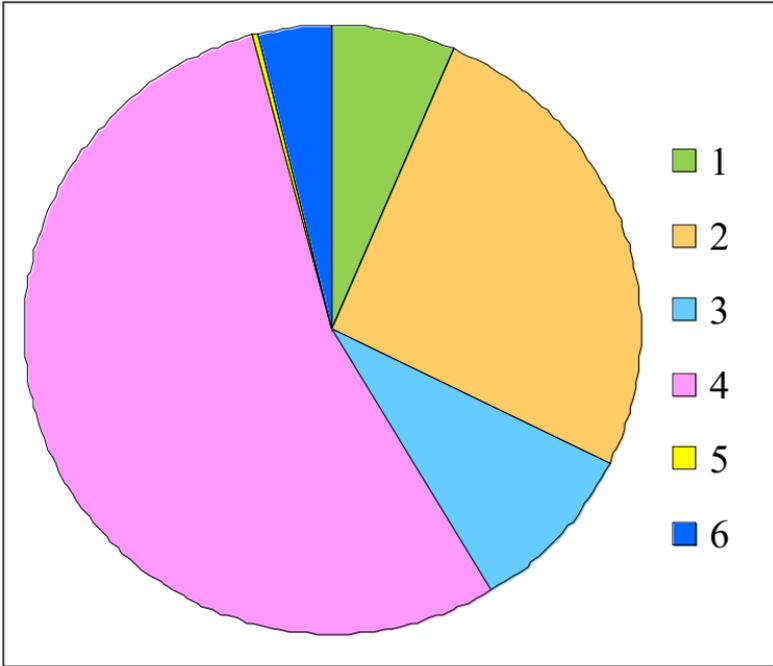


Рис. 9. Распределение экотопов харовых водорослей Западно-Сибирской равнины и Казахского мелкосопочника по типам грунтов. Грунты: 1 – камни, 2 – пески, 3 – глины, 4 – илы, 5 – торф, 6 – почвы

Около 26 % от числа рассмотренных экотопов харовых водорослей характеризовались песчаными грунтами. В верхних слоях песчаных отложений развиваются ризоиды, обеспечивая закрепление талломов. На чистых песках без заметного илистого слоя обнаружены *Chara aspera*, *C. altaica*, *C. braunii*, *C. canescens*, *C. delicatula*, *C. fragilis*, *C. schaffneri*, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*, *Nitella hyalina*, *Nitellopsis obtusa*. Вуды *Nitella confervacea*, *Tolypella prolifera*, *Chara contraria*, *C. kirghisorum*, *C. neglecta*, *C. tenuispina* отмечены на песках с небольшим слоем ила. Илы и пески обычно перемещаются при движении водных масс и закрывают нижние части талломов, при этом в их узлах, перекрытых осадками, формируются новые ризоиды.

До 9 % от числа экотопов харофитов имели глинистые грунты. На плотных глинистых грунтах в условиях значи-

тельной волновой деятельности закрепляющая функция ризоидов резко возрастает. В таких экотопах отмечено формирование компактных низких талломов с развитой системой ризоидов. На плотных глинах, иногда перекрытых тонким слоем илестых отложений, отмечены виды *Nitella hyalina*, *Tolypella prolifera*, *Chara aspera*, *C. canescens*, *C. fragilis*, *C. kirghisorum*, *C. vulgaris*. Виды *Nitella mucronata*, *Chara braunii*, *C. contraria* встречаются на заиленных глинах и песчано-глинистых грунтах.

Каменистые грунты характерны для экотопов харовых водорослей на Казахском мелкосопочнике за пределами Западно-Сибирской равнины. На них отмечено ограниченное число видов (*Chara braunii*, *C. kirghisorum*, *C. tomentosa*, редко *C. altaica*, *C. aspera*, *C. canescens*, *C. contraria*). На почвогрунтах, то есть на затопленной почве без заметных следов водной трансформации (до 4 % экотопов), обнаружены виды *Nitella confervacea*, *Tolypella prolifera*, *Chara baueri*, *C. braunii*, *C. contraria*, *C. fragilis*, *C. neglecta* и *C. tenuispina*.

При анализе отношения видов харовых водорослей к грунтам выделено 4 эдафотолерантные группы, связанные экологическим континуумом (рис. 10).

В группу пелобионтов объединены типичные обитатели тонкодетритных светло-серых, серых, темно-серых, черных илов (*Nitella flexilis*, *N. confervacea*, *N. mucronata*, *N. syncarpa*, *Tolypella prolifera*). Группа псаммопелофилов включает виды, произрастающие на тонкодетритных органических илах и более бедных органическим веществом минеральных грунтах (песках, глинах, суглинках, чистых и разной степени заиления): *Nitella hyalina*, *N. gracilis*, *Nitellopsis obtusa*, *Lamprothamnium papulosum*, *Chara aculeolata*, *C. altaica*, *C. aspera*, *C. baueri*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. delicatula*, *C. fragilis*, *C. neglecta*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *C. vulgaris*.

Группа литопсаммопелофилов объединяет виды *Chara braunii* и *C. kirghisorum*, развивающиеся на камнях и гравии (без видимых иловых отложений или с тонким слоем ила), а также на песчаных грунтах, заиленных глинах и илах.

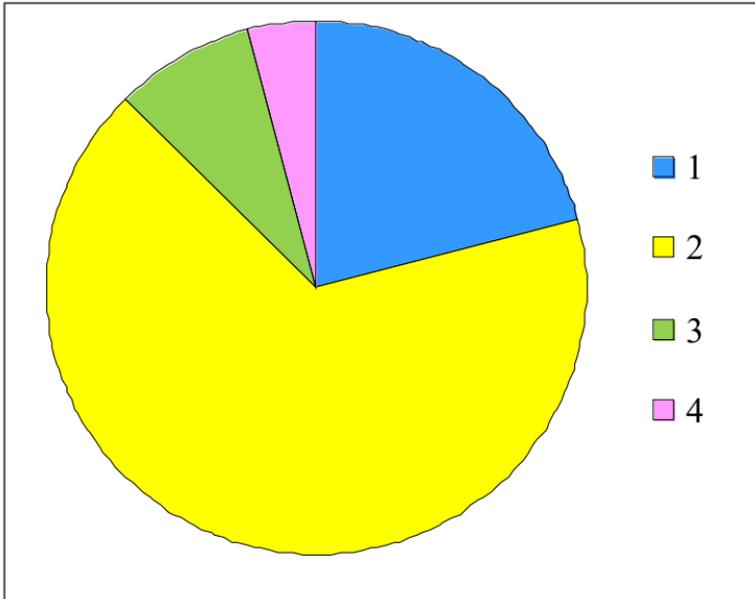


Рис. 10. Соотношение эдафотолерантных групп харовых водорослей Западно-Сибирской равнины. Группы: 1 – пелобионтная, 2 – псаммопелофильная, 3 – литопсаммопелофильная, 4 – эвриэдафильная

Эвриэдафильная группа представлена видом *Chara tomentosa*, который отмечен в широком диапазоне грунтовых типов – от крупнофракционных минеральных до крупнофракционных органических (на заиленных скалах, камнях и гравии, на чистых и заиленных песках, на серых, черных и бурых грубодетритных илах, торфе, на почвогрунтах).

#### 4.3. Отношение видов к минерализации, жесткости и рН воды

Одним из главных абиотических факторов, воздействующих на водные растения, является минерализация (соленость) воды (Федченко, 1949; Шенников, 1950; Поляков, 1933, 1952; Gessner, 1955, 1959; Богдановская-Гиенэф, 1974; Катанская, 1975, 1979, 1981; Кокин, 1982; Доброхотова и др., 1982). В естественных условиях вода не встречается в химически

чистом виде, так как в ней обычно растворены минеральные соли и другие вещества, с которыми она соприкасается в процессе своего кругооборота (Алекин, 1970; Шишкина, 1974). Минеральную часть воды составляют так называемые главные (основные) ионы  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ . Сумма основных ионов (минерализация, соленость) для континентальных вод обычно выражается в  $\text{мг/дм}^3$  ( $\text{г/дм}^3$ ) (Справочник..., 1989). Ранее величину минерализации выражали в  $\text{мг/л}$  ( $\text{г/л}$ ), что, хотя и не тождественно, но близко современным единицам измерения.

Для обитания гидромакрофитов пригодна как очень пресная вода, так и насыщенная солями. Однако в природе редки виды, способные жить в очень широком диапазоне минерализации вод. Каждый вид находит условия для своего существования только в определенной, достаточно узкой части этого диапазона. Способность организмов (видов) жить в конкретном диапазоне минерализации вод названа солевыносливостью, или галотолерантностью.

Для континентальных водоемов установлена общая закономерность, которая выражается в обеднении видового состава гидромакрофитов при повышении минерализации воды (Поляков, 1952; Воронихин, 1953; Катанская, 1970, 1975; Шехов, 1974; Петрова, 1978).

Существуют разные классификации поверхностных вод по минерализации. По О. А. Алекину (1970), воды с минерализацией до  $1 \text{ г/дм}^3$  считаются пресными, от  $1$  до  $25 \text{ г/дм}^3$  – солоноватыми, свыше  $25 \text{ г/дм}^3$  – соляными. В пределах солоноватых вод выделяют также группу условно-пресных вод с минерализацией  $1\text{--}3 \text{ г/дм}^3$  (Лезин, 1982). Кроме того, для оценки распределения гидромакрофитов в диапазоне минерализации  $3\text{--}25 \text{ г/дм}^3$  дополнительно выделяют 3 подгруппы солоноватых вод: слабо-, средне- и сильносолонатовую (Свириденко, 2000). В настоящее время более детально классифицируют в разной степени маломинерализованные воды, выделяя категорию ультрапресных вод, широко представленных в северной половине Западно-Сибирской равнины (Справочник..., 1989). В монографии принимаем следующую градацию поверхностных вод по минерализации для выражения галотолерантности харовых водорослей (табл. 2).

Ранее были опубликованы первичные данные по солевыносливости 14 видов харовых водорослей (Свириденко, Свириденко, 1986 а, б, Свириденко, 2000), полученные на юге Западно-Сибирской равнины, где химический состав поверхностных вод варьирует в очень широких пределах.

Таблица 2

Подразделение поверхностных вод  
Западно-Сибирской равнины по минерализации

Группа вод	Подгруппа вод	Минерализация, г/дм <sup>3</sup>
Пресная	ультрапресная	до 0,2
	типично пресная	0,2–1
Условно-пресная	условно-пресная	1,1–3
Солоноватая	слабосоленоватая	3,1–5
	среднесолоноватая	5,1–8
	сильносолоноватая	8,1–25
Соляная	соляная	более 25

В связи с особенностью этого региона удалось наиболее полно выявить диапазон минерализации и жесткости воды в экотопах этих видов. Более поздние данные по солевыносливости харофитов, полученные разными авторами, лишь подтверждали выявленную закономерность, не меняя установленных диапазоны.

В результате анализа собственных материалов было отмечено, что континентальноводные макроскопические растения образуют 2 совокупности видов, которые названы пресноводным и соляноводным флористическими комплексами (Свириденко, Свириденко, 1986 а, б; Свириденко, 2000). Естественной экологической границей между данными комплексами является узкий диапазон минерализации, получивший в гидробиологической литературе название критической солености (Хлебович, 1974). Согласно концепции критической солености, в воде океанического состава соленость около 5–8 г/дм<sup>3</sup> представляет собой универсальный барьер, разделяющий биологические процессы разной направленности или интенсивности. Особая роль барьера критической солености объясняется резкими изменениями в этом диапазоне физико-химических свойств среды. Кри-

тическая соленость является границей распространения организмов с различной осморегуляторной способностью. Считается установленным, что по обе стороны узкой зоны солености 5–8 г/дм<sup>3</sup> развиваются различные фаунистические комплексы (пресноводный и морской), по-разному протекают обменные процессы в организмах и тканях, а многие важнейшие макромолекулярные вещества имеют различную структуру (Хлебович, 1974; Федоров, Гильманов, 1980).

Барьерная роль солености 5–8 г/дм<sup>3</sup> отчетливо проявляется только в водах с океаническим составом солей. В водах другого состава отмечено некоторое смещение диапазона критической солености в сторону более высоких концентраций и одновременное увеличение интервала между его крайними точками (Карпевич, 1975; Аладин, 1983). Это явление имеет место в поверхностных водах южной части Западно-Сибирской равнины, отличающейся широким разнообразием по концентрации и составу растворенных солей. Поэтому обобщенная «зона стыка» видов пресноводного и соляноводного флористических комплексов в местных водных объектах охватывает диапазон минерализации 8–15 г/дм<sup>3</sup>, то есть расположена в сильносоленоватых водах. Критическая соленость в пределах этой зоны сдвигается в ту или другую сторону в зависимости от состава воды в конкретном водоеме. Таким образом, результаты анализа солевыносливости гидромакрофитов укладываются в общебиологическое содержание концепции критической солености, разработанной в целом на примере животных объектов. При минерализации меньше 8–15 г/дм<sup>3</sup> отмечается максимум видов пресноводного комплекса. Соответственно, при минерализации выше 8–15 г/дм<sup>3</sup> располагается максимум видов соляноводного комплекса. Виды, составляющие каждый из этих комплексов, практически не встречаются совместно, поскольку критическая соленость (диапазон 8–15 г/дм<sup>3</sup>) является для них одинаково неблагоприятной. В водоемах с такой минерализацией обычно наблюдается минимальное число видов, представленных малопродуктивными популяциями (Свириденко, 2000).

Большинство видов харовых водорослей обитает в маломинерализованных водах, на основании чего они были

отнесены к пресноводному флористическому комплексу. В данный комплекс входят виды, обитающие преимущественно в пресных водах (при минерализации до 3 г/дм<sup>3</sup>), но выдерживающие минерализацию слабосоленоватых вод (до 5 г/дм<sup>3</sup>), или даже среднесоленоватых вод (до 8–15 г/дм<sup>3</sup>). Поэтому в данном комплексе были выделены группы ультрапресноводных, типично пресноводных, условно-пресноводных, слабосоленовато-пресноводных и среднесоленовато-пресноводных видов.

Соляноводный флористический комплекс, виды которого встречаются в соленоватых и соляных водах, представлены среднесоленовато-соляноводной группой (Свириденко, 2000; \*Свириденко, Свириденко, 2012) (рис. 11).

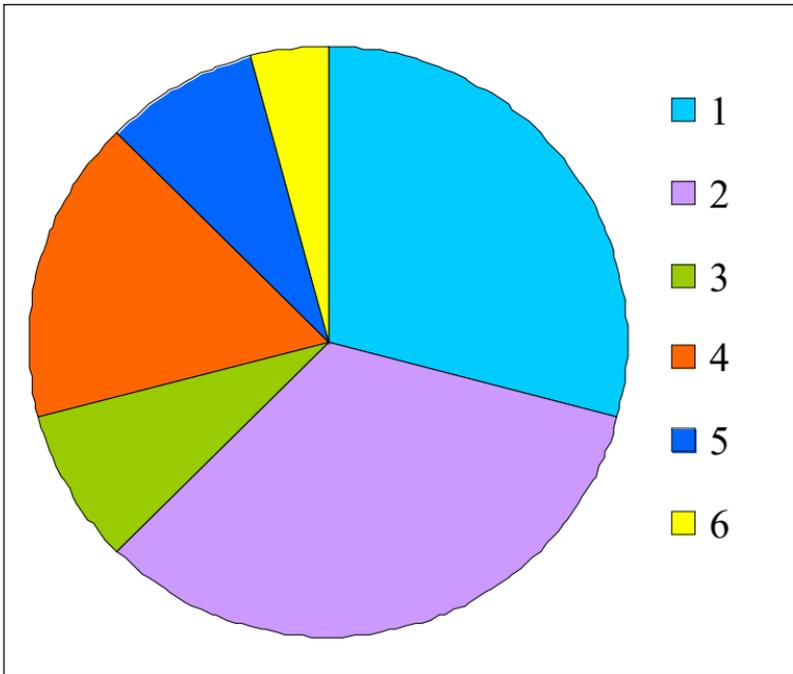


Рис. 11. Соотношение галотолерантных групп харовых водорослей Западно-Сибирской равнины по числу видов.

Группы: 1 – ультрапресноводная, 2 – типично пресноводная, 3 – условно-пресноводная, 4 – слабосоленовато-пресноводная, 5 – среднесоленовато-пресноводная, 6 – среднесоленовато-соляноводная

Ультрапресноводная группа включает виды, обитающие преимущественно в водах гидрокарбонатно-кальциевого, гидрокарбонатно-натриевого и гидрокарбонатно-магниевого состава при минерализации до  $0,2(0,3)$  г/дм<sup>3</sup>: *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. gracilis*, *N. syncarpa*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara baueri*, *C. braunii*. Типично пресноводная группа объединяет виды, которые обитают преимущественно в водах гидрокарбонатно-кальциевого, гидрокарбонатно-натриевого, гидрокарбонатно-магниевого, реже гидрокарбонатно-хлоридно-натриевого, хлоридно-натриевого состава при минерализации до 1 г/дм<sup>3</sup>: *Nitella hyalina*, *N. mucronata*, *Tolypella prolifera*, *Chara aculeolata*, *C. aspera*, *C. delicatula*, *C. kirghisorum*, *C. tenuispina*.

Условно-пресноводная группа состоит из видов, обитающих в водах гидрокарбонатно-кальциевого, гидрокарбонатно-натриевого, гидрокарбонатно-магниевого, хлоридно-сульфатно-натриевого, хлоридно-гидрокарбонатно-натриевого, хлоридно-натриевого состава при минерализации до 2–3 г/дм<sup>3</sup>: *Chara schaffneri* и *C. tomentosa*. Слабосоленовато-пресноводная группа имеет в своем составе виды, способные выдерживать минерализацию до 5 г/дм<sup>3</sup> в водах гидрокарбонатно- и хлоридно-гидрокарбонатно-натриевого, хлоридно-сульфатно-натриевого, чаще хлоридно-натриевого состава: *Chara contraria*, *C. fragilis*, *C. neglecta*, *C. vulgaris*. Виды среднесолоновато-пресноводной группы встречаются преимущественно в хлоридно-натриевых, реже в хлоридно-гидрокарбонатно-натриевых и гидрокарбонатно-натриевых пресных и солоноватых водах при минерализации до 8 г/дм<sup>3</sup> (*Chara altaica*, *C. canescens*).

В соляноводный флористический комплекс на Западно-Сибирской равнине входит только *Lamprothamnium papulosum*, который встречается в высокоминерализованных водах (соленоватых и соляных) и является единственным представителем среднесолоновато-соляноводной группы. В водных объектах Западно-Сибирской равнины этот вид отмечен при минерализации 44,1–44,9 г/дм<sup>3</sup> (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000). За пределами равнины в водоемах Или-Балхашского бассейна *L. papulosum* отмечали при минерализации 4–7 г/дм<sup>3</sup> (Костин, 1987), в Аральском море при солености в 15–30 % (примерно 15–30 г/дм<sup>3</sup>) (Деньгина, 1959),

в озерах Европы – при минерализации 32–105(170) г/дм<sup>3</sup> в хлоридно-натриевых, хлоридно-натриево-магниевых, сульфатно-хлоридно-магниевых водах (Guerlesquin, 1992).

Толерантность харофитов к фактору общей жесткости воды в большой степени зависит от их отношения к минерализации, поскольку эти показатели находятся в прямолинейной зависимости.

Поверхностные воды подразделяют по общей жесткости на мягкие (до 4 мг-экв/дм<sup>3</sup>), средней жесткости (4–8 мг-экв/дм<sup>3</sup>), жесткие (8–12 мг-экв/дм<sup>3</sup>) и очень жесткие (более 12 мг-экв/дм<sup>3</sup>) (Руководство ..., 1977).

Диапазон общей жесткости воды в экотопах харовых водорослей Западно-Сибирской равнины составляет от 0,5 до 351 мг-экв/дм<sup>3</sup>. При малых значениях общей жесткости воды (0,5–2,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>) отмечены виды ультрапресноводной группы: *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. syncarpa*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara baueri*, *C. braunii*, а также *C. aculeolata* из типично пресноводной группы. Другие типично пресноводные виды (*Nitella hyalina*, *Tolypella prolifera*, *Chara aspera*, *C. delicatula*, *C. kirghisorum*, *C. tenuispina*) встречены в водах мягких и среднежестких (1,6–7 мг-экв/дм<sup>3</sup>). Виды условно-пресноводной группы *Chara fragilis*, *C. schaffneri*, *C. tomentosa* встречаются в мягких, средней жесткости и жестких водах (от 2,2 до 10,6–13,1 мг-экв/дм<sup>3</sup>).

В более широких диапазонах жесткости воды произрастают преимущественно виды слабосоленовато-пресноводной и среднесоленовато-пресноводной групп: *Chara neglecta* (2,8–19,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>), *C. altaica*, *C. contraria*, *C. vulgaris* (от 2,6–5,3 мг-экв/дм<sup>3</sup> до 32,2–37,3 мг-экв/дм<sup>3</sup>), *C. canescens* (от 2,8 до 67,1 мг-экв/дм<sup>3</sup>). Эти виды можно считать индифферентными по отношению к жесткости воды.

Среднесоленовато-соляноводной вид *Lamprothamnium papulosum* отмечен в экотопах с очень жесткой водой (до 334–351 мг-экв/дм<sup>3</sup>).

Харовые водоросли считают кальцефильными растениями, связанными с водами, богатыми кальцием (Голлербах, Красавина, 1983; Бурдыко, 1973; Шаркинене, Трайнаускайте, 1983; и др.). Наши данные, полученные на Западно-Сибирской равнине, не подтверждают кальцефильность харофитов. Водные объекты, в которых отмечены харовые водоросли, по

кальциевой жесткости достоверно не отличаются от водных объектов, в которых не были найдены популяции харофитов (табл. 3).

Таблица 3

Кальциевая жесткость и минерализация воды  
в водных объектах южной части Западно-  
Сибирской равнины с харофитами и без харофитов

Водные объекты	Кальциевая жесткость, мг/дм <sup>3</sup>				Минерализация, г/дм <sup>3</sup>			
	X	Min	Max	Med	X	Min	Max	Med
с харофитами	113,2	9	914,8	40,3	3,4	0,05	44,9	0,9
без харофитов	144	5,6	1764	46,7	4,5	0,05	44,1	1,2

Примечание. Статистические параметры: X – среднее арифметическое, Min – минимальное, Max – максимальное, Med – медиана.

Кислотность водной среды в экотопах харовых водорослей в различных регионах мира имеет широкий диапазон: от слабокислых до сильнощелочных, то есть в пределах pH = 5–9,8 (Olsen, 1944; Langangen, 1971, 1974; Шаркинене, Трайнаускайте, 1973; Голлербах, Красавина, 1983; Urbaniak, 2001).

В обследованных водных объектах степной, лесостепной и лесной зон Западно-Сибирской равнины значения pH воды составили от 3,9 до 10,2. Харовые водоросли отмечены в водах с диапазоном pH от 6,5 до 10,2 (рис. 12).

В нейтральных и слабощелочных водах (pH от 7,2 до 8,5–8,6) были отмечены виды: *Nitella confervacea*, *N. hyalina*, *Tolypella prolifera*, *Chara aculeolata*, *C. altaica*, *C. aspera*, *C. baueri*, *C. braunii*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. delicatula*, *C. kirghisorum*, *C. neglecta*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*.

В нейтральных, слабощелочных и щелочных водах встречается *C. fragilis* (pH = 7,2–9,2), в сильнощелочных – *Lamprothamnium papulosum* (pH = 9,4–10,2).

В слабокислой воде отмечен вид *Nitella syncarpa* (pH = 6,5). Способность этого вида развиваться в диапазоне от слабокислых до слабощелочных вод (pH = 6,5–8) отмечена в водоемах Норвегии (Langangen, 2007).

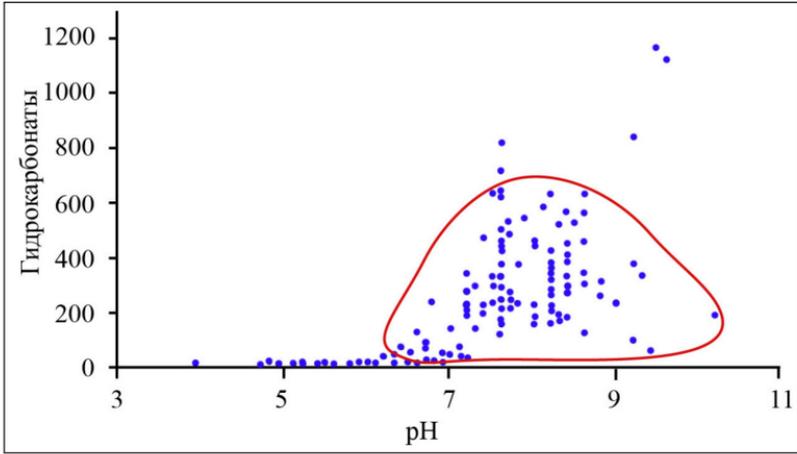


Рис. 12. Распределение значений pH и содержания гидрокарбонатов ( $\text{мг/дм}^3$ ) в обследованных водных объектах Западно-Сибирской равнины. Красным контуром показаны диапазоны значений показателей в экотопах харовых водорослей

#### 4.4. Трофо-сапробная оценка видов

Оценка отношения видов харовых водорослей к трофо-сапробным условиям экотопов находится в стадии разработки. Решение этой проблемы важно для включения харовых водорослей в систему фитоиндикации условий водной среды наряду с другими гидромакрофитами, однако в большинстве работ отсутствует обоснованная информация об отношении видов к условиям трофности и сапробности гидроэкотопов. Часто имеются лишь косвенные сведения, указывающие на предпочтения данной группы организмов к качеству водной среды, в частности к степени загрязнения воды разлагающимися органическими веществами и условиям минерального питания.

Отмечено, что харовые водоросли в основном предпочитают чистую воду (Голлербах, Красавина, 1983). В сводке С. С. Бариновой и др. (2006) проанализирована обширная информация об экологических условиях местобитаний 21 вида из родов *Chara*, *Nitella*, *Tolypella*, для которых указаны так называемые зоны самоочищения, или

зоны сапробности. Большинство видов, в том числе *Chara aspera*, *C. braunii*, *C. tomentosa* (= *C. ceratophylla*), *C. contraria*, *C. fragilis* (= *C. globularis*), *C. tenuispina*, *C. vulgaris*, *Nitella confervacea* (= *N. batrachosperma*), *N. flexilis*, *N. gracilis*, *N. syncarpa*, *Tolypella prolifera*, отнесены к олигосапробной зоне. Оценка отношения видов харофитов к трофическим условиям экотопов в этой работе С. С. Бариновой и др. (2006) отсутствует.

Система сапробности – часть гидроэкологии, претендующая на оперативную и точную оценку типа водного объекта в зависимости от соотношения обилий индикаторных видов (Шитиков и др., 2003). Сапробностью называется степень насыщения воды разлагающимися органическими веществами (Реймерс, 1990). Обычно разные системы сапробности учитывают нетоксичные органические загрязнения, которые влияют на организмы в первую очередь через изменение кислородного режима. В гидроэкологической практике типизация водных объектов по сапробности основана на словесном описании. На основании комплекса признаков водные экотопы классифицируют по 4 зонам (группам, классам) сапробности: 1) олигосапробная; 2) бета-мезосапробная; 3) альфа-мезосапробная; 4) полисапробная (Долгов, Никитинский, 1927; Шитиков и др., 2003). Сапробность водного объекта (или экотопа) устанавливают по видовому составу организмов-сапробионтов (Реймерс, 1990).

Классифицируя водные объекты по трофности, также обычно выделяют 4 основные группы: олиготрофные, мезотрофные, евтрофные и дистрофные (Винберг, 1960; Бульон, 1983; Михайлов, Добровольский, 1991; Садчиков, Кудряшов, 2005). В гидроэкологии такая типизация получила широкое распространение. В ее основу положены интегральные показатели, объединяющие группу абиотических и биотических факторов. В качестве показателя степени трофности предлагались различные критерии, однако основным показателем считают первичную продукцию фотоавтотрофов (Винберг, 1960). Развитие фотосинтезирующих организмов в водоемах определяется условиями среды: прозрачностью воды, содержанием биогенных элементов (прежде всего минеральных соединений азота и

фосфора), а также концентрацией кислорода, температурным режимом, величиной рН. Поэтому по количеству и видовому составу организмов, интенсивности продукционных и деструкционных процессов можно определить тип водоема (Винберг, 1960). Степень трофности водоемов дает полное представление об экологических условиях существования организмов и характеризуется набором важных признаков.

Оценка сапробности тесно связана с системой трофности (трофии) водных объектов. ГОСТ 17.1.2.04–77 приводит таблицу оценки качества воды по трофо-сапробным показателям (табл. 4).

Таблица 4

Классификация воды на основе трофо-сапробных показателей (по: ГОСТ 17.1.2.04–77, фрагмент)

Показатель, мг/л	Чистая		Загрязненная		Грязная
	$x$	$o$	$\beta$	$\alpha$	$p$
Аммоний солевой	0 – 0,05	0,06–0,1	0,11–0,5	0,51–1	1,01–3
Нитраты	0,05 – 5	5,1–10	10,1–40	40,1–80	80,1–150
Нитриты	0 – 0,001	0,002–0,04	0,05–0,08	0,09–1,5	1,6–3
Фосфаты	до 0,005	0,006– 0,03	0,04–0,1	0,11–0,3	0,31–0,6

Примечание. Классы сапробности:  $x$  – ксеносапробная,  $o$  – олигосапробная,  $\beta$  – бета-мезосапробная,  $\alpha$  – альфа-мезосапробная,  $p$  – полисапробная.

С. С. Барина и др. (2006) цитируют таблицу соответствия уровней сапробности и трофии (трофности) с классами качества вод по А. Делль Уомо (Dell'Uomo, 1999) (табл. 5) и предлагают классификацию качества вод, основанную на количественном учете содержания фосфатов и нитратов (табл. 6).

Ранее мы применили методику оценки трофо-сапробного состояния водной среды на основе информации о видовом составе гидромакрофитов (Свириденко и др., 2011 а, 2012 а). Для слабо изученных видов, в том числе для харофитов, были рассчитаны их индивидуальные валентности и индикаторный вес по группам сапробности и трофности.

Таблица 5

Соответствие уровней сапробности, галобности и трофии с классами качества вод по А. Делль Уомо (Dell'Uomo, 1999)

Класс качества воды	Сапробный уровень	Трофический уровень
0	ксеносапробный	гипотрофный
I	олигосапробный	олиготрофный
II	$\beta$ -мезосапробный	мезотрофный
III	$\alpha$ -мезосапробный	евтрофный
IV	полисапробный	гипертрофный

Таблица 6

Критерии и интегральные показатели оценки состояния водных экосистем (по: Баринава и др., 2006, фрагмент)

Показатели воды	Пределы изменения значений			
	I	II	III	IV
Класс качества				
Фосфаты, мгP/дм <sup>3</sup>	0,005	0,005–0,03	0,03–0,1	0,1–0,3
Нитраты, мгN/дм <sup>3</sup>	0,05	0,05–0,5	0,5–1,5	1,5–2,5

Примечание. Классы (разряды) качества воды: I – очень чистая, II – чистая, III – удовлетворительной чистоты, IV – загрязненная.

Расчеты проведены на основании информации об индикаторных свойствах других, более изученных видов гидромакрофитов, обитающих совместно с харофитами в исследованных экотопах. Первоначально оценивались все изученные экотопы вида, затем по преобладающим трофосапробным состояниям экотопов была выполнена оценка толерантности каждого вида к этим факторам (табл. 7).

Таблица 7

Толерантность харовых водорослей к трофности и сапробности водной среды

Вид	Группа трофности	Группа сапробности
<i>Nitella confervacea</i>	М-Е	$\alpha$ - $\beta$
<i>N. flexilis</i>	О-М	$\alpha$

<i>N. hyalina</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>N. mucronata</i>	O-M	<i>β</i>
<i>N. syncarpa</i>	E-M	<i>o-β</i>
<i>Tolypella prolifera</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>Nitellopsis obtusa</i>	O-M	<i>o</i>
<i>Lamprothamnium papulosum</i>	M-E	<i>β</i>
<i>Chara aculeolata</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>C. altaica</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>C. aspera</i>	O-M	<i>o-β</i>
<i>C. baueri</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>C. braunii</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>C. canescens</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>C. contraria</i>	M(M-E)	<i>o-β</i>
<i>C. delicatula</i>	O-M	<i>o-β</i>
<i>C. fragilis</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>C. kirghisorum</i>	O(O-M)	<i>o</i>
<i>C. neglecta</i>	M(M-E)	<i>o-β</i>
<i>C. schaffneri</i>	M-E	<i>o-β</i>
<i>C. tenuispina</i>	M(M-E)	<i>o-β</i>
<i>C. tomentosa</i>	O-M	<i>o-β</i>
<i>C. vulgaris</i>	M(M-E)	<i>o-β</i>

Примечание. Группы трофности: О – олиготрофная, О-М – олиго-мезотрофная, М – мезотрофная, Е-М – евтрофно-мезотрофная, М-Е – мезо-евтрофная. Группы сапробности: *o* – олигосапробная, *o-β* – олиго-бета-мезосапробная, *β* – бета-мезосапробная.

## Глава 5

# ЭКОБИОМОРФЫ ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

### 5.1. Принципы изучения экобиоморф растений

Изучение жизненных форм растений остается актуальной задачей. Согласно работе Е. Варминга (1901), жизненная форма обусловлена гармоничным взаимодействием растения с внешней средой в онтогенезе. Учение о жизненных формах растений является одним из важных разделов экологической морфологии (Серебряков, 1955, 1962), представляющим интерес для других разделов ботаники, в том числе для альгологии. Обоснованы разные подходы к созданию систем жизненных форм иерархического и линейного плана, физиономических, морфолого-биологических, (биоморфологических), эколого-морфологических и других, детальный анализ которых выполнен И. Г. Серебряковым (1962), А. Г. Вороновым (1973), М. С. Двораковским (1983), Е. П. Прокопьевым (2001, 2004). В экологических и биологических словарях представлены определения понятий «жизненная форма», «экобиоморфа» (Реймерс, Яблоков, 1982; Быков, 1983; Биологический ..., 1989). Поскольку в каждой системе существуют свои особенности трактовки понятий «жизненная форма», «экобиоморфа» и особые критерии их выделения, считаем целесообразным представить некоторые подходы, принятые во внимание при составлении системы экобиоморф харовых водорослей.

И. Г. Серебряков (1962, 1964) считал жизненной формой своеобразный габитус растений, возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды и исторически сложившийся в почвенно-климатических и ценологических условиях как выражение приспособленности к этим условиям. Его классификация основана на учете комплекса признаков, в том числе длительности жизни. В иерархической системе жизненных форм растений именно И. Г. Серебряков (1962) предложил использовать таксоны: отдел, тип, класс, подкласс, группа, подгруппа и секция жизненных форм.

Исходя из комплексной оценки приспособительных признаков растений, Е. М. Лавренко и В. М. Свешникова (1965, 1968) ввели термин «экобиоморфа». По своему содержанию понятие «экобиоморфа» близко понятию «жизненная форма», но в большей степени отражает экологическую толерантность видов к ведущим факторам среды.

Весьма актуальны также для разработки системы жизненных форм взгляды В. Н. Голубева (1973), согласно которым жизненная форма представляет собой сложную систему морфо-физиологических признаков, в неповторимом своеобразии присущих каждому виду или даже внутривидовому таксону. В этой системе находят отражение уровень филогенетического развития растений и их приспособленность к условиям среды. Жизненные формы – это экологические единицы, которые формируются в процессе видообразования на основе взаимосвязи формы и функций. В таком понимании жизненные формы тождественны видам и внутривидовым категориям, и их изучение неотделимо от анализа видообразования. В связи с этим экологическая индивидуальность, часто проявляющаяся в особенностях морфологии, приводит к неповторимости жизненной формы каждого вида (Голубев, 1972).

Изучение жизненных форм видов растений тесно связано с выявлением их специфических экологических ниш. Экобиоморфологический принцип изучения жизненных форм связывает в единую систему понятия «жизненная форма», «экобиоморфа» и «экологическая ниша». Принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе) предполагает, что одну экологическую нишу занимает только один вид, то есть виды всегда имеют собственные экологические ниши, различаясь по некоторым экологическим параметрам. Способность видов существовать в одном биогеоценозе достигается расхождением требований к среде обитания, то есть разделением экологических ниш и, соответственно, изменением морфологии, биологии, фенологии, жизненного цикла. Даже у близкородственных видов в одном биогеоценозе происходит разграничение экологических ниш (Раменский, 1938, 1971; Быков, 1983; Работнов, 1995). При смене экологической ниши особи вида меняют жизненную форму. Такие смены жизненных форм водных растений, отражающие, на-

пример, приспособленность к обитанию не только в водной среде, но и к «переживанию» в наземно-воздушной среде, освещены в литературе (Рычин, 1948; Воронихин, 1953; Gessner, 1955; Кокин, 1982; и др.). Развивая экобиоморфологический принцип, исследователи неоднократно отмечали, что вид или внутривидовой таксон может характеризоваться одной или несколькими жизненными формами, смена которых наблюдается в онтогенезе или при изменении экологических условий (экологических ниш). Экологическая индивидуальность, часто проявляющаяся в особенностях морфологии, приводит к неповторимости жизненной формы каждого вида (Раменский, 1938, 1971; Scharfetter, 1953; Голубев, 1972; Работнов, 1995).

Наряду с системами жизненных форм, охватывающими в большей или меньшей степени все многообразие растений (Raunkier, 1934; Серебряков, 1962, 1964), в ботанике целесообразно создание систем для отдельных групп растений (систематических, филогенетических, экологических) (Лавренко, Свешникова, 1965; Быков, 1970; Хохряков, 1981). При составлении таких систем учитывается формирование в процессе эволюции адаптаций к условиям окружающей среды, выражающихся в морфологии, физиологии, биологии, жизненном цикле.

Имеются многочисленные системы жизненных форм водорослей (Oltmans, 1922; Olsen, 1944; Feldmann, 1966; Голлербах, Полянский, 1951; Макарова, 1974; Петров, 1974; Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Масюк, 1985; Судницына, 1986; Виноградова, 1990). В сравнении с высшими растениями жизненные формы водорослей исследованы менее детально (Судницына, 2005).

Большинство работ посвящено морским группам, более разнообразным в отношении структуры талломов и эколого-физиологических характеристик. Система жизненных форм морских водорослей (Feldmann, 1966), построенная на тех же принципах, что и система К. Раункиера для наземных растений, учитывает длительность произрастания и тип талломов, способ переживания ими неблагоприятных условий.

Водоросли отличаются многообразием габитусов, что также находит отражение в различных системах. И. В. Макарова (1974) называла жизненной формой водорослей

морфологический тип, сформировавшийся в результате единства между ростом организмов и комплексом условий, в которых они обитают в онтогенезе. В целом в альгологической литературе преобладал морфолого-биологический подход при выделении жизненных форм. Первостепенное значение придавалось типу структурной организации таллома (Новичкова-Иванова, 1980; Масюк, 1985).

Для макроскопических форм принято выделение таких морфологических типов, как нитчатый (трихальный и гетеротрихальный), пластинчатый (трубчатый, паренхиматозный, псевдопаренхиматозный), сифональный, сифонокладальный и харофитный (Голлербах, Полянский, 1951, Голлербах, 1977 а; Ettl, 1980; Urban, Kalina, 1980; Великанов с соавт., 1981; Топачевский, Масюк, 1985; Виноградова, 1990).

Таким образом, харофитный тип, выделенный для отражения уникальной морфологической структуры представителей отдела Charophyta, служит основным критерием для объединения всех жизненных форм его представителей в единую систему, имеющую ранг отдела жизненных форм. Ранее построение такой иерархической системы экобиоморф харовых водорослей уже выполнялось. Были применены установленные И. Г. Серебряковым (1962) таксоны разных рангов: отдел, тип, класс и секция жизненных форм, выделение которых основано на более существенных морфологических признаках растительных организмов. Информация о толерантности видов харовых водорослей к некоторым факторам водной и грунтовой сред была положена в основу выделения экобиоморф (Свириденко, 2000; \*Свириденко, Свириденко, 2010 а, 2012).

## **5.2. Критерии выделения экобиоморф харовых водорослей**

При дифференциации экобиоморф харовых водорослей необходимо основываться на совокупности морфо-физиологических приспособительных признаков к меняющимся условиям среды, сложившихся в процессе филогенеза, реализующихся и совершенствующихся в процессе онтогенеза. Экобиоморфы харофитов целесообразно рассматривать в дефинитивной стадии развития растений, когда действие

комплекса экологических факторов в полной мере проявилось в жизненном цикле, габитусе, развитии специализированных вегетативных структур, обеспечивающих выживание в неблагоприятный период.

Таллом харофитов дифференцирован на ризоидную и ассимиляционную части членисто-мутовчатого строения (распространены также факультативно безризоидные формы). Морфологическая организация харовых водорослей изучена детально (Braun, 1876; Wood, Imahori, 1964, 1965; Krause, 1997). Разработана терминология, используемая исключительно для описания их морфологии. Столь выраженное отличие харофитов от других водорослей по морфологическому критерию сопровождается достаточно большим однообразием внутри этого морфологического типа. Таксономически значимые признаки (типы коры, шипов, «венчика прилистников», расположение гаметангиев) не оказывают заметного влияния на формирование габитуса, не установлено их влияние на биологию или экологию видов. Поэтому использование этих морфологических признаков не может быть применено для дифференциации биоморф харофитов, требуется поиск новых критериев.

Жизненные формы водорослей в условиях сезонного климата нередко рассматривают как типы вегетационных ритмов (летневегетирующие и зимневегетирующие) или жизненных циклов (однолетние и многолетние) (Feldmann, 1966; Виноградова, 1990). Как и в системах жизненных форм высших растений, первостепенное значение придается адаптациям к неблагоприятным сезонам (Braun, 1876; Hasslow, 1939; Charophytes ..., 2003). В одной из работ С. Ольсен принял за основу систему К. Раункиера (Raunkier, 1934) и подразделил харофиты Дании на группы однолетних и многолетних жизненных форм (Olsen, 1944). Следуя этому принципу, в пределах отдела жизненных форм харовых водорослей также выделяем типы однолетних и многолетних биоморф.

Среди однолетников С. Ольсен (Olsen, 1944) выделил подгруппы летне- и зимневегетирующих харофитов. Из числа обнаруженных на Западно-Сибирской равнине 6 видов являются типичными однолетниками: *Tolypella prolifera*, *Nitella hyalina*, *N. confervacea*, *N. syncarpa*, *Chara baueri*, *C. braunii*. В сезонном климате Западно-Сибирской равнины

существование зимневегетирующих однолетников, вероятно, исключено, и все перечисленные виды харофитов являются летневегетирующими. Среди многолетних *S. Ольсен* выделял подгруппы постоянно вегетирующих (переносят зимний сезон в виде укороченных верхушек талломов), зимующих с помощью ризоидных клубеньков и зимующих с помощью «стеблевых» (узловых) клубеньков. Следует отметить, что многие виды харовых водорослей способны к непрерывной вегетации в благоприятных экологических условиях бессезонного климата. Как считал *S. Ольсен*, среди них редки облигатные однолетники (*Olsen, 1944*).

Многолетние формы разных видов харофитов развиваются в относительно глубоководных экотопах. Популяции этих же видов на мелководьях представлены исключительно однолетними формами, которые зимуют в виде ооспор (*Olsen, 1944; Charophytes ..., 2003*). Однако в условиях Западно-Сибирской равнины в связи с неблагоприятным для вегетации зимним сезоном большинство видов отличается однолетней вегетацией. Даже типично многолетние формы харофитов должны считаться вегетативными однолетниками в понимании *Т. И. Серебряковой (1978)*, поскольку утрачивают основную часть ассимиляционных частей талломов при недостатке света и промерзании литорали, где они преимущественно развиваются.

Западносибирские популяции в большинстве оценены нами как однолетние инвазионные, а жизненная стратегия многих видов – как эксплерентная. Некоторые виды (*Chara fragilis, C. tomentosa, C. canescens, C. contraria*) отличаются свойствами пациентов и представлены в водоемах степной и лесостепной зон региона не только инвазионными, но и относительно устойчивыми нормальными ценопопуляциями (*Свириденко, Свириденко, 1985, 1990, 1995, 1997 б; \*Свириденко, Свириденко, 2010 а, 2013, 2014, 2015 а*). Их пациентная жизненная стратегия обеспечена повышенной способностью к вегетативному возобновлению ризоидными и «стеблевыми» (узловыми) клубеньками или вегетирующими верхушками талломов. Наличие этих специализированных структур следует учитывать при экобиоморфологической дифференциации видов. Ризоидные одноклеточные клубеньки образуют *Chara aspera* и *Lamprothamnium papulosum*.

Клубеньки *S. aspera* собраны по 2–6 вместе или одиночные, расположены на длинных или укороченных ризоидах, их диаметр достигает 1,5 мм (рис. 13, а–ж). У *Nitellopsis obtusa* формируются многоклеточные ризоидные клубеньки правильной звездчатой формы (рис. 14, а), клубеньки *Lamprothamnium papulosum* диаметром до 1 мм, как правило, собраны гроздьями (рис. 14, б). Клубеньки чаще образуются в большом количестве. Макроскопические размеры и белый цвет (за счет содержащихся в них крахмальных зерен) делают их хорошо заметными (Wood, Imahori, 1964, 1965; Голлербах, Красавина, 1983; Krause, 1997).

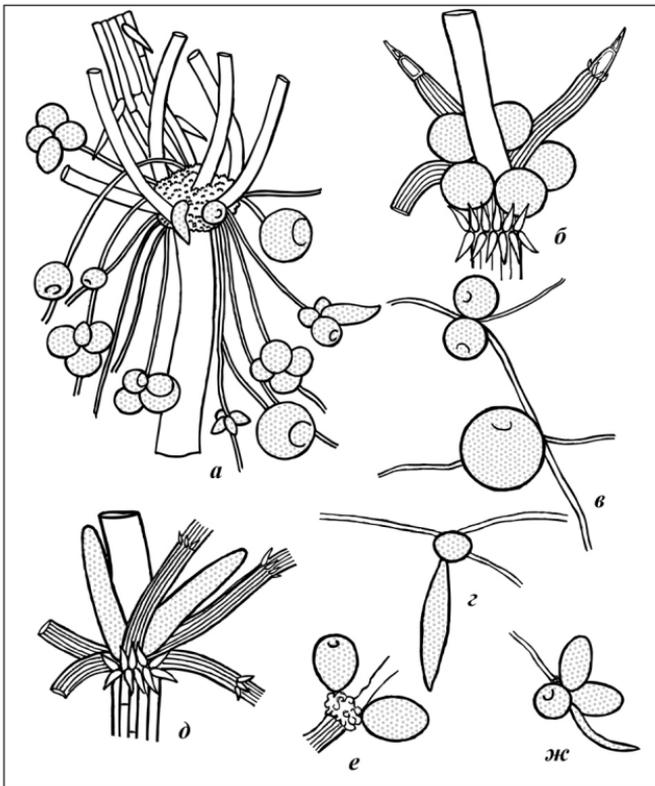


Рис. 13. Одноклеточные ризоидные клубеньки *Chara aspera*: а, в, г, ж – клубеньки на длинных ризоидах; б, е – клубеньки на укороченных ризоидах в узлах таллома; д – клубеньки, сформированные из клеток базальной части «листа» (а – оз. Большой Тарангул; б–ж – оз. Большой Чуртан)

«Стеблевые» (узловые) клубеньки харовых водорослей всегда многоклеточные, неправильной формы, представляют собой узлы таллома с редуцированными боковыми ответвлениями – «листьями». Размеры клубеньков в 2–4 раза больше диаметра «стебля» – осевой части таллома. Узловые клубеньки формируются у *Chara aculeolata*, *C. altaica*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. delicatula*, *C. fragilis*, *C. kirghisorum*, *C. neglecta*, *C. tenuispina*, *C. tomentosa*, *C. vulgaris* (рис. 15, а–г).

Клубеньки с крахмальными зёрнами обеспечивают выживание в неблагоприятный период и последующее вегетативное возобновление (Braun, 1876; Hasslow, 1939; Olsen, 1944; Голлербах, 1977 б; Голлербах, Красавина, 1983; Charophytes..., 2003).

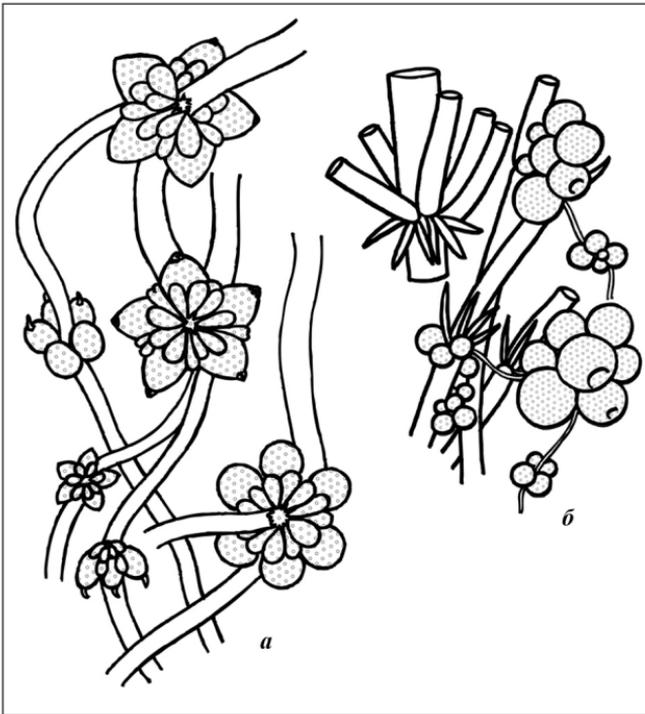


Рис. 14. Ризоидные клубеньки: а – *Nitellopsis obtusa* (оз. Боровое); б – *Lamprothamnium papulosum* (оз. Соленое)

Некоторые виды образуют на верхушках талломов плотные зимующие мутовки из клеток с запасными веществами

(зимующие верхушки талломов), похожие на верхушечные зимние почки семенных растений (Olsen, 1944; Голлербах, Красавина, 1983). В условиях Западно-Сибирской равнины к таким видам относятся *Nitella flexilis*, *N. gracilis*, *N. mucronata*. Виды *Chara tomentosa* и *C. neglecta* кроме узловых клубеньков в редких случаях образуют небольшие клубеньки на ризоидах. Виды *Chara altaica*, *C. canescens* и *C. contraria* образуют многоклеточные клубеньки не только в узлах осевой части таллома, но часто и в узлах «листьев», на концах «листочков».

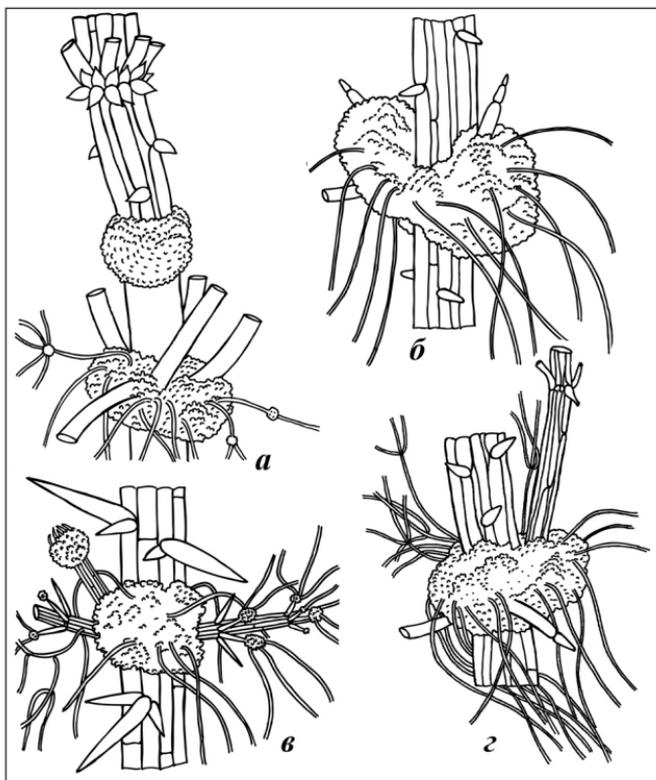


Рис. 15. Узловые клубеньки: а – *Chara tomentosa* (оз. Большие Чаны), б – *C. kirghisorum* (оз. Шучье), в – *C. canescens* (оз. Половинное), г – *C. altaica* (оз. Лебяжье)

У *Chara aspera* на ризоидах, отходящих от разросшихся узлов осевой части таллома, одноклеточные клубеньки

имеют правильную шаровидную форму. Иногда клубеньки образуются из базальных клеток «листьев» или из клеток «листочков», сохраняя вытянутую форму, при этом они всегда остаются одноклеточными, что может служить дополнительным диагностическим признаком биоморфы вида.

Таким образом, рассмотренные биоморфологические адаптации видов позволяют дифференцировать харофиты по четырем классам жизненных форм: 1) с ризоидными клубеньками; 2) с узловыми клубеньками; 3) с зимующими верхушками талломов; 4) без зимующих вегетативных структур (рис. 16).

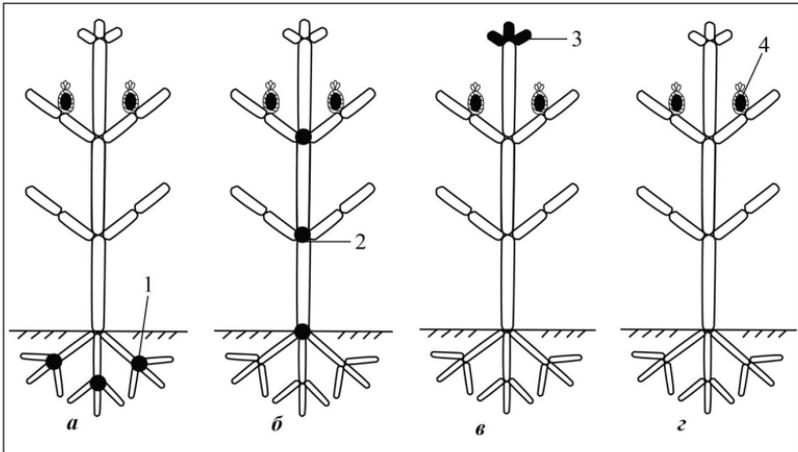


Рис. 16. Классы экобиоморф харофитов Западно-Сибирской равнины: а – с ризоидными клубеньками; б – с узловыми клубеньками, в – с зимующими верхушками талломов, г – без зимующих вегетативных структур (для классов б–г известны факультативно безризоидные формы). Обозначения: 1 – ризоидный клубенек, 2 – узловой клубенек, 3 – зимующая верхушка таллома, 4 – ооспора

Существенное биоморфологическое значение имеет размерный признак, очень заметно влияющий на габитус особей. Тенденцию к увеличению размеров тела считают одной из наиболее общих в эволюции органического мира (Эрлих, Холм, 1966).

Потенциальные размеры таллома генетически обусловлены у разных видов, хотя этот признак также сильно варьирует в зависимости от состояния среды. По заме-

чанию М. М. Голлербаха и Л. К. Красавиной (1983), высота талломов харовых водорослей обычно составляет 0,2–0,3 м, но может достигать 1–2 м. Такие крупные талломы известны только у нескольких видов. Например, на юге Западно-Сибирской равнины в Республике Казахстан отмечены популяции *Chara tomentosa* с высотой талломов до 0,4–1 м (Доброхотова, 1953; Свириденко, Свириденко, 1985). Другой вид *C. fragilis* нередко формирует талломы высотой 1,2–2 м (Демченко, 1948; Доброхотова, 1953; Свириденко, Свириденко, 1995). В низовьях дельты Волги и Северном Каспии, а также в озерах Казахстана, Киргизии, в Центральной Европе отмечали талломы *Nitellopsis obtusa* высотой 0,4–2,5 м (Шоякубов, 1973 а; Доброхотова, 1953; Живогляд, Кривоносов, 1982; Свириденко, Свириденко, 1990; Krause, 1997).

Размеры талломов харовых водорослей в целом совпадают с размерами цветковых гидрофитов. По размерному признаку среди харофитов выделены секции жизненных форм: высокие (более 1 м), средневысокие (0,5–1 м) и низкие (до 0,5 м).

В числе критериев выделения эковиоморф используем данные об экологической дифференциации видов по отношению к величине минерализации воды и типам грунтов, трофности и сапробности водной среды (Свириденко, Свириденко, 1997 а; Свириденко, 2000; \*Свириденко, Свириденко, 2010 а, 2012).

### **5.3. Система эковиоморф харовых водорослей**

В предложенной системе эковиоморф харовых водорослей Западно-Сибирской равнины выделен 1 отдел, 2 типа, 4 класса и 7 секций (рис. 17). Большинство эковиоморф (75 %) являются многолетними (вегетативно однолетними). Из них эковиоморфы, переживающие зимний сезон благодаря образованию узловых клубеньков, составляют 45 %. На долю многолетних эковиоморф с ризоидными клубеньками и многолетних эковиоморф с зимующими верхушками талломов приходится по 15 %. Однолетние эковиоморфы составляют 25 % от общего числа.



Рис. 17. Схема классификации экобиоморф харовых водорослей Западно-Сибирской равнины

Более информативное содержание получает данная система жизненных форм харовых водорослей при учете распределения индивидуальных валентностей видов в диапазонах действия факторов водной среды (минерализации, трофности, сапробности и других) (\*Свириденко, Свириденко, 2010 а, 2012). Такой подход оправдан в связи с тем, что многие виды обитают в относительно широких диапазонах действия факторов. Индивидуальные валентности показывают, в какой мере тот или иной вид характерен для определенной градации (ступени) в общем диапазоне значений фактора, то есть индивидуальные валентности отражают оценку вероятности нахождения вида в каждой градации. При этом в комбинированных названиях градаций (ступеней), выделенных на основании толерантности видов к рассматриваемым факторам с учетом индивидуальных валентностей, акцент смещается именно на такие градации, которые с максимальной вероятностью характеризуют экологические требования видов. Такой подход предоставляет возможность большей детализации при выделении экобиоморф, в связи с чем экобиоморфологическая индивидуальность каждого вида становится более определенной.

Приводим описание таксонов системы экобиоморф харовых водорослей, выполненной на основе рассмотренных подходов.

**Отдел** экобиоморф харовых водорослей. Объединяет все экобиоморфы систематического отдела Charophyta с уникальной харофитной структурой и специфическими эколого-физиологическими адаптациями к условиям среды.

**Тип 1.** Многолетние (вегетативно однолетние) ризоидообразующие прикрепленные харофиты. Жизненный цикл может продолжаться несколько вегетационных сезонов. Имеются специализированные структуры вегетативного возобновления (ризоидные и узловы клубеньки) или зимующие неспециализированные верхушки талломов. Ризоиды обеспечивают связь с грунтом, но при неблагоприятном режиме эдафотопической среды могут отсутствовать (факультативно безризоидные).

**Класс 1.** Харофиты с ризоидными клубеньками. Основными специализированными структурами вегетативного возобновления служат ризоидные клубеньки. Возможно возобновление зимующими верхушками талломов в гидроэкотопах, не промерзающих до дна.

**Секция 1.** Высокие харофиты.

1. Экобиоморфа *Nitellopsis obtusa* – многолетний (с ризоидными клубеньками), высокий, типично пресноводный, псаммопелофильный, олиго-мезотрофный, олигосапробный вид.

**Секция 2.** Низкие харофиты.

2. Экобиоморфа *Chara aspera* – многолетний (с ризоидными клубеньками), низкий, типично пресноводный, псаммопелофильный, олиго-мезотрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

3. Экобиоморфа *Lamprothamnium papulosum* – многолетний (с ризоидными клубеньками), низкий, среднесолоновато-соляноводный, псаммопелофильный, мезо-евтрофный, бета-мезосапробный вид.

**Класс 2.** Харофиты с узловыми клубеньками. Основными специализированными структурами вегетативного возобновления служат узловы («стеблевые») клубеньки. Возможно возобновление зимующими верхушками талломов в гидроэкотопах, не промерзающих до дна.

**Секция 3.** Высокие (факультативно средневысокие и низкие) харофиты.

4. Экобиоморфа *Chara fragilis* – многолетний (с узловыми клубеньками), высокий, слабосоленовато-пресноводный, псаммопелофильный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

5. Экобиоморфа *Chara aculeolata* – многолетний (с узловыми клубеньками), высокий, типично пресноводный, псаммопелофильный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

**Секция 4.** Средневысокие (факультативно низкие) харофиты.

6. Экобиоморфа *Chara tomentosa* – многолетний (с узловыми клубеньками), средневысокий, условно-пресноводный, эвриэдафильный, олиго-мезотрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

**Секция 5.** Низкие харофиты.

7. Экобиоморфа *Chara tenuispina* – многолетний (с узловыми клубеньками), низкий, типично пресноводный, псаммопелофильный, мезотрофный (или мезо-евтрофный), олиго-бета-мезосапробный вид.

8. Экобиоморфа *Chara kirghisorum* – многолетний (с узловыми клубеньками), низкий, типично пресноводный, литопсаммопелофильный, олиготрофный (или олиго-мезотрофный), олигосапробный вид.

9. Экобиоморфа *Chara delicatula* – многолетний (с узловыми клубеньками), низкий, типично пресноводный, псаммопелофильный, олиго-мезотрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

10. Экобиоморфа *Chara schaffneri* – многолетний (с узловыми клубеньками), низкий, условно-пресноводный, псаммопелофильный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

11. Экобиоморфа *Chara vulgaris* – многолетний (с узловыми клубеньками), низкий, слабосоленовато-пресноводный, псаммопелофильный, мезотрофный (или мезо-евтрофный), олиго-бета-мезосапробный вид. Виды *Chara contraria* и *C. neglecta* имеют экобиоморфы, близкие *C. vulgaris*. Эти три вида очень близки по морфологическим признакам. По строению коры – одному из важнейших диагностиче-

ских признаков – зачастую трудно различить *C. contraria* и *C. vulgaris*. М. М. Голлербах и Л. К. Красавина (1983) относят *C. vulgaris* к наиболее изменчивым видам, огромное разнообразие форм и состояний которого не поддается учету. Ранее (Wood, Imahori, 1965) вид *C. contraria* рассматривали как одну из форм *C. vulgaris* (= *C. vulgaris* Linnaeus, emend. var.  $\alpha$  *vulgaris* f. *contraria* (A. Braun ex Kützing) R. D. Wood). Вид *C. neglecta* отличается от *C. vulgaris* двудомностью. Существует вероятность, что *C. contraria* и *C. neglecta* представляют собой формы роста *C. vulgaris*, определяемые различиями условий среды.

12. Экобиоморфа *Chara canescens* – многолетний (с узловыми клубеньками), низкий, среднесолоновато-пресноводный, псаммопелофильный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

Близкую экобиоморфу имеет вид *Chara altaica*, произрастающий в сходных экологических условиях. Возможно, в этом проявляется генетическая близость видов. Существует предположение гибридного происхождения *Chara altaica* от вида *C. canescens*, с которым отмечено большое морфологическое сходство (Голлербах, 1945, 1949; Голлербах, Красавина, 1983). Нередко талломы *C. altaica* встречаются в ценозах совместно с *C. canescens*. Основными отличительными особенностями *C. altaica* является повышенная вариабельность некоторых вегетативных признаков, особенно строение коры, а также однодомность. Кроме того, считается, что *C. canescens* является космополитным видом, в то время как вид *C. altaica* известен только на юге Западно-Сибирской равнины, на Алтае и в Средней Азии (Голлербах, 1945, 1949; Голлербах, Красавина, 1983; Шоякубов, 1973 б).

**Класс 3.** Харофиты с зимующими верхушками талломов. Узловые или ризоидные клубеньки не известны.

**Секция 6.** Низкие харофиты.

13. Экобиоморфа *Nitella flexilis* – многолетний (с зимующими верхушками талломов), низкий, типично пресноводный, пелобионтный, олиго-мезотрофный, олигосапробный вид.

14. Экобиоморфа *Nitella gracilis* – многолетний (с зимующими верхушками талломов), низкий, условно-пресноводный, псаммопелофильный, олиго-мезотрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

15. Экобиоморфа *Nitella mucronata* – многолетний (с зимующими верхушками талломов), низкий, условно-пресноводный, пелобионтный, олиго-мезотрофный, бета-мезосапробный вид.

**Тип 2.** Однолетние ризоидообразующие прикрепленные харофиты.

Жизненный цикл продолжается один вегетационный сезон. Зимующие вегетативные структуры не известны. Органами возобновления являются ооспоры.

**Класс 4.** Харофиты без зимующих вегетативных структур. Возобновление и размножение осуществляется ооспорами.

**Секция 7.** Низкие харофиты.

16. Экобиоморфа *Nitella confervacea* – однолетний (без зимующих вегетативных структур), низкий, ультрапресноводный, пелобионтный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид. Близкую экобиоморфу имеет вид *Nitella suncarpa*, обнаруженный в сходных экологических условиях.

17. Экобиоморфа *Nitella hyalina* – однолетний (без зимующих вегетативных структур), низкий, типично пресноводный, псаммопелофильный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

18. Экобиоморфа *Tolypella prolifera* – однолетний (без зимующих вегетативных структур), низкий, типично пресноводный, пелобионтный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

19. Экобиоморфа *Chara baueri* – однолетний (без зимующих вегетативных структур), низкий, типично пресноводный, псаммопелофильный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

20. Экобиоморфа *Chara braunii* – однолетний (без зимующих вегетативных структур), низкий, типично пресноводный, литопсаммопелофильный, мезо-евтрофный, олиго-бета-мезосапробный вид.

## Глава 6

### ЦЕНОТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ХАРОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В водных объектах Западно-Сибирской равнины было обследовано 257 ценопопуляций 23 видов харофитов и выполнено 197 геоботанических описаний растительных группировок с их участием, что позволило оценить ценокомплекс харовых водорослей в этом регионе. В степной зоне было отмечено 53,3 % от числа всех обнаруженных ценопопуляций харофитов, в лесостепной зоне – 24,9 %, в лесной – 21,4 %, в лесотундровой – 0,4 % (табл. 8).

Наиболее распространенными видами на Западно-Сибирской равнине являются *Chara fragilis* (32,7 % ценопопуляций), *C. vulgaris* (16,3 %), *C. tomentosa* (7 %), *C. canescens* (5,8 %), *C. contraria* (5,8 %), *Nitella hyalina* (5,8 %), *C. aspera* (4,3 %), *C. braunii* (3,9 % ценопопуляций). В данной главе в первую очередь рассматривается фитоценотическое значение этих 8 видов. Остальные виды харофитов имеют меньшее распространение и участие в сложении группировок водной макрофитной растительности.

Флористический список растительных группировок с участием харофитов насчитывает 106 видов макроскопических гидрофильных растений (табл. 9). Ведущими по числу видов являются отделы Magnoliophyta и Charophyta, объединяющие 88 % видов.

Преобладающими биоморфами выступают гидатофиты (60,4 %), гелофиты составляют 30,2 %, плейстофиты – 9,4 %. Видовая насыщенность группировок варьирует от 1 до 26 видов (в среднем 4 вида). Проективное покрытие (ПП) в растительных группировках находится в пределах от 5 до 100 % (в среднем 47 %). Растительные группировки с участием харовых водорослей относятся к типу континентальноводной макрофитной растительности – Hydromacrophytosa.

Таблица 8

Количество исследованных ценопопуляций харовых водорослей в ботанико-географических зонах Западно-Сибирской равнины

Виды	Ботанико-географические зоны				Всего
	С	ЛС	Л	ЛТ	
<i>Nitella confervacea</i>	2	1	–	–	3
<i>N. flexilis</i>	–	–	3	1	4
<i>N. hyalina</i>	15	–	–	–	15
<i>N. mucronata</i>	–	2	3	–	5
<i>N. syncarpa</i>	1	–	–	–	1
<i>Tolypella prolifera</i>	4	4	–	–	8
<i>Nitellopsis obtusa</i>	2	–	–	–	2
<i>Lamprothamnium papulosum</i>	1	–	–	–	1
<i>Chara aculeolata</i>	–	–	1	–	1
<i>C. altaica</i>	4	3	–	–	7
<i>C. aspera</i>	9	1	1	–	11
<i>C. baueri</i>	–	1	–	–	1
<i>C. braunii</i>	3	–	7	–	10
<i>C. canescens</i>	12	3	–	–	15
<i>C. contraria</i>	11	3	1	–	15
<i>C. delicatula</i>	–	1	–	–	1
<i>C. fragilis</i>	27	18	39	–	84
<i>C. kirghisorum</i>	6	–	–	–	6
<i>C. neglecta</i>	4	–	–	–	4
<i>C. schaffneri</i>	1	1	–	–	2
<i>C. tenuispina</i>	1	–	–	–	1
<i>C. tomentosa</i>	15	3	–	–	18
<i>C. vulgaris</i>	19	23	–	–	42
Всего	137	64	55	1	257

Ценокомплексы харовых водорослей в пределах этого типа распределены в 2 подтипа: подтип 1 – пресноводная макрофитная растительность, подтип 2 – соляноводная макрофитная растительность (Свириденко, 2000; \*Свириденко и др., 2012 б).

Таблица 9

Таксономическая структура флоры  
ценокомплекса харовых водорослей  
Западно-Сибирской равнины

Отдел	Число		
	семейств	родов	видов
Magnoliophyta	27	41	70
Bryophyta	1	1	1
Marchantiophyta	1	1	1
Xanthophyta	1	1	2
Chlorophyta	5	5	9
Charophyta	3	5	23
Всего	38	54	106

Большинство видов харофитов (21 вид) связано с группировками пресноводной макрофитной растительности. Ценопопуляции *Chara canescens* отмечены в группировках пресноводной макрофитной растительности и в группировках соляноводной макрофитной растительности. Ценопопуляции *Lamprothamnium papulosum* обнаружены только в группировках соляноводной макрофитной растительности (рис. 18).

Основное количество ценопопуляций харофитов (71,8 %) связано с группировками из класса гидатофитных формаций – Hydatophytetosa подтипа пресноводной макрофитной растительности, которые имеют одноярусную структуру (иногда с подъярусами высоких, средневисоких и низких гидатофитов). Ценопопуляции харофитов из группировок гелофитных формаций (Helophytetosa) этого подтипа составляют 25,7 %, из плейстофитных группировок (Pleistophytetosa) – 1,5 %. Ценопопуляции харофитов из группировок галогидатофитных формаций (Halohydatophytetosa) подтипа соляноводной макрофитной растительности очень малочисленны (1 %).

В числе пресноводных гидатофитных формаций особую группу образуют формации *Chareta aculeolatae*, *Chareta braunii*, *Chareta canescentis*, *Chareta contrariae*, *Chareta fragilis*, *Chareta kirghisori*, *Chareta tomentosae*, *Chareta tenuispinae*,

*Chara vulgaris*, *Nitellata confervaceae*, *Nitellata flexilis*, *Nitellata hyalinae*, *Nitellata mucronatae*, *Tolypelleta proliferae*.

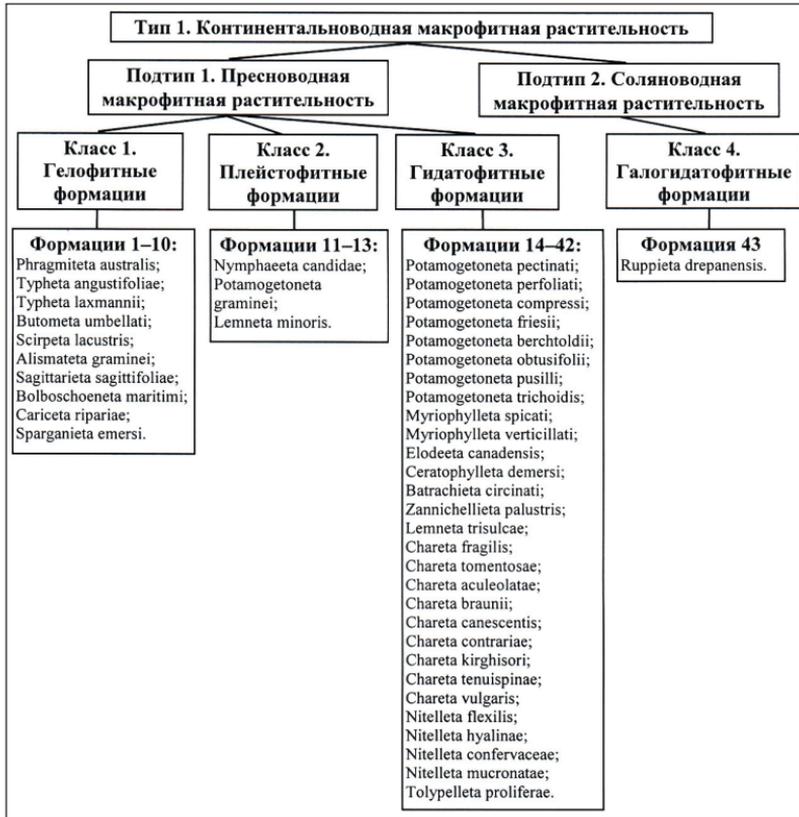


Рис. 18. Формационный состав ценокомплекса отдела *Charophyta* на Западно-Сибирской равнине

В таких группировках харофиты выступают доминантами, которые имеют проективное покрытие от 5–10 % в проценозах до 100 % в сформированных фитоценозах. Роль эдификаторов устойчивых сообществ выполняют немногие виды: *Chara aculeolata*, *C. contraria*, *C. fragilis*, *C. kirghisorum*, *C. tomentosa*, *Nitella hyalina*. Среднее проективное покрытие в растительных группировках, относящихся к группе формаций харовых водорослей, составляет в регионе 31 %.

В некоторых водных объектах Западно-Сибирской равнины значительные площади (от 0,01 до 1 км<sup>2</sup>) занимают

сообщества формации *Chareta tomentosae* (в степной зоне – в озерах Жаркаин, Сысыкколь, в лесостепной зоне – в оз. Большие Чаны) и сообщества формации *Chareta fragilis* (в степной зоне – в оз. Башкирское, на севере лесостепной и на юге лесной зоны – в старицах пойм рек Ишим и Иртыш). Проценозы из состава формации *Nitellata hyalinae* отмечены на площади до 0,1 км<sup>2</sup> в степной зоне в оз. Большой Тарангул. Большинство исследованных сообществ из группы формаций харовых водорослей имеют площадь менее 0,0001 км<sup>2</sup>. Кроме того, в растительных группировках других 16 формаций из класса *Hydatophytetosa* харовые водоросли отмечены чаще как ассектаторы (с проективным покрытием до 5 %), реже – как субдоминанты (с проективным покрытием до 15–40 %).

Значительная доля ценопопуляций харофитов связана с классом гелофитных формаций. Многие растительные группировки из состава гелофитных формаций, включающие харовые водоросли, имеют двухъярусную гело-гидатофитную структуру (79,6 % от числа сообществ из класса гелофитных формаций). Трехъярусную структуру (гело-плейсто-гидатофитную) имеют 20,4 % гелофитных сообществ. Плейстофитный ярус в них сложен видами: *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nymphoides peltata*, *Persicaria amphibia*. Такие сообщества включают 1–2 вида цветковых плейстофитов с проективным покрытием 5–10 %.

Ценопопуляции в плейстофитных группировках с участием харовых водорослей немногочисленны. Такие группировки имеют двухъярусную (плейсто-гидатофитную) структуру. Основной ярус формируют *Nymphaea candida* или *Lemna minor* с проективным покрытием от 20 до 60 %.

К стабильным фитоценозам принадлежит 31 % от числа рассмотренных группировок из состава ценокомплекса отдела *Charophyta* на Западно-Сибирской равнине. Остальные 69 % растительных группировок представляют собой проценозы. Для них характерен несбалансированный видовой состав, невыраженная ярусная структура и нередко низкое или умеренное проективное покрытие доминантов. Основным синтаксоном для типизации стабильных фитоценозов принята ассоциация, для проценозов – ация (Свириденко, 2000).

## 6.1. Ценокомплексы распространенных видов

***Chara fragilis*.** Анализ группировок с участием 84 западносибирских ценопопуляций *C. fragilis* позволил установить ряд особенностей ценокомплекса этого вида. Флористический состав ценокомплекса включает 60 видов, в том числе цветковых 42 вида (70 %), макроскопических водорослей 17 видов (28,3 %), гидрофильных печеночников – 1 вид (1,7 %). В сложении группировок преобладают цветковые гидатофиты – 22 вида (36,7 %): *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. crispus*, *P. compressus*, *P. gramineus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *P. obtusifolius*, *P. pusillus*, *P. trichoides*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Elodea canadensis*, *Najas marina*, *Caulinia minor*, *Callitriche palustris*, *C. hermaphroditica*, *Batrachium circinatum*, *Utricularia vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, *Zannichellia palustris*, *Lemna trisulca*). Из цветковых гелофитов в группировках отмечено 15 видов (25 %): *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *T. laxmannii*, *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani*, *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*, *Bolboschoenus maritimus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Carex atherodes*, *C. riparia*, *Eleocharis palustris*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*. Цветковые плейстофиты представлены 5 видами (8,3 %): *Persicaria amphibia*, *Potamogeton natans*, *Hydrocharis morsuranae*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*. Из 17 видов макроскопических водорослей 12 видов (20 %) – представители отдела Charophyta: *Chara fragilis*, *C. altaica*, *C. aspera*, *C. contraria*, *C. neglecta*, *C. tomentosa*, *C. braunii*, *C. vulgaris*, *Tolypella prolifera*, *Nitella confervacea*, *N. hyalina*, *N. mucronata*. Из отдела Chlorophyta обнаружено 5 видов (*Mougeotia* sp., *Spirogyra maxima*, *Spirogyra* sp., *Cladophora glomerata*, *Enteromorpha intestinalis*). Из отдела Marchantiophyta в группировках найден вид *Riccia fluitans*.

Вид *C. fragilis*, в отличие от большинства других харофитов, ценотически связанных преимущественно с временно существующими группировками (проценозами), нередко участвует также в сложении стабильных сообществ – фитоценозов (41,7 % от числа группировок). Сообщества с его участием являются маловидовыми, большинство из них образовано 2–5, реже 6–8 видами. Только 2 сообщества из

числа анализируемых включают более 10 видов. Основу ценокомплекса *C. fragilis* составляют группировки с доминированием гидатофитов (82 %), в которых общее проективное покрытие варьирует от 5 до 100 % (среднее 46 %). В 39,3 % таких группировок доминируют харофиты, в том числе *C. fragilis* доминирует в 27,4 % группировок с участием этого вида.

Среди моновидовых ценозов *C. fragilis* отмечены как проценозы с очень разреженным проективным покрытием, так и стабильные фитоценозы с высоким проективным покрытием. В степной зоне (оз. Башкирское) открытую часть акватории с глубинами до 3 м занимал моноценоз *C. fragilis*, в котором высота яруса достигала 1–1,5 м при проективном покрытии до 100 % (Свириденко, Свириденко, 1995). Сомкнутые сообщества, в которых проективное покрытие *C. fragilis* достигает 40–80 %, были обнаружены также на глубинах от 0,5–0,7 м до 1,5–2,5 м в старичных озерах лесостепной зоны (Токарь, 2006) и на юге лесной зоны (\*Свириденко и др., 2009; Токарь, 2011 а, б).

Всего в составе ценокомплекса *C. fragilis* на Западно-Сибирской равнине отмечены растительные группировки, относящиеся к 28 ациям и 21 ассоциации из 25 формаций, 2 классов формаций подтипа пресноводной макрофитной растительности (табл. 10). В целом на территории исследований *C. fragilis* проявляет преимущественно стратегию эксплорента и, реже, пациента, выполняя при этом функцию эдификатора устойчивых моноценозов (\*Свириденко и др., 2015 б).

Таблица 10

Состав ценокомплекса *Chara fragilis*  
на Западно-Сибирской равнине

1. Тип континентальноводной макрофитной растительности	
1. Подтип пресноводной макрофитной растительности	
Класс 1. Гелофитные формации	Класс 2. Гидатофитные формации
Формация 1. <i>Phragmiteta australis</i> . Ация 1. <i>Phragmites australis</i> . Ация 2. <i>Phragmites australis</i> – <i>Potamogeton pusillus</i> .	Формация 8. <i>Potamogetoneta pectinati</i> . Ассоциация 3. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Chara fragilis</i> . Ассоциация 4. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>P. perfoliatus</i> .

<p>Ация 3. <i>Phragmites australis</i> + <i>Typha laxmannii</i> + <i>Sagittaria sagittifolia</i> + <i>Eleocharis palustris</i> – <i>Cladophora glomerata</i>.                  Ация 4. <i>Phragmites australis</i> – <i>Chara fragilis</i>.                  Формация 2. <i>Butomus umbellatus</i>.                  Ация 5. <i>Butomus umbellatus</i>.                  Формация 3. <i>Alismateta graminei</i>.                  Ация 6. <i>Alisma gramineum</i>.                  Ация 7. <i>Alisma gramineum</i> + <i>Nitella hyalina</i>.                  Формация 4. <i>Sagittarieta sagittifoliae</i>.                  Ассоциация 1. <i>Sagittaria sagittifolia</i>.                  Формация 5. <i>Bolboschoeneta maritima</i>.                  Ассоциация 2. <i>Bolboschoenus maritimus</i> – <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Формация 6. <i>Cariceta ripariae</i>.                  Ация 8. <i>Carex riparia</i> – <i>Riccia fluitans</i> – <i>Chara fragilis</i> + <i>Spirogyra maxima</i>.                  Формация 7. <i>Sparganieta emersi</i>.                  Ация 9. <i>Sparganium emersum</i>.</p>	<p>Ация 10. <i>Potamogeton pectinatus</i>.                  Ация 11. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>P. perfoliatus</i>.                  Формация 9. <i>Potamogetoneta perfoliati</i>.                  Ассоциация 5. <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>P. crispus</i>.                  Ассоциация 6. <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>Ceratophyllum demersum</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Ассоциация 7. <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>P. compressus</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Ация 12. <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>P. compressus</i>.                  Ация 13. <i>Potamogeton perfoliatus</i>.                  Ация 14. <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>Cladophora glomerata</i>.                  Формация 10. <i>Potamogetoneta compressi</i>.                  Ассоциация 8. <i>Potamogeton compressus</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Ассоциация 9. <i>Potamogeton compressus</i> + <i>Utricularia vulgaris</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Ация 15. <i>Potamogeton compressus</i> + <i>P. natans</i>.                  Формация 11. <i>Potamogetoneta friesii</i>.                  Ация 16. <i>Potamogeton friesii</i> + <i>Myriophyllum spicatum</i>.                  Ация 17. <i>Potamogetoneta friesii</i> + <i>P. perfoliatus</i>.                  Формация 12. <i>Potamogetoneta obtusifolii</i>.                  Ассоциация 10. <i>Potamogeton obtusifolius</i> + <i>Callitriche palustris</i>.                  Формация 13. <i>Potamogetoneta pusilli</i>.                  Ация 18. <i>Potamogeton pusillus</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Формация 14. <i>Potamogetoneta trichoidis</i>.                  Ассоциация 11. <i>Potamogeton trichoides</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Формация 15. <i>Myriophylleta verticillati</i>.                  Ассоциация 12. <i>Myriophyllum verticillatum</i> + <i>Potamogeton compressus</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Формация 16. <i>Elodeeta canadensis</i>.                  Ассоциация 13. <i>Elodea canadensis</i> + <i>Chara fragilis</i>.                  Ассоциация 14. <i>Elodea canadensis</i> + <i>Ceratophyllum demersum</i>.                  Формация 17. <i>Ceratophylleta demersi</i>.                  Ассоциация 15. <i>Ceratophyllum demersum</i> + <i>Chara fragilis</i>.</p>
---	---

	<p>Ассоциация 16. <i>Ceratophyllum demersum</i>.          Формация 18. <i>Zannichellieta palustris</i>.          Ация 19. <i>Zannichellia palustris</i>.          Формация 19. <i>Chareta fragilis</i>.          Ассоциация 17. <i>Chara fragilis</i>.          Ассоциация 18. <i>Chara fragilis</i> + <i>Potamogeton pectinatus</i>.          Ассоциация 19. <i>Chara fragilis</i> + <i>Potamogeton compressus</i>.          Ассоциация 20. <i>Chara fragilis</i> + <i>Ceratophyllum demersum</i>.          Ация 20. <i>Chara fragilis</i>.          Ация 21. <i>Chara fragilis</i> + <i>Potamogeton pusillus</i> + <i>Lemna trisulca</i>.          Формация 20. <i>Chareta tomentosae</i>.          Ассоциация 21. <i>Chara tomentosa</i> + <i>Najas marina</i>.          Формация 21. <i>Chareta braunii</i>.          Ация 22. <i>Chara braunii</i>.          Формация 22. <i>Chareta vulgaris</i>.          Ация 23. <i>Chara vulgaris</i>.          Формация 23. <i>Nitelleta confervaceae</i>.          Ация 24. <i>Nitella confervacea</i>.          Ация 25. <i>Nitella confervacea</i> + <i>Potamogeton pusillus</i> + <i>Chara fragilis</i>.          Формация 24. <i>Nitelleta hyalinae</i>.          Ация 26. <i>Nitella hyalina</i>.          Ация 27. <i>Nitella hyalina</i> + <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>P. perfoliatus</i>.          Формация 25. <i>Tolypelleta proliferae</i>.          Ация 28. <i>Tolypella prolifera</i>.</p>
--	---

***Chara vulgaris***. Анализ ценокомплекса *C. vulgaris* выполнен по описаниям 42 западносибирских популяций вида. Флора ценокомплекса включает 66 видов, в том числе 48 видов (72,8 %) цветковых гидрофитов и 18 (27,2 %) – макроскопических водорослей. В сложении группировок преобладали цветковые гелофиты – 24 вида (36,4 %): *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani*, *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Bolboschoenus maritimus*, *Lythrum salicaria*, *Sium latifolium*, *Oenanthe aquatica*, *Carex atherodes*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophysa*, *C. riparia*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Scolochloa festucacea*, *Rorippa amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Stachys palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Rumex maritimus*. От-

мечено также 17 видов (25,8 %) цветковых гидатофитов: *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. crispus*, *P. compressus*, *P. berchtoldii*, *P. pusillus*, *Myriophyllum sibiricum*, *M. verticillatum*, *Elodea canadensis*, *Najas marina*, *Callitriche hermaphroditica*, *C. palustris*, *Ceratophyllum demersum*, *Batrachium circinatum*, *Zannichellia palustris*, *Lemna trisulca* и 7 видов (10,6 %) плейстофитов: *Nuphar lutea*, *Nymphaea tetragona*, *N. candida*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton gramineus*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*.

Из макроскопических водорослей преобладал отдел Charophyta (14 видов, или 21,2 %): *Chara fragilis*, *C. tomentosa*, *C. altaica*, *C. aspera*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. delicatula*, *C. kirghisorum*, *C. neglecta*, *C. vulgaris*, *Nitella confervacea*, *N. hyalina*, *N. mucronata*, *Tolypella prolifera*. Из отдела Chlorophyta отмечены 3 вида (4,5 %): *Spirogyra maxima*, *S. quadrata*, *Cladophora glomerata*, из отдела Xanthophyta – *Vaucheria schleicheri* (1 вид, или 1,5 %).

В водных объектах региона *C. vulgaris* участвует в сложении временных сообществ – проценозов (95,2 % от числа изученных группировок), отмеченных на акваториях с неустойчивым уровенным режимом (периодически пересыхающих). Такие группировки часто являются маловидовыми (1–6, реже 7–10 видов). Реже в состав проценозов входило до 15–26 видов. Такие группировки формировались на периферических участках крупных пресных озер вследствие обводнения участков суши в трансгрессивные фазы циклов увлажнения территории. В длительно существующих водных экотопах стабильные фитоценозы с участием *C. vulgaris* были отмечены очень редко.

Общее проективное покрытие в группировках с участием *C. vulgaris* варьировало в пределах 10–100 %, в некоторых проценозах не превышало 5 %. Проективное покрытие *C. vulgaris* в ценозах чаще составляло 5–10 %, реже достигало 45–70 %.

В ценокомплекс *C. vulgaris* входят 1 ассоциация и 26 аций, которые относятся к 18 формациям из 3 классов формаций и одного подтипа пресноводной макрофитной растительности (табл. 11).

Таблица 11

Состав ценокомплекса *Chara vulgaris*  
на Западно-Сибирской равнине

Тип континентальноводной макрофитной растительности		
Подтип пресноводной макрофитной растительности		
Класс 1. Гелофитные формации	Класс 2. Плейстофитные формации	Класс 3. Гидатофитные формации
<p>Формация 1. <i>Phragmiteta australis</i>. Ация 1. <i>Phragmites australis</i>. Ация 2. <i>Phragmites australis</i> + <i>Typha angustifolia</i> + <i>Bolboschoenus maritimus</i>. Ация 3. <i>Phragmites australis</i> + <i>Alisma gramineum</i>. Формация 2. <i>Typheta angustifoliae</i>. Ация 4. <i>Typha angustifolia</i> – <i>Potamogeton lucens</i>. Формация 3. <i>Butometa umbellati</i>. Ация 5. <i>Butomus umbellatus</i> – <i>Chara vulgaris</i>. Формация 4. <i>Scirpeta lacustris</i>. Ация 6. <i>Scirpus lacustris</i> + <i>Eleocharis palustris</i> + <i>Agrostis stolonifera</i> – <i>Potamogeton lucens</i>. Формация 5. <i>Alismateta graminei</i>. Ация 7. <i>Alisma gramineum</i> – <i>Nitella hyalina</i>. Формация 6. <i>Sparganieta emersi</i>. Ация 8. <i>Sparganium emersum</i> + <i>Sagittaria sagittifolia</i> – <i>Chara vulgaris</i>.</p>	<p>Формация 7. <i>Lemneta minoris</i>. Ация 9. <i>Lemna minor</i> – <i>Callitriche palustris</i> + <i>Chara vulgaris</i>. Ация 10. <i>Lemna minor</i> – <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Callitriche palustris</i>.</p>	<p>Формация 8. <i>Potamogetoneta pectinati</i>. Ация 11. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>P. perfoliatus</i>. Ация 12. <i>Potamogeton pectinatus</i>. Формация 9. <i>Potamogetoneta perfoliati</i>. Ассоциация 1. <i>Potamogeton perfoliatus</i>. Ация 13. <i>Potamogeton perfoliatus</i>. Ация 14. <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>P. compressus</i>. Ация 15. <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>Cladophora glomerata</i>. Формация 10. <i>Potamogetoneta graminei</i>. Ация 16. <i>Potamogeton gramineus</i>. Формация 11. <i>Potamogetoneta berchtoldii</i>. Ация 17. <i>Potamogeton berchtoldii</i> + <i>Chara vulgaris</i>. Формация 12. <i>Ceratophylleta demersi</i>. Ация 18. <i>Ceratophyllum demersum</i> + <i>Potamogeton crispus</i>. Ация 19. <i>Ceratophyllum demersum</i>. Формация 13. <i>Batrachietta circinati</i>.</p>

		Ация 20. <i>Batrachium circinatum</i> + <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>Cladophora glomerata</i> . Формация 14. <i>Chareta tomentosae</i> . Ация 21. <i>Chara tomentosa</i> . Формация 15. <i>Chareta contrariae</i> . Ация 22. <i>Chara contraria</i> . Формация 16. <i>Chareta vulgaris</i> . Ация 23. <i>Chara vulgaris</i> . Ация 24. <i>Chara vulgaris</i> + <i>Spirogyra maxima</i> . Формация 17. <i>Nitellata confervaceae</i> . Ация 25. <i>Nitella confervacea</i> . Формация 18. <i>Tolypelleta proliferae</i> . Ация 26. <i>Tolypella proliferata</i> .
--	--	---

В целом можно отметить, что на Западно-Сибирской равнине *C. vulgaris* участвует в сложении преимущественно эфемерных гидрофильных растительных группировок и проявляет стратегию эксплерента (\*Свириденко и др., 2014).

***Chara tomentosa*.** Ценокомплекс *C. tomentosa* определен по 18 описаниям западносибирских группировок с участием этого вида. Флористический состав ценокомплекса включает 27 видов, в том числе 21 вид цветковых гидрофитов (77,8 %) и 6 видов макроскопических водорослей (22,2 %). В сложении группировок преобладают цветковые гидатофиты (15 видов, или 55,6 %): *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. crispus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *P. pusillus*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Stratiotes aloides*, *Najas marina*, *Callitriche hermaphroditica*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Caulinia tenuissima*. Из цветковых гелофитов отмечено 5 видов (18,5 %): *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*; из цветковых плейстофитов – 1 вид, или 3,7 % (*Nymphaea candida*).

Макроскопические водоросли представлены 5 видами (18,5 %) из отдела Charophyta: *Chara fragilis*, *C. tomentosa*,

*C. altaica*, *C. vulgaris*, *Nitella hyalina* и 1 видом (3,7 %) из отдела Chlorophyta (*Enteromorpha intestinalis*).

В водных объектах Западно-Сибирской равнины *C. tomentosa* участвует преимущественно в сложении стабильных сообществ – фитоценозов (72,2 % от числа изученных группировок), развивающихся в диапазоне глубин 0,8–2,5 м. Доля ценозов с участием вида составляет 27,8 %.

В 22,2 % из числа изученных группировок вид являлся доминантом или содоминантом, обеспечивающим 40–100 % проективного покрытия. К их числу относятся группировки, сформированные в подветренных экотопах с илистыми и детритными грунтами. В таких условиях талломы *C. tomentosa* имели высоту 0,5–1 м, слабо ветвились и не формировали ризоиды (факультативно безризоидная форма) (озера Большие Чаны, Жаркаин, Сасыкколь). Безризоидная форма *C. tomentosa* представляет адаптацию к бескислородному газовому режиму тонкодетритных и грубодетритных илов, неблагоприятному для многих видов цветковых гидатофитов особенно в зимний сезон.

На глубинах 0,1–0,8 м *C. tomentosa* обычно входит в состав ценозов, в которых общее проективное покрытие не превышало 5 %. Растительные группировки с участием *C. tomentosa* являются преимущественно маловидовыми, большинство из них образовано 2–6, реже 9 видами. Только 1 ценоз из Верхнетобольского водохранилища включал 14 видов.

В ценокомплекс *C. tomentosa* входят 11 ассоциаций и 5 аций, которые относятся к 7 формациям из 3 классов подтипа пресноводной макрофитной растительности (\*Свириденко, Свириденко, 2015 а) (табл. 12).

В целом на Западно-Сибирской равнине *C. tomentosa* проявляет преимущественно стратегию пациента, при этом нередко выполняя функцию эдификатора устойчивых сообществ, реже этот вид участвует в сложении временных группировок на уровне эксплерента.

Таблица 12

Состав ценокомплекса *Chara tomentosa*  
на Западно-Сибирской равнине

Тип континентальноводной макрофитной растительности		
Подтип пресноводной макрофитной растительности		
Класс 1. Гелофитные формации	Класс 2. Плейстофитные формации	Класс 3. Гидатофитные формации
<p>Формация 1. <i>Phragmiteta australis</i>. Ассоциация 1. <i>Phragmites australis</i> – <i>Chara tomentosa</i>. Ассоциация 2. <i>Phragmites australis</i> – <i>Nymphaea candida</i> – <i>Chara tomentosa</i>. Ация 1. <i>Phragmites</i> <i>australis</i> + <i>Alisma</i> <i>gramineum</i>. Формация 2. <i>Alismateta</i> <i>graminei</i>. Ация 2. <i>Alisma</i> <i>gramineum</i> – <i>Potamogeton berchtoldii</i> + <i>P. friesii</i>. Ация 3. <i>Alisma</i> <i>gramineum</i> – <i>Callitriche</i> <i>hermaphroditica</i>.</p>	<p>Формация 3. <i>Nymphaeeta candidae</i>. Ассоциация 3. <i>Nymphaea candida</i> – <i>Myriophyllum</i> <i>verticillatum</i> + <i>Chara</i> <i>tomentosa</i>.</p>	<p>Формация 4. <i>Potamogetoneta</i> <i>pectinati</i>. Ассоциация 4. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Najas marina</i> + <i>Chara</i> <i>tomentosa</i>. Ассоциация 5. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Utricularia vulgaris</i> + <i>Chara tomentosa</i>. Формация 5. <i>Myriophylleta spicati</i>. Ассоциация 6. <i>Myriophyllum</i> <i>spicatum</i>. Ассоциация 7. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Myriophyllum spicatum</i> + <i>Ceratophyllum demersum</i> + <i>Enteromorpha</i> <i>intestinalis</i>. Ация 4. <i>Myriophyllum</i> <i>spicatum</i>. Формация 6. <i>Myriophylleta</i> <i>verticillati</i>. Ассоциация 8. <i>Myriophyllum</i> <i>verticillatum</i> + <i>Chara</i> <i>tomentosa</i>. Ассоциация 9. <i>Myriophyllum</i> <i>verticillatum</i> + <i>Stratiotes</i> <i>aloides</i>. Формация 7. <i>Chareta</i> <i>tomentosae</i>. Ассоциация 10. <i>Chara</i> <i>tomentosa</i> + <i>Utricularia</i> <i>vulgaris</i>. Ассоциация 11. <i>Chara tomentosa</i> + <i>Najas</i> <i>marina</i>. Ация 5. <i>Chara</i> <i>tomentosa</i>.</p>

К редким растительным группировкам с участием *S. tomentosa*, заслуживающим охраны на Западно-Сибирской равнине, отнесены 4 сообщества. В Российской Федерации такие группировки известны в открытой части акватории оз. Ульяновского на глубине от 0,8 до 2,5 м на песчаных грунтах: фитоценоз *Potamogeton pectinatus* (ПП 20–40 %) + *Najas marina* (ПП 20–30 %) + *Chara tomentosa* (ПП 10 %) и в оз. Большие Чаны на глубине 1,6–2 м: фитоценоз *Chara tomentosa* (ПП 50–100 %) + *Najas marina* (ПП 10 %), занимающий значительные площади в прибрежье полуострова Кондаков (\*Свириденко, Свириденко, 2004; Свириденко, Юрлов, 2005).

В Республике Казахстан к числу редких, нуждающихся в охране растительных сообществ были отнесены: ценоз *Phragmites australis* (ПП 50 %) – *Chara tomentosa* (ПП 90 %) в оз. Жаркаин и ценоз *Nymphaea candida* (ПП 20 %) – *Myriophyllum verticillatum* (ПП 30 %) + *Chara tomentosa* (ПП 40 %) в оз. Са-сыкколь (Свириденко, Свириденко, 1990).

***Chara canescens*.** Ценокомплекс *S. canescens* был изучен по 15 геоботаническим описаниям группировок с участием данного вида. Флора ценокомплекса включает 42 вида, в том числе 30 видов цветковых (71,4 %), 12 видов макроскопических водорослей (28,6 %). В сложении группировок преобладали цветковые гелофиты (20 видов, или 47,6 %): *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani*, *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Bolboschoenus maritimus*, *Tripolium vulgare*, *Sium latifolium*, *Oenanthe aquatica*, *Carex atherodes*, *C. riparia*, *Sparganium erectum*, *Rorippa amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Stachys palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Rumex maritimus*. Цветковые гидатофиты представлены 9 видами (21,4 %): *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. berchtoldii*, *Myriophyllum spicatum*, *Najas marina*, *Batrachium circinatum*, *Ruppia drepanensis*, *Zannichellia palustris*, цветковые плейстофиты – 1 видом (2,4 %) (*Persicaria amphibia*). Макроскопические водоросли представлены 8 видами (19,1 %) из отдела Charophyta (*Chara altaica*, *C. aspera*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. neglecta*, *C. schaffneri*, *C. vulgaris*, *Tolypella prolifera*), 3 видами (7,1 %) из отдела Chlorophyta (*Mougeotia* sp., *Cladophora rivularis*, *C. glomerata*) и 1 видом (2,4 %) из отдела Xanthophyta (*Vaucheria* sp.).

Большинство растительных группировок с участием *C. canescens* были представлены начальными стадиями гидрогенных сукцессий, развивающимися во вновь сформированных водных экотопах и на участках с нарушенной водной растительностью. Стабильные фитоценозы с участием *C. canescens* были отмечены в оз. Пичужкино, где этот вид формировал совместно с *C. aspera* нижний ярус в тростниковом рдестово-харовом сообществе, которое отнесено к редким растительным группировкам, рекомендованным к охране (\*Свириденко, Свириденко, 2004).

Проективное покрытие *C. canescens* в растительных группировках чаще не превышало 5–10 %, в редких случаях вид проявлял доминантные свойства и имел проективное покрытие до 50–60 %, например, в оз. Улькенборли.

В ценокомплекс *C. canescens* входят 9 аций и 1 ассоциация, относящиеся к 8 формациям подтипа пресноводной макрофитной растительности, а также к 1 формации подтипа соляноводной макрофитной растительности (табл. 13).

В целом на Западно-Сибирской равнине *C. canescens* проявляет стратегию эксплерента, участвуя в сложении преимущественно временных гидрофильных растительных группировок (\*Свириденко, Свириденко, 2013).

Таблица 13

Состав ценокомплекса *Chara canescens*  
на Западно-Сибирской равнине

Тип континентальноводной макрофитной растительности		
Подтип пресноводной макрофитной растительности		Подтип соляноводной макрофитной растительности
Класс 1. Гелофитные формации	Класс 2. Гидатофитные формации	Класс 3. Галогидатофитные формации
Формация 1. <i>Phragmiteta australis</i> . Ассоциация 1. <i>Phragmites australis</i> – <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Chara aspera</i> + <i>C. canescens</i> . Ация 1. <i>Phragmites australis</i> . Формация 2. <i>Scirpeta lacustris</i> .	Формация 4. <i>Potamogetoneta pectinati</i> . Ация 4. <i>Potamogeton pectinatus</i> . Ация 5. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>P. perfoliatus</i> . Формация 5. <i>Potamogetoneta perfoliati</i>	Формация 8. <i>Ruppia drepanensis</i> . Ация 9. <i>Ruppia drepanensis</i> .

<p>Акция 2. <i>Scirpus lacustris</i> + <i>Eleocharis palustris</i> + <i>Agrostis stolonifera</i> – <i>Potamogeton lucens</i>. Формация 3. <i>Bolboschoeneta maritimi</i>. Акция 3. <i>Bolboschoenus maritimus</i> – <i>Alisma gramineum</i> – <i>Chara canescens</i> + <i>C. altaica</i> + <i>Cladophora glomerata</i>.</p>	<p>Акция 6. <i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>Cladophora glomerata</i>. Формация 6. <i>Tolypelleta proliferae</i>. Акция 7. <i>Tolypella prolifera</i>. Формация 7. <i>Chareta canescens</i>. Акция 8. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Chara canescens</i></p>	
---	---	--

***Chara contraria***. Оценка ценокомплекса *C. contraria* проведена по 15 геоботаническим описаниям растительных группировок с участием этого вида. Флористический состав ценокомплекса *C. contraria* включает 33 вида, в том числе 21 вид цветковых гидрофитов (63,6 %) и 12 видов макроскопических водорослей (36,4 %). Из цветковых гелофиты представлены 8 видами (24,2 %): *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani*, *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*, *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis palustris*, гидатофиты – 9 (27,3 %): *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. pusillus*, *Myriophyllum spicatum*, *Callitriche hermaphroditica*, *Utricularia vulgaris*, *Zannichellia palustris*, *Lemna trisulca*, плейстофиты – 4 (12,1 %): *Nuphar lutea*, *Nymphaea tetragona*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*. Из макроскопических водорослей отмечено 7 видов (21,2 %) из отдела Charophyta (*Chara fragilis*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. kirghisorum*, *C. vulgaris*, *Nitella mucronata*, *Tolypella prolifera*), 3 вида (9,1 %) из отдела Chlorophyta (*Zygnema stellinum*, *Mougeotia* sp., *Cladophora glomerata*), 2 вида (6,1%) из отдела Xanthophyta (*Vaucheria schleicheri*, *V. dichotoma*). Все группировки с участием *C. contraria* являются маловидовыми (2–5, реже 7–11 видов).

Большинство группировок отмечено на участках с нарушенной водной растительностью или во вновь сформированных водных экотопах и оценены как проценозы. В таких сообществах проективное покрытие *C. contraria* находилось в пределах 5–10 %, редко достигало 35–60 %. Стабильные фитоценозы с доминированием *C. contraria* были отмечены в водных объектах Верхнеильинской озерной системы в Омской обл., где проективное покрытие вида составляло от 10–15 до 80–90 %.

В ценокомплекс *C. contraria* входят 3 ассоциации и 8 аций из 7 формаций подтипа пресноводной макрофитной растительности (табл. 14). На Западно-Сибирской равнине *C. contraria* проявляет преимущественно стратегию эксплорента, редко стратегию пациента, выполняя при этом функцию эдификатора устойчивых сообществ на ограниченных акваториях.

Таблица 14

Состав ценокомплекса *Chara contraria*  
на Западно-Сибирской равнине

Тип континентальноводной макрофитной растительности	
Подтип пресноводной макрофитной растительности	
Класс 1. Гелофитные формации	Класс 2. Гидатофитные формации
Формация 1. <i>Phragmiteta australis</i> . Ассоциация 1. <i>Phragmites australis</i> – <i>Chara contraria</i> . Ация 1. <i>Phragmites australis</i> – <i>Chara contraria</i> . Ация 2. <i>Phragmites australis</i> .	Формация 2. <i>Potamogetoneta pectinati</i> . Ация 3. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>P. perfoliatus</i> . Ация 4. <i>Potamogeton pectinatus</i> . Формация 3. <i>Potamogetoneta pusilli</i> . Ация 5. <i>Potamogeton pusillus</i> + <i>Chara fragilis</i> . Формация 4. <i>Lemneta trisulcae</i> . Ассоциация 2. <i>Lemna trisulca</i> + <i>Chara contraria</i> . Формация 5. <i>Chareta contrariae</i> . Ассоциация 3. <i>Chara contraria</i> + <i>Potamogeton pectinatus</i> . Ация 5. <i>Chara contraria</i> . Ация 6. <i>Lemna minor</i> – <i>Chara contraria</i> + <i>Zannichellia palustris</i> . Формация 6. <i>Chareta kirghisori</i> . Ация 7. <i>Chara kirghisorum</i> . Формация 7. <i>Chareta vulgaris</i> . Ация 8. <i>Chara vulgaris</i> .

***Chara aspera***. В водных объектах Западно-Сибирской равнины было обследовано 15 ценопопуляций *C. aspera*. Во флоре ценокомплекса отмечено 14 видов гидромакрофитов, в том числе 9 видов цветковых (64,3 %) и 5 видов макроскопических водорослей (35,7 %). Цветковые гелофиты представлены 6 видами (42,9 %): *Phragmites australis*, *Butomus umbellatus*, *Alisma gramineum*, *Eleocharis palustris*, *Bolboschoenus maritimus*, *Sagittaria sagittifolia*; гидатофиты – 2 видами (14,3 %): *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*. В неко-

торых растительных группировках отмечена погруженная форма *Alisma gramineum*. Из плейстофитов зарегистрирован 1 вид (7,1 %) *Persicaria amphibia*. Макроскопические водоросли представлены 5 видами (35,7 %) из отдела Charophyta: *Chara fragilis*, *C. aspera*, *C. canescens*, *C. vulgaris*, *Nitella hyalina*.

Большинство группировок с участием *C. aspera* являются маловидовыми проценозами. Проективное покрытие *C. aspera* в некоторых группировках достигало 15–25 %. Стабильные фитоценозы с участием *C. aspera* (ПП 30 %) были отмечены в оз. Пичужкино, где вид совместно с *C. canescens* (ПП 10 %) формировал нижний ярус в фитоценозе *Phragmites australis* – *Potamogeton pectinatus* + *Chara aspera* + *C. canescens*. Сообщество является редким на Западно-Сибирской равнине, в связи с чем было рекомендовано для включения в число охраняемых ботанических объектов Новосибирской обл. (\*Свириденко, Свириденко, 2004).

В ценокомплекс *C. aspera* входят 1 ассоциация и 7 аций, которые относятся к 4 формациям из 2 классов формаций подтипа пресноводной макрофитной растительности (табл. 15).

Таблица 15

Состав ценокомплекса *Chara aspera*  
на Западно-Сибирской равнине

Тип континентальноводной макрофитной растительности	
Подтип пресноводной макрофитной растительности	
Класс 1. Гелофитные формации	Класс 2. Гидатофитные формации
Формация 1. <i>Phragmites australis</i> . Ассоциация 1. <i>Phragmites australis</i> – <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Chara aspera</i> + <i>C. canescens</i> . Ация 1. <i>Phragmites australis</i> + <i>Bolboschoenus maritimus</i> – <i>Persicaria amphibia</i> – <i>Alisma gramineum</i> *. Ация 2. <i>Phragmites australis</i> + <i>Alisma gramineum</i> . Ация 3. <i>Phragmites australis</i> – <i>Chara aspera</i> . Формация 2. <i>Alismateta graminei</i> . Ация 4. <i>Alisma gramineum</i> . Ация 5. <i>Alisma gramineum</i> – <i>Nitella hyalina</i> .	Формация 3. <i>Potamogeton pectinatus</i> . Ация 6. <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>P. perfoliatus</i> . Формация 4. <i>Potamogeton perfoliatus</i> . Ация 7. <i>Potamogeton perfoliatus</i> .

Примечание. Звездочкой (\*) отмечена подводная форма вида.

На Западно-Сибирской равнине *C. aspera* участвует в сложении преимущественно временных гидрофильных растительных группировок и проявляет стратегию эксплерента.

***Chara braunii*.** На исследованной территории было составлено 10 геоботанических описаний группировок с участием *C. braunii*. Флористический состав ценокомплекса *C. braunii* включает 22 вида, в том числе 19 видов цветковых гидрофитов (86,4%) и 3 вида макроскопических водорослей (13,6 %). Цветковые гелофиты представлены 8 видами (36,4 %) (*Typha angustifolia*, *T. laxmannii*, *Butomus umbellatus*, *Bolboschoenus maritimus*, *Sparganium erectum*, *Eleocharis acicularis*, *E. palustris*, *Persicaria lapathifolia*), гидатофиты – 9 (40,9 %) (*Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. compressus*, *P. pusillus*, *Hydrilla verticillata*, *Zannichellia palustris*, *Caulinia minor*, *Callitriche hermaphroditica*), плейстофиты – 2 (9,1 %) (*Persicaria amphibia*, *Nymphoides peltata*). Совместно с *C. braunii* из представителей отдела Charophyta обнаружены единичные особи *C. fragilis* и *Nitella mucronata*. Проективное покрытие *C. braunii* в ценозах чаще не превышало 5 % (максимальное – 20 %). Выявленные группировки были классифицированы как проценозы, образованные на участках с нарушенной растительностью или на вновь сформированных акваториях. В ценокомплекс *C. braunii* входят 5 аций из 3 формаций и 2 классов формаций подтипа пресноводной макрофитной растительности (табл. 16).

Таблица 16

Состав ценокомплекса *Chara braunii*  
на Западно-Сибирской равнине

Тип континентальноводной макрофитной растительности	
Подтип пресноводной макрофитной растительности	
Класс 1. Гелофитные формации	Класс 2. Гидатофитные формации
Формация 1. <i>Typheta laxmannii</i> . Ация 1. <i>Typha laxmannii</i> – <i>Eleocharis acicularis</i> . Формация 2. <i>Butometa umbellati</i> . Ация 2. <i>Butomus umbellatus</i> . Ация 3. <i>Butomus umbellatus</i> + <i>Sparganium erectum</i> – <i>Potamogeton perfoliatus</i> . Формация 3. <i>Zannichellieta palustris</i> . Ация 4. <i>Zannichellia palustris</i> .	Формация 4. <i>Chareta braunii</i> . Ация 5. <i>Chara braunii</i> .

Вид *C. braunii*, участвующий в сложении временных группировок, проявляет на территории исследований исключительно стратегию эксплорента.

***Nitella hyalina*.** Оценка ценокомплекса *N. hyalina* проведена по 15 геоботаническим описаниям растительных группировок. Флора ценокомплекса *N. hyalina* включает 26 видов, в том числе 20 (76,9 %) – цветковых и 6 (23,1 %) – макроскопических водорослей. Цветковые гелофиты представлены 9 видами (34,6 %): *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris*, *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis palustris*; гидатофиты – 11 (42,3 %): *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. crispus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *P. pusillus*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Callitriche hermaphroditica*, *Ceratophyllum demersum*, *Batrachium circinatum*. В некоторых группировках была отмечена подводная форма *Alisma gramineum*. Макроскопические водоросли представлены 5 видами (19,2 %) из отдела Charophyta: *Chara fragilis*, *C. tomentosa*, *C. aspera*, *C. vulgaris*, *Nitella hyalina* и 1 видом (3,9 %) из отдела Chlorophyta (*Enteromorpha intestinalis*).

Группировки с участием *N. hyalina* являлись маловидовыми (1–6, реже 7–14 видов). Большинство из них оценены как проценозы. В таких группировках проективное покрытие этого вида находилось в пределах 5–10 %, редко достигало 35–60 %. Моновидовые стабильные фитоценозы *N. hyalina* отмечены в водохранилище-охладителе Экибастузской ГРЭС-2 (Павлодарская обл., Республика Казахстан), где проективное покрытие вида составляло 100 % (Свириденко и др., 2012 в, 2013 б).

В ценокомплекс *N. hyalina* входят 2 ассоциации и 5 аций, относящихся к 4 формациям подтипа пресноводной макрофитной растительности (табл. 17).

В целом в обследованных водных объектах Западно-Сибирской равнины *N. hyalina* проявляет преимущественно стратегию эксплорента, реже стратегию пациента, выполняющего функцию эдификатора в моноценозах и маловидовых группировках.

Таблица 17

Состав ценокомплекса *Nitella hyalina*  
на Западно-Сибирской равнине

Тип континентальноводной макрофитной растительности	
Подтип пресноводной макрофитной растительности	
Класс 1. Гелофитные формации	Класс 2. Гидатофитные формации
Формация 1. <i>Phragmiteta australis</i> . Ация 1. <i>Phragmites australis</i> . Ация 2. <i>Phragmites australis</i> + <i>Alisma gramineum</i> . Формация 2. <i>Alismateta graminei</i> . Ация 3. <i>Alisma gramineum</i> . Ация 4. <i>Alisma gramineum</i> – <i>Potamogeton berchtoldii</i> + <i>P. friesii</i> . Ация 5. <i>Alisma gramineum</i> – <i>Nitella hyalina</i> .	Формация 3. <i>Myriophylleta spicati</i> Ассоциация 1. <i>Myriophyllum spicatum</i> + <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>Ceratophyllum demersum</i> + <i>Enteromorpha intestinalis</i> . Формация 4. <i>Nitellata hyalinae</i> . Ассоциация 2. <i>Nitella hyalina</i> . Ация 4. <i>Nitella hyalina</i> . Ация 5. <i>Nitella hyalina</i> + <i>Potamogeton pectinatus</i> + <i>P. perfoliatus</i> .

## 6.2. Ценокомплексы редких видов

К малораспространенным (редким) видам харофитов на Западно-Сибирской равнине можно отнести *Chara aculeolata*, *C. altaica*, *C. baueri*, *C. delicatula*, *C. kirghisorum*, *C. neglecta*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *Nitellopsis obtusa*, *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. mucronata*, *N. syncarpa*, *Tolypella prolifera*, *Lamprothamnium papulosum*. Эти виды представлены на данной территории довольно ограниченным числом ценопопуляций. За весь период исследований обнаружено по 3–8 ценопопуляций таких видов, как *Chara altaica*, *C. kirghisorum*, *C. neglecta*, *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. mucronata*, *Tolypella prolifera*, и только по 1–2 ценопопуляции *C. aculeolata*, *C. baueri*, *C. delicatula*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *Nitella syncarpa*, *Nitellopsis obtusa*, *Lamprothamnium papulosum*.

Большинство редких видов проявляло стратегию эксплерентов, участвуя в формировании временных растительных группировок. Проективное покрытие харофитов в таких группировках часто не превышало 5 %, реже достигало 10–25 %. Только виды *Chara aculeolata*, *C. kirghisorum* и *Nitella mucronata* участвовали в сложении как проценозов, так и относительно устойчивых растительных сообществ, преимущественно моноценозов или маловидовых группировок, с проективным покрытием от 15–20 до 50–80 %,

проявляя стратегию пациентов и выполняя функцию эдификаторов.

Вид *Chara aculeolata* в качестве доминанта-эдификатора с проективным покрытием 80 % формировал мало-видовую группировку, относящуюся к ассоциации *Chara aculeolata + Potamogeton lucens*. Фитоценоз принадлежит к формации *Chareta aculeolatae* класса гидатофитных формаций (\*Свириденко и др., 2009).

Вид *Chara altaica* отмечен в качестве ассектатора в составе 7 группировок, принадлежащих к формации *Bolboschoeneta maritimi* (ация *Bolboschoenus maritimus + Alisma gramineum – Chara canescens + C. altaica + Cladophora glomerata*) класса гелофитных формаций и к формациям *Potamogetoneta pectinati* (ация *Potamogeton pectinatus*), *Potamogetoneta perfoliati* (ация *Potamogeton perfoliatus + Cladophora glomerata*), *Chareta tomentosae* (ассоциация *Chara tomentosa + Najas marina*) и *Chareta canescentis* (ация *Chara canescens + Potamogeton pectinatus*) класса гидатофитных формаций. Проективное покрытие *C. altaica* в группировках было менее 5 %, редко достигало 5–10 %.

Вид *Chara baueri* как субдоминант обнаружен во временной растительной группировке, относящейся к формации *Lemneta trisulcae* класса гидатофитных формаций. Данная группировка была отнесена к ации *Lemna trisulca* (ПП 60–70 %) + *Potamogeton pusillus* (ПП 10 %) + *Chara baueri* (ПП 15 %).

Вид *Chara delicatula* с проективным покрытием меньше 5 % входил в состав временной растительной группировки, относящейся к формации *Potamogetoneta pectinati* класса гидатофитных формаций: ация *Potamogeton pectinatus* (ПП 15 %).

Вид *Chara kirghisorum* обнаружен в 6 растительных группировках, в том числе в 3 группировках формации *Chareta kirghisori* он являлся доминантом-эдификатором (ПП 15–20 %). Все группировки отнесены к 3 формациям класса гидатофитных формаций: *Ceratophylleta demersi* (ассоциация *Ceratophyllum demersum*), *Chareta contrariae* (ация *Chara contraria*) и *Chareta kirghisori* (ассоциация *Chara kirghisorum*, ация *Chara kirghisorum*)

Вид *Chara neglecta* с проективным покрытием до 5 % уча-

ствовал как ассектатор во временных растительных группировках, относящихся к формациям *Potamogetoneta pectinati* (ация *Potamogeton pectinatus*), *Chareta canescentis* (ация *Chara canescens* + *Potamogeton pectinatus*), *Tolypelleta proliferae* (ация *Tolypella prolifera*) класса гидатофитных формаций.

Вид *Chara schaffneri*, имеющий проективное покрытие менее 5 %, найден в составе временной группировки, принадлежащей к формациям *Butometa umbellati* (ация *Butomus umbellatus*) класса гелофитных формаций. В сложении группировки, кроме указанных видов, участвовали также *Nimphaea candida*, *Batrachium circinatum*.

Вид *Chara tenuispina* собран в разреженной (ПП менее 5 %) моновидовой группировке, относящейся к формации *Chareta tenuispinae* (ация *Chara tenuispina*) класса гидатофитных формаций.

Вид *Nitella confervacea* как содоминант (ПП до 5–25 %) входил в состав временных группировок формации *Nitellata confervaceae* (ация *Nitella confervacea*, ация *Nitella confervacea* + *Potamogeton pusillus* + *Chara fragilis*), а также как ассектатор – в группировку формации *Lemneta trisulcae* (ация *Lemna trisulca* + *Potamogeton pusillus* + *Chara baueri*) класса гидатофитных формаций.

Вид *Nitella flexilis* в качестве ассектатора (ПП до 5 %, редко до 10 %) участвовал в сложении проценозов, относящихся к формации *Potamogetoneta perfoliati* (ация *Potamogeton perfoliatus*) класса гидатофитных формаций.

Вид *Nitella mucronata* отмечен в 5 растительных группировках, относящихся к формациям *Nitellata mucronatae* и *Chareta vulgaris* класса гидатофитных формаций. Проективное покрытие вида достигало 50–70 % в стабильных моноценозах (ассоциация *Nitella mucronata*) и малопродуктивных группировках (ассоциация *Nitella mucronata* + *Ceratophyllum demersum*), относящихся к формации *Nitellata mucronatae*. В качестве ассектатора *N. mucronata* (ПП менее 5 %) входил в состав проценоза, принадлежащего к формации *Chareta vulgaris* (ация *Chara vulgaris*).

Вид *Nitella syncarpa* найден с проективным покрытием до 5 % во временной группировке, принадлежащей к формации *Potamogetoneta pusilli* класса гидатофитных формаций (ация *Potamogeton pusillus* + *Lemna trisulca*).

Вид *Tolypella prolifera* собран во временных группировках, относящихся к формации *Phragmiteta australis* (ация *Phragmites australis*) класса гелофитных формаций, и к формациям *Potamogetoneta perfoliati* (ация *Potamogeton perfoliatus*), *Lemneta trisulcae* (ация *Lemna trisulca* + *Tolypella prolifera*), *Chareta contrariae* (ация *Chara contraria*), *Tolypelleta proliferae* (ация *Tolypella prolifera*) класса гидатофитных формаций. Проективное покрытие *T. prolifera* в большинстве группировок составляло меньше 5 %, редко достигало 10 % (ация *Tolypella prolifera*).

Вид *Nitellopsis obtusa* отмечен с проективным покрытием меньше 5 % в проценозах формации *Potamogetoneta perfoliati* (ация *Potamogeton perfoliatus*, ация *Potamogeton perfoliatus* + *Cladophora glomerata*) класса гидатофитных формаций.

Вид *Lamprothamnium papulosum* с проективным покрытием до 5 % участвовал в сложении временных группировок формации *Ruppia drepanensis* (ация *Ruppia drepanensis*) класса галогидатофитных формаций.

Всего среди основных синтаксонов в ценокомплексе отдела Charophyta в водных объектах Западно-Сибирской равнины установлены 41 ассоциация (39,4 %) и 63 ации (60,6 %), что объективно отражает фитоценологическую связь представителей этого отдела преимущественно с нестабильными группировками континентальноводной макрофитной растительности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Западно-Сибирской равнине известно 25 видов харовых водорослей из 5 родов, 3 семейств, 1 класса, в том числе *Nitella gracilis* и *Chara fischeri* приводятся для этой территории только по ранним литературным сведениям. В ходе проведенных исследований впервые для Западно-Сибирской равнины были указаны *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. syncarpa*, *Tolypella prolifera*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara baueri*, *C. neglecta*, *C. tenuispina*, *Lamprothamnium papulosum* (36 % всего видового состава). Максимальное число видов харовых водорослей сосредоточено в водных объектах степной и лесостепной ботанико-географических зон, для которых характерна самая высокая теплообеспеченность в пределах равнины (100–120 ккал/см<sup>2</sup> в год). В этих южных районах харовые водоросли отмечены примерно в 1 водном объекте из каждых 10–15 обследованных. В большинстве случаев в таком водоеме существует только 1–2 вида харофитов. Повышенным видовым разнообразием харовых водорослей отличаются оз. Большие Чаны в Новосибирской обл. Российской Федерации (4 вида), а также оз. Большой Тарангул (9 видов) и р. Иманбурлук (4 вида) в Республике Казахстан. С уменьшением теплообеспеченности на севере лесной и лесотундровой зонах резко снижается количество видов харофитов и их относительная встречаемость (1 популяция на 20–40 обследованных водных объектов). В лесотундровой зоне харовые водоросли представлены единственным видом *Nitella flexilis*. В тундровой зоне представители этого отдела до настоящего времени не обнаружены, хотя при детальном исследовании возможны находки малочисленных инвазивных популяций некоторых видов. С учетом этих данных было отмечено, что определяющим фактором зонального распределения видов харовых водорослей является изменение теплообеспеченности в широтном направлении. Заметное снижение видового разнообразия и относительной встречаемости харофитов от южных границ Западно-Сибирской равнины в северном направлении в целом также отражает основной путь миграции видов макроскопических водных растений на эту территорию.

В условиях низкой прозрачности поверхностных вод За-

падно-Сибирской равнины максимальная глубина распространения харовых водорослей не превышает 3,5 м, в большинстве экотопов харофиты обитают на глубине до 0,6 м.

На этой территории харовые водоросли развиваются преимущественно на илистых, илесто-песчаных и песчаных грунтах. Максимальное число экотопов видов характеризуется именно илистыми грунтами (более 54 %).

Большинство видов харовых водорослей региона входят в пресноводный флористический комплекс, представители которого обитают при минерализации меньше 1–3 г/дм<sup>3</sup>, но некоторые из них способны расти также в слабосоленоватых водах с минерализацией до 5 г/дм<sup>3</sup> или даже в среднесолоноватых водах с минерализацией до 8–15 г/дм<sup>3</sup>. Поэтому в пресноводном комплексе были выделены группы видов: ультрапресноводная, типично пресноводная, условно-пресноводная, слабосоленовато-пресноводная и среднесолоновато-пресноводная. Ультрапресноводная группа включает виды, выдерживающие минерализацию до 0,2(0,3) г/дм<sup>3</sup> – *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. gracilis*, *N. syncarpa*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara baueri*, *C. braunii*. Типично пресноводная группа объединяет виды, которые обитают в водах с минерализацией до 1 г/дм<sup>3</sup>: *Nitella hyalina*, *N. mucronata*, *Tolypella prolifera*, *Chara aculeolata*, *C. aspera*, *C. delicatula*, *C. kirghisorum*, *C. tenuispina*. Условно-пресноводная группа состоит из видов, выдерживающих минерализацию до 2–3 г/дм<sup>3</sup>: *Chara schaffneri* и *C. tomentosa*. Слабосоленовато-пресноводная группа имеет в своем составе виды, способные выдерживать минерализацию до 5 г/дм<sup>3</sup>: *Chara contraria*, *C. fragilis*, *C. neglecta*, *C. vulgaris*. Среднесолоновато-пресноводная группа представлена видами, которые встречаются при минерализации до 8 г/дм<sup>3</sup>: *Chara altaica*, *C. canescens*. Вид *Lamprothamnium papulosum* встречается только в высокоминерализованных водах (44,1–44,9 г/дм<sup>3</sup>) и является представителем среднесолоновато-соляноводной группы соляноводного флористического комплекса.

При минимальных значениях общей жесткости воды (0,5–2,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>) отмечены представители ультрапресноводной группы видов: *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. syncarpa*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara baueri*, *C. braunii*, а также *Chara aculeolata* из типично пресноводной группы ви-

дов. Другие типично пресноводные виды (*Nitella hyalina*, *Tolypella prolifera*, *Chara aspera*, *C. delicatula*, *C. kirghisorum*, *C. tenuispina*) отмечены в водах мягких и среднежестких (1,6–7 мг-экв/дм<sup>3</sup>). Виды условно-пресноводной группы *Chara fragilis*, *C. schaffneri*, *C. tomentosa* встречаются в мягких, средней жесткости и жестких водах (от 2,2 до 10,6–13,1 мг-экв/дм<sup>3</sup>). В более широких диапазонах жесткости воды – от мягких до жестких и очень жестких отмечены представители слабосоленовато-пресноводной и среднесоленовато-пресноводной групп: *Chara neglecta* (от 2,8 до 19,8 мг-экв/дм<sup>3</sup>), *C. altaica*, *C. contraria*, *C. vulgaris* (от 2,6–5,3 до 32,2–37,3 мг-экв/дм<sup>3</sup>), *C. canescens* (от 2,8 до 67,1 мг-экв/дм<sup>3</sup>). Эти виды можно считать индифферентными по отношению к жесткости воды. Вид *Lamprothamnium papulosum* из среднесоленовато-соляноводной группы соляноводного флористического комплекса встречен в экотопах с очень жесткой водой (334–351 мг-экв/дм<sup>3</sup>).

Согласно данным, полученным на Западно-Сибирской равнине, не было подтверждено представление о кальцефильности харофитов. Водные объекты, в которых существуют популяции харовых водорослей, достоверно не отличаются по кальциевой жесткости от водных объектов, в которых не были найдены эти растения.

По отношению к трофности водной среды харофиты оценены в основном как обитатели мезо-евтрофных вод (*Nitella confervacea*, *N. hyalina*, *Tolypella prolifera*, *Lamprothamnium papulosum*, *Chara aculeolata*, *C. altaica*, *C. baueri*, *C. braunii*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. fragilis*, *C. neglecta*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *C. vulgaris*) и олиго-мезотрофных вод (*Nitella flexilis*, *N. gracilis*, *N. mucronata*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara aspera*, *C. delicatula*, *C. tomentosa*). Наиболее толерантным к олиготрофным условиям водной среды является вид *Chara kirghisorum* (олиготрофный или олиго-мезотрофный вид).

По отношению к сапробности водной среды харофиты в большинстве являются олиго-бетамезосапробными видами, только *Nitella flexilis*, *Nitellopsis obtusa* и *Chara kirghisorum* отнесены к олигосапробным, а *Lamprothamnium papulosum* – к бета-мезосапробным представителям отдела.

Харовые водоросли отмечены в водах с диапазоном pH от 6,5 до 10,2. В нейтральных и слабощелочных водах (pH от

7,2 до 8,5–8,6) были обнаружены виды: *Nitella confervacea*, *N. hyalina*, *Tolypella prolifera*, *Chara aculeolata*, *C. altaica*, *C. aspera*, *C. baueri*, *C. braunii*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. delicatula*, *C. kirghisorum*, *C. neglecta*, *C. schaffneri*, *C. tenuispina*, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*. В нейтральных, слабощелочных и щелочных водах встречается *Chara fragilis* (pH от 7,2 до 9,2), в сильно щелочных водах (pH от 9,4 до 10,2) – *Lamprothamnium papulosum*. Слабокислая реакция воды зарегистрирована в экотопе *Nitella syncarpa* (pH = 6,5) (способность этого вида развиваться в диапазоне от слабокислых до слабощелочных вод при pH от 6,5 до 8 известна по литературным данным).

В ходе работы было отмечено, что более существенными биоморфологическими признаками харофитов являются продолжительность жизненного цикла, особенности вегетативных структур, обеспечивающих возобновление и вегетативное размножение, потенциальные размеры талломов. В представленной системе экобиоморф Западно-Сибирской равнины на основании этих признаков выделено 2 типа, 4 класса и 7 секций жизненных форм, в пределах которых выполнена дифференциация экобиоморф 23 видов с учетом экологической толерантности видов по отношению к ведущим факторам водной и грунтовой сред обитания. Большинство экобиоморф (75 %) в условиях сезонного климата региона являются многолетними (вегетативно однолетними). Из них экобиоморфы, переживающие зимний сезон благодаря образованию узловых клубеньков, составляют 45 %, экобиоморфы, образующие ризоидные клубеньки и экобиоморфы с зимующими верхушками талломов – по 15 %. Однолетними экобиоморфами характеризуются 25 % видов региона.

В водных объектах Западно-Сибирской равнины было обследовано 257 ценопопуляций 23 видов харофитов и выполнено 197 геоботанических описаний растительных группировок с их участием, что позволило оценить ценокомплекс харовых водорослей. Флористический список растительных группировок с участием харофитов насчитывает 106 видов макроскопических гидрофильных растений. Ведущими по числу видов являются отделы Magnoliophyta и Charophyta, объединяющие 88 % видов флоры ценокомплекса. Растительные группировки с участием харовых водорослей от-

носятся к типу континентальноводной макрофитной растительности – Hydromacrophytosa. Ценокомплексы харовых водорослей в пределах этого типа распределены в 2 подтипа: подтип 1 – пресноводная макрофитная растительность, и подтип 2 – соляноводная макрофитная растительность.

Большинство харофитов (21 вид) входит в группировки пресноводной макрофитной растительности. Ценопопуляции *Chara canescens* отмечены в группировках пресноводной и соляноводной макрофитной растительности. Ценопопуляции *Lamprothamnium papulosum* обнаружены только в группировках соляноводной макрофитной растительности.

Основное количество ценопопуляций харофитов связано с группировками из класса гидатофитных формаций Hydatophytetosa подтипа пресноводной макрофитной растительности (71,8 %), которые имеют одноярусную структуру (иногда с подъярусами высоких, средневысоких и низких гидатофитов). Ценопопуляции харофитов из группировок гелофитных формаций (Helophytetosa) этого подтипа составляют 25,7 %, из плейстофитных группировок (Pleistophytetosa) – 1,5 %. Ценопопуляции харофитов из группировок галогидатофитных формаций (Halohydatophytetosa) подтипа соляноводной макрофитной растительности очень малочисленны (1 %).

В числе пресноводных гидатофитных формаций особую группу образуют формации харовых водорослей: *Chareta aculeolatae*, *Chareta braunii*, *Chareta canescentis*, *Chareta contrariae*, *Chareta fragilis*, *Chareta kirghisori*, *Chareta tomentosae*, *Chareta tenuispinae*, *Chareta vulgaris*, *Nitellata confervaceae*, *Nitellata flexilis*, *Nitellata hyalinae*, *Nitellata mucronatae*, *Tolypelleta proliferae*. В группировках, относящихся к этим формациям, харофиты иногда выступают доминантами-эдификаторами. Эти виды имеют проективное покрытие от 5–10 % в проценозах до 100 % в сформированных относительно стабильных фитоценозах. Среднее проективное покрытие в растительных группировках, относящихся к группе формаций харовых водорослей, составляет в регионе 31 %.

В водных объектах Западно-Сибирской равнины большинство растительных группировок с участием харофитов (69 %) представляют собой проценозы (временные группи-

ровки). Для них характерен несбалансированный видовой состав, невыраженная ярусная структура и нередко низкое или умеренное проективное покрытие доминантов. К стабильным фитоценозам принадлежит только 31 % от числа рассмотренных группировок из состава ценокомплекса отдела Charophyta.

Выполненные исследования позволили обратить внимание на необходимость сохранения стабильных популяций харофитов в отдельных непересыхающих озерах северных районов Республики Казахстан, а также в Новосибирской и Омской областях Российской Федерации. В результате проведенных исследований была отмечена целесообразность включения видов харовых водорослей в список редких растений, требующих режима охраны на Западно-Сибирской равнине. На территории Российской Федерации впервые для регионов Западно-Сибирской равнины виды *Chara braunii*, *C. canescens*, *C. contraria* были включены в список охраняемых растений Омской обл. со статусом 1 (E) – вид, находящиеся под угрозой исчезновения.

Полученные новые материалы показали возможность формирования новых стабильных популяций редких видов харофитов даже в техногенных гидроэкосистемах. В частности, было отмечено формирование популяций *Chara kirghisorum* и *Nitella hyalina* в крупном водохранилище-охладителе Экибастузской ГРЭС-2 (Республика Казахстан), созданном за счет удаления рассолов и засоленных донных отложений из котловины гипергалинного озера и последующего наполнения котловины пресной водой.

Западно-Сибирская равнина относится к числу регионов, отличающихся большим разнообразием водных объектов по ведущим гидрохимическим параметрам. Особенно разнообразны по составу растворенных солей, уровням минерализации и жесткости поверхностные воды степной и лесостепной ботанико-географических зон. Высокая динамика общей увлажненности юга Западно-Сибирской равнины определяет весьма динамичный гидрологический и гидрохимический режим водных объектов, которые имеют преимущественно атмосферное питание. В ходе сезонных, многолетних и вековых циклов общей увлажненности местные водные объекты и их основные среды (водная, грунто-

вая) неоднократно проходят контрастные стадии развития. В многоводные фазы трансгрессивно-регрессивных циклов при высоких уровнях происходит распределение воды и обогащение грунтов органическим веществом, в маловодные фазы при обмелениях (до полного высыхания) отмечают осолонение воды и минерализацию органического вещества в грунтах. При этом режиме значительные акватории существуют временно (периодически пересыхают), что приводит к формированию в этих экотопах несбалансированных растительных группировок (проценозов), характерных для начальных стадий циклических сукцессий. Значительное разнообразие гидроэкотопов обеспечивает возможность вселения новых видов растений в местные водные объекты в ходе массовых сезонных миграций водоплавающих птиц.

В целом обширная территория Западно-Сибирской равнины заселена широкоареальными видами растений, что определяет миграционный тип и молодой возраст региональной флоры. Это общеизвестное положение полностью относится и к такому парциальному элементу флоры, как водная макрофитная флора, сформированная макроскопическими гидрофильными высшими и низшими растениями. В последнее время в ходе специального изучения гидромакрофитов в водоемах Западно-Сибирской равнины были отмечены локальные популяции видов макроскопических водорослей из разных отделов, как правило, также широкоареальных, но ранее не указанных для этого региона или обнаруженных только в единичных пунктах: *Nitella confervacea*, *N. flexilis*, *N. syncarpa*, *Tolypella prolifera*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara baueri*, *C. neglecta*, *C. tenuispina*, *Lamprothamnium papulosum*, *Spirogyra daedalea*, *S. hungarica*, *S. mirabilis*, *S. subcolligata*, *Vaucheria aversa*, *V. schleicheri*, *Percursaria percursa*, *Chaetophora incrassata* и некоторых других. Находки этих видов, часто представленных малочисленными временными популяциями в составе несбалансированных растительных группировок, занимающих эфемерные гидроэкотопы, указывают на естественный, активно протекающий процесс миграции гидромакрофитов на территорию Западно-Сибирской равнины.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С. А., Бажаева З. И., Староверов О. В. Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. 240 с.

Аладин Н. В. О смещении барьера критической солёности в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных // Зоол. журн., 1983. Т. 62. Вып. 5. С. 689–694.

Алекин А. О. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1970. 444 с.

Амиргалиев Н. А. Гидрохимия канала Иртыш – Караганда. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 200 с.

Архипов С. А., Вдовин В. В., Мизеров Б. В., Николаев В. А. Западно-Сибирская равнина (История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока). М.: Наука, 1970. 280 с.

Атлас Тюменской области. М.; Тюмень, 1971. Вып. 1. 216 с.

Афонская Т. В., Сергеев А. И. Современные тектонические движения и их отражение в характере и степени заболоченности Западно-Сибирской низменности на примере Васюганского Приобья // Вестник МГУ. Серия геол., 1970. № 4. С. 113–116.

Бабушкин А. Г., Московченко Д. В., Пикунов С. В. Гидрохимический мониторинг поверхностных вод Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. Новосибирск: Наука, 2007. 152 с.

Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Pilies Studio, 2006. 498 с.

Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров. М.: Советская энциклопедия, 1989. 864 с.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Водная растительность СССР // Ботан. журн., 1974. Т. 59. № 12. С. 1728–1733.

Букач В. А., Фиалков Д. Н. Озера Курумбельской степи // Природные ресурсы озер Западной Сибири, прилегающих горных территорий и их рациональное использование. Межвузовский сб. науч. трудов. Новосибирск: Изд-во НГПИ, 1987. С. 57–60.

Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутрен-

них водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.

Бурдыко П. И. Харовые водоросли и некоторые особенности их экологии в водоемах Белоруссии // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН Лит. ССР, 1973. С. 60–66.

Быков Б. А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 234 с.

Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.

Варминг Е. Ойкологическая география растений: Введение в изучение растительных сообществ / Под ред. М. Голенкина и В. Арнольди. М.: Типография И. А. Баландина, 1901. 542 с.

Вейсберг Е. И., Исакова Н. А. Видовой состав Charophyta водоемов Челябинской области // Ботан. журн., 2010. Т. 95. № 10. С. 1437–1443.

Великанов Л. Л., Гарибова Л. В., Горбунова Н. П., Горленко М. В. и др. Курс низших растений. М.: Высшая школа, 1981. 520 с.

Вильгельм Я. Дополнение к изучению харовых водорослей СССР // Известия Главного ботан. сада СССР. Л.: Издание Главного ботан. сада СССР, 1930. Т. 29. Вып. 5–6. С. 582–596.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.

Виноградова К. Л. Проблема жизненных форм у морских бентосных водорослей // Ботан. журн., 1990. Т. 75. № 4. С. 454–461.

Волков Г. А. Простой метод определения сопротивления и емкости мембраны клетки харовых водорослей // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки: Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1973. С. 238–242.

Волков И. А., Волкова В. С., Задкова И. И. Покровные лессовидные отложения и палеогеография юго-запада Западно-Сибирской равнины в плиоцен-четвертичное время. Новосибирск: Наука, 1969. 332 с.

Воронихин Н. Н. Растительный мир континентальных

водоемов. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 410 с.

Воронов А. Г. Геоботаника: Учебн. пос. для ун-тов и пед. ин-тов. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.

Гецен М. В. Воркута и академическая наука: взгляд через поколения. Сыктывкар: Коми респ. типография, 2007. 352 с.

Голлербах М. М. Современное состояние изученности флоры харовых водорослей СССР // Советская ботаника, 1940. № 3. С. 77–86.

Голлербах М. М. О строении стеблевой коры и видовой самостоятельности *Chara sibirica* Mig. // Ботан. материалы отдела споровых раст. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1945. Т. 5. Вып. 10–12. С. 138–142.

Голлербах М. М. Новые данные о редком виде *Chara altaica* A. Br. // Ботан. материалы отдела споровых раст. Ботан. ин-та АН СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. VI. Вып. 1–6. С. 50–59.

Голлербах М. М. Систематический список харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно // Труды Ботан. ин-та АН СССР. Споровые раст. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Серия 11. Вып. 5. С. 20–94.

Голлербах М. М. Основные типы морфологической структуры тела водорослей // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977 а. Т. 3. С. 32–37.

Голлербах М. М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977 б. Т. 3. С. 338–350.

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Харовые водоросли – Charophyta. Л.: Наука, 1983. Вып. 14. 190 с.

Голлербах М. М. Полянский В. И. Пресноводные водоросли и их изучение // Опред. пресновод. водорослей СССР. Общая часть. М.: Наука, 1951. Вып. 1. 200 с.

Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л.: Наука. 1969. 228 с.

Голубев В. Н. Принципы построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1972. Т. 77. Вып. 6. С. 72–80.

Голубев В. Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Ботан. журн., 1973. Т. 58. № 1. С. 3–10.

ГОСТ 17.1.2.04-77. Охрана природы. Гидросфера. Показатели состояния и правила таксации рыбохозяйственных во-

дных объектов. М.: Гос. ком. СССР по стандартам, 1977. 18 с.

Григялис А. И. Харовые водоросли как субстрат развития зообентоса // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1973. С. 40–43.

Двораковский М. С. Экология растений: Учебн. пос. для биологических специальностей вузов. М.: Высшая школа, 1983. 190 с.

Демченко Л. А. Водная растительность оз. Борового // Труды Государственного заповедника «Боровое». Алма-Ата, 1948. Вып. 1. С. 52–61.

Деньгина Р. С. Бентос архипелага Карабайли Аральского моря // Труды лаборатории озераведения. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 8. С. 23–83.

Дзенс-Литовский А. И. Геолого-географические закономерности распространения пресных, солоноватых и соленых озер // Труды III Всесоюз. гидрогеол. съезда. М., 1959. Т. 4. С. 25–34.

Доброхотова К. В. Харовые водоросли в ценозах гидромакрофитов // Труды Всесоюз. гидробиол. общества, 1953. Т. 5. С. 258–263.

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

Долгов Г. И., Никитинский Я. Я. Гидробиологические методы // Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. М.: Мосполиграф, 1927. С. 142–217.

Дулькейт Г. Д., Башмаков В. Н., Башмакова А. Я. Барабинские озера и их рыбное хозяйство // Труды Западно-Сибирского отделения ВНИОРХ. Томск, 1935. Т. 2. С. 18–148.

Евженко К. С. Флора и растительность водных объектов долины р. Тара (Омская область) // Вестник ТГУ. Томск: Изд-во ТГУ, 2010. С. 153–157.

Евсеева Н. С., Земцов А. А. Рельефообразование в лесоболотной зоне Западно-Сибирской равнины. Томск: Изд-во ТГУ, 1990. 241 с.

Ермолаев В. И. Фитопланктон оз. Студеного системы реки Карасук // Водоросли и грибы Западной Сибири. Труды ЦСБС. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1965. Вып. 10. Ч. 2. С. 50–56.

Ермолаев В. И. Водоросли озер нижнего течения реки Карасук // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск: Наука, 1982. С. 69–79.

Ермолаев В. И. Планктонные фитоценозы озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука, 1986. С. 76–88.

Живогляд А. Ф., Кривонос Г. А. О видовом составе и продуктивности харовых водорослей низовий дельты Волги и Северного Каспия // Ботан. журн., 1982. Т. 67. № 5. С. 672–673.

Занин Г. В. Природные условия мелиорации и хозяйственного освоения восточной части Васюганья // Природные условия и особенности хозяйственного освоения северных районов Западной Сибири. М.: Наука, 1969. С. 6–18.

Зарубина Е. Ю., Романов Р. Е. Харовые водоросли (Charophyta) бассейна Верхней Оби и области замкнутого стока Кулундинской низменности // Биология внутренних вод: Проблемы экологии и биоразнообразия. Борок, 2002. С. 6–7.

Земляничина Л. А. Грунтовые воды озерных котловин междуречья Ишим – Иртыш // Озера семиаридной зоны СССР. Л.: Наука, 1970. С. 49–74.

Земцов А. А. Геоморфология Западно-Сибирской равнины (северная и центральная части). Томск: Изд-во ТГУ, 1976. 343 с.

Зубов А. Н. Потенциал покоя и спонтанная биоэлектрическая активность клеток *Nitella flexilis* в растворах с различным ионным составом // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки: Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1973. С. 187–196.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Арктоа. Бриол. журн., 1992. Т. 1 (1–2). С. 1–86.

Ильин В. В. Флора и растительность Канонерского озера // Известия СО АН СССР. Сер. биол. науки. Новосибирск: Наука, 1988. Вып. 2. № 14. С. 23–31.

Инишева Л. И., Земцов А. А., Лисс О. Л., Новиков С. М., Инишев Н. Г. Васюганское болото. Томск: Изд-во ЦНТИ, 2003. 212 с.

Исаков Ю. А., Воробьев К. А. Обзор зимовок и пролета

птиц на Южном Каспии // Труды Всесоюз. орнитол. заповедника Гасан-Кули, 1940. Вып. 1. С. 5–159.

Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.

Катанаева В. Г., Ларин С. И., Ларина Н. С., Шевелева Т. В. Особенности гидрохимического режима озер подтаежного Приишимья // Вестник Тюменского гос. ун-та, 2004. №3. С. 175–183.

Катанская В. М. Водная растительность дельты реки Амударьи // Труды лаборатории озераведения. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 8. С. 113–228.

Катанская В. М. Растительность степных озер Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий // Озера семиаридной зоны СССР. Л.: Наука, 1970. С. 92–135.

Катанская В. М. Водная растительность озер равнинного Казахстана в связи с внутривековой изменчивостью их состояния // Озера Казахстана и Киргизии и их история. Л.: Наука, 1975. С. 216–228.

Катанская В. М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л.: Наука, 1979. 279 с.

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

Катанская В. М. Высшая водная растительность // Пульсирующее озеро Чаны. Л.: Наука, 1982. С. 216–234.

Катанская В. М. Высшая водная растительность озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука, 1986. С. 88–104.

Киприянова Л. М. Современное состояние водной и прибрежно-водной растительности Чановской системы озер // Сиб. экол. журн., 2005. № 2. Т. 12. С. 201–213.

Киприянова Л. М. Водная и прибрежно-водная растительность озер Барабинской низменности и Кулундинской равнины (Западная Сибирь): синтаксономия и экология сообществ // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. Ч. 5. С. 137–139.

Киприянова Л. М. Разнообразие и экология сообществ

харовых водорослей в равнинных озерах юга Западной Сибири (Новосибирская область) // X Съезд Гидробиол. общества при РАН. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 184–185.

Коган Ш. И. Растительность озер Ташаузской области // Изв. АН Туркменской ССР, 1955. № 5. С. 63–69.

Кокин К. А. Экология высших водных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 160 с.

Королук А. Ю., Киприянова Л. М. Растительные сообщества Центральной Барабы (район озера Чаны) // Сиб. экол. журн., 2005. № 2. Т. 12. С. 193–200.

Костин В. А. Материалы к изучению харовых водорослей водоемов Или-Балхашского бассейна // Ботан. материалы Гербария Ин-та ботан. АН КазССР. Алма-Ата, 1987. Вып. 15. С. 128–133.

Костин В. А., Шоякубов Р. Ш. Харовые водоросли водоемов зоны затопления Капчагайского водохранилища (на р. Или), их распределение и экология // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН Лит. ССР, 1973. С. 88–94.

Красная книга Омской области. Омск: Правительство Омской области, ОмГПУ, 2015. 636 с.

Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.

Кянсеп-Ромашкина Н. П. Общий обзор изученности остатков мезо-кайнозойских водорослей СССР // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967. С. 168–175.

Кянсеп-Ромашкина Н. П. Развитие меловых харовых водорослей в озерных бассейнах юга СССР и сопредельных районов // Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Л.: Наука, 1977. С. 46–47.

Кянсеп-Ромашкина Н. П. Этапы развития харовых водорослей в истории озер аридных зон прошлого // Палеолимнология озер в аридных и гумидных зонах. Л.: Наука, 1985. С. 121–140.

Лавренко Е. М., Свешникова В. М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных

злаков. Предварительное сообщение // Журн. общ. биол., 1965. Т. 26. № 3. С. 261–275.

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

Лавров В. В. Четвертичная история и морфология Северо-Тургайской равнины. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1948. 126 с.

Лезин В. П. Озера Центрального Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1982. 188 с.

Лезин В. А. Реки Тюменской области (южные районы): Справочное пос. Тюмень: Вектор Бук, 1999. 196 с.

Лепнева С. Г. Жизнь в озерах // Жизнь пресных вод СССР / Под ред. Е. Н. Павловского и В. И. Жадина. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 257–552.

Макарова И. В. Жизненные формы диатомовых водорослей // Новости сист. низш. раст., 1974. Т. 11. С. 3–19.

Максимов А. А., Мерзлякова Е. П. Характеристика половодий в пойме Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск: Наука, 1972. С. 362–391.

Малик Л. К. Гидрологические проблемы преобразования природы Западной Сибири. М.: Наука, 1977. 179 с.

Масюк Н. П. О типах морфологической структуры тела водорослей и основных направлениях их эволюции // Ботан. журн., 1985. Т. 70. № 8. С. 1009–1017.

Михайлов В. Н., Добровольский А. Д. Общая гидрология. М.: Высшая школа, 1991. 368 с.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

Мячкова Н. А. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1983. 192 с.

Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные водоросли Сахаро-Гобийской области. Л.: Наука, 1980. 256 с.

Нурашов С. Б. Материалы к изучению харовых водорослей в Казахстане // Изучение растительного мира Казахстана и его охрана. Алматы, 2003. С. 94–97.

Определитель пресноводных водорослей СССР. ТТ. 1–14. Л.: Наука, 1951–1983.

Патова Е. Н., Шабалина Ю. Н., Стерлягова И. Н. Редкие виды водорослей-макрофитов, рекомендуемые к внесению

в Красную книгу Республики Коми // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. Ч. 2. С. 68–70.

Петров Ю. Е. Принципы выделения жизненных форм у морских водорослей // Новости сист. низш. раст., 1974. Т. 11. С. 19–28.

Петрова И. А. Высшая водная растительность озер Южного Урала с различной степенью минерализации // Гидробиол. журн., 1978. Т. 14. Вып. 5. С. 12–18.

Пешков М. А. Сравнительная цитология синезеленых водорослей, бактерий и актиномицетов. М.: Наука, 1966. 246 с.

Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.

Поляков П. П. Макрофлора // Справочник по водным ресурсам СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Т. 13. Гл. 4. С. 44–48.

Поляков П. П. К биологии водных растений степного Казахстана // Ботан. журн., 1952. Т. 2. № 5. С. 678–682.

Попова Т. Г. О двух новых формах водорослей из Западной Сибири // Сист. заметки по материалам Гербария Томского ун-та, 1929. № 4–5. С. 4–6.

Попова Т. Г. К флоре минеральных водоемов Западной Сибири // Известия ГБС, 1930. Т. 29. Вып. 3–4. С. 237–264.

Попова Т. Г. Основные черты распределения и состава водорослевого населения озер Чаны и Яркуль в период многоводья 1947–1948 гг. // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука, 1980. С. 3–45.

Поползин А. Г. Озера юга Обь-Иртышского бассейна. Новосибирск: Зап.-Сиб. книж. изд-во, 1967. 350 с.

Поползин А. Г. Генетические типы озер юга Западной Сибири и их использование в хозяйстве // Природные ресурсы озер Западной Сибири, прилегающих горных территорий и их рациональное использование. Новосибирск: Изд-во НГПИ, 1987. 108 с.

Природа таежного Прииртышья. Новосибирск: Наука, 1987. 256 с.

Природа Ямала. Екатеринбург: УИФ Наука, 1995. 435 с.

Прокопьев Е. П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учебник для биол. фак. вузов. Томск: Изд-во ТГУ, 2001. 340 с.

Прокопьев Е. П. Введение в экологию растений: Учебн. пос. Томск: Изд-во ТГУ, 2004. 164 с.

Пятков Ф. Ф. О значении харовых водорослей озера Иссык-Куль в жизни водоплавающих птиц // Ботан. журн., 1955. Т. 40. № 6. С. 860.

Работнов Т. А. Об экологической нише у растений // Экология, 1995. № 3. С. 246–247.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Раменский Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.

Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.

Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука, 1982. 144 с.

Романов Р. Е. Харовые водоросли (*Charales: Streptophyta*) юга Западно-Сибирской равнины // Раст. мир Азиатской России, 2009. № 1(3). С. 19–30.

Романов Р. Е., Киприянова Л. М. Харовые водоросли юга Западно-Сибирской равнины // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2008. С. 275–277.

Романов Р. Е., Киприянова Л. М. Видовой состав Charophyta водоемов лесостепи и степи Западно-Сибирской равнины // Ботан. журн., 2009. Т. 94. № 11. С. 1632–1646.

Романов Р. Е., Николаенко С. А. Харовые водоросли (*Streptophyta: Charales*) южных районов Тюменской области // Бюлл. Брянского отд. РБО, 2014. № 2(4). С. 9–17.

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 541 с.

Рычин Ю. В. Флора гигрофитов. Определитель по вегетативным признакам сосудистых растений водоемов и сырых и влажных местообитаний Центральной части Европейской территории СССР. М.: Советская наука, 1948. 448 с.

Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Гидрботаника: Прибрежно-водная растительность. М.: Изд. центр «Академия», 2005. 240 с.

Сафонова Т. А. Флора водорослей, ее особенности и роль в биологической продукции водоемов Западной Сибири //

Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. С. 108–117.

Сафонова Т. А. Харовые водоросли (Charophyta) в водоемах Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул: АзБука, 2003. С. 87–89.

Сафонова Т. А., Ермолаев В. И. Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск: Наука, 1983. 152 с.

Свириденко Б. Ф. Современное состояние растительности водохранилищ Северо-Казахстанской и Кустанайской областей // Биол. основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад : Ылым, 1986 а. С. 117–119.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Нарзумского заповедника // Географич. проблемы заповедного дела. Самарканд, 1986 б. С. 122–123.

Свириденко Б. Ф. Харовые водоросли – индикатор урановых вод // Ботан. журн., 1993. Т. 78. № 7. С. 29–37.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 196 с.

Свириденко Б. Ф., Зарипов. Р. Г. Растительность водохранилищ канала Иртыш-Караганда // Четвертая конф. по водным растениям. Борок: Типография Ярославского гос. ун-та, 1995. С. 73–75.

Свириденко Б. Ф., Мамонтов Ю. С., Свириденко Т. В. Разработка системы комплексной оценки экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины на основе использования индикаторных свойств гидромакрофитов // Экол. вестник Югории. Сургут – Ханты-Мансийск, 2010. Т. 7. № 2–3. С. 22–29.

Свириденко Б. Ф., Мамонтов Ю. С., Свириденко Т. В. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины. Омск: Амфора, 2011 а. 231 с.

Свириденко Б. Ф., Мамонтов Ю. С., Свириденко Т. В. Гидромакрофиты в системе мониторинга экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины // Современные проблемы биологических исследований в Западной Сибири и на сопредельных территориях. Сургут: Таймер, 2011 б. С. 17–20.

Свириденко Б. Ф., Мамонтов Ю. С., Свириденко Т. В. Оценка экологического состояния водных объектов Запад-

но-Сибирской равнины на основе индикаторных свойств гидромакрофитов // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования. Томск: Изд-во ТГУ, 2011 в. С. 124–126.

Свириденко Б. Ф., Мамонтов Ю. С., Свириденко Т. В. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины. Сургут: Студия рекламы «Матрешка», 2012 а. 231 с.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Харовые водоросли (Charophyta) во флоре Северо-Казахстанской и Кустанайской областей. Алма-Ата. 1985. Деп. в КазНИИНТИ 12.06.85. № 990. 22 с.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Солевыносливость водных макрофитов Северного Казахстана. Алма-Ата. 1986 а. Деп. в КазНИИНТИ 17.02.86. № 1186. 25 с.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Материалы по солевыносливости водных макрофитов Северного Казахстана // Биол. основы рыбн. хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад: Ылым, 1986 б. С. 115–117.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Харовые водоросли (Charophyta) Северного Казахстана // Ботан. журн., 1990. Т. 75. № 4. С. 564–570.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Новые находки харовых водорослей (Charophyta) в Северном Казахстане // Ботан. журн., 1995. Т. 80. № 9. С. 111–116.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Жизненные формы харовых водорослей (Charophyta) Северного Казахстана // Вестник Омского ун-та. Омск: Изд-во ОмГПУ, 1997 а. № 2(4). С. 32–35.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Ценотическое значение харовых водорослей (Charophyta) в Северном Казахстане // Состояние и перспективы развития Гербариев Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1997 б. С. 109–112.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Харовые водоросли (Charophyta) Баянаульского национального парка (Республика Казахстан) // Естественные науки и экология. Омск: ОмГПУ, 2004. Вып. 8. Кн. 1. С. 117–120.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Флора и растительность водоемов долины реки Глубокий Сабун // Биологиче-

ские ресурсы и природопользование. Сургут: Дефис, 2006. Вып. 9. С. 109–144.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Растительный покров водоемов долины реки Глубокий Сабун (Ханты-Мансийский автономный округ, природный парк «Сибирские Увалы») // Омская биологическая школа. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2007. Вып. 4. С. 24–38.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Фитогеографические особенности водных объектов долины реки Глубокий Сабун в Ханты-Мансийском автономном округе // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Ярославль: Принт-Хаус, 2008. С. 258–261.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Фитомониторинг водных объектов природного парка «Сибирские Увалы» // Человек и Север. Антропология, археология, экология. Тюмень: Изд-во Ин-та проблем освоения Севера СО РАН, 2009 а. Вып. 1. С. 271–275.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Макроскопические водоросли Западно-Сибирской равнины: Учебн. пос. по определению и изучению макроскопических водорослей. Омск: Амфора, 2009 б. 90 с.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Макроскопические водоросли Западно-Сибирской равнины: Учебн. пос. по определению и изучению макроскопических водорослей. Сургут: Изд. центр СурГУ, 2010. 92 с.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Гидромакрофиты в системе биоиндикации экологического состояния водных объектов // Окружающая среда и менеджмент природных ресурсов. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2012. С. 201–204.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Ефремов А. Н., Токарь О. Е., Евженко К. С. Редкие виды макроскопических водорослей Западно-Сибирской равнины // Гидробиотаника 2015. Материалы VIII Всеросс. конф. с междунар. участием по водным макрофитам. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 41–45.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Мамонтов Ю. С. Экологические таблицы для целей фитоиндикации состояния водных объектов при инженерно-экологических изысканиях на территории Ханты-Мансийского автономно-

го округа – Югры // Северный регион: наука, образование, культура. Сургут: ИЦ СурГУ, 2013 а. № 1. С. 40–70.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Окуловская А. Г. Макроскопические водоросли Ханты-Мансийского автономного округа – Югры и проблема их охраны // Сб. трудов биол. фак-та. Сургут: Изд. центр СурГУ, 2011. Вып. 8. С. 25–37.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Окуловская О. Г. Изучение и охрана макроскопических водорослей Ханты-Мансийского автономного округа – Югры // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2012 б. С. 302–303.

Свириденко Б. Ф., Убаськин А. В., Свириденко Т. В. Водная макрофитная растительность водохранилища-охладителя Экибастузской ГРЭС-2 // Сб. трудов биол. фак-та. Сургут: ИЦ СурГУ, 2012 в. Вып. 9. С. 17–36.

Свириденко Б. Ф., Убаськин А. В., Свириденко Т. В. Макроскопические водоросли в экосистеме водохранилища-охладителя Экибастузской ГРЭС-2 // Изучение ботанического разнообразия Казахстана на современном этапе. Алматы: ТОО Изд-во LEM, 2013 б. С. 170–173.

Свириденко Б. Ф., Юрлов А. К. Гиперценотическая организация растительности озер Барабинской равнины (Новосибирская область) // Естественные науки и экология. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2005. Вып. 9. С. 48–57.

Свириденко Т. В., Евженко К. С., Свириденко Б. Ф. Распространение, экология и ценотическое значение *Chara braunii* (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2012 а. С. 298–300.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Редкие растительные сообщества водоемов Барабинской равнины (Новосибирская область) // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана. Тольятти, 2004. С. 244–245.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Харовые водоросли (Charophyta) в Омской области // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 2005. С. 185–186.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Гербарные матери-

алы харовых водорослей (Charophyta) лаборатории гидроморфных экосистем НИИ природопользования и экологии Севера Сургутского государственного университета // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут: Дефис, 2009. Вып. 11. С. 64–100.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Жизненные формы харовых водорослей (Charophyta) Западно-Сибирской равнины // Гидробиотаника 2010. Материалы I (VII) Международ. конф. по водным макрофитам. Ярославль: Принт-Хаус, 2010 а. С. 270–272.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Зональное распределение харовых водорослей (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 2010 б. С. 310–312.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Особенности зонального распределения харовых водорослей (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах. Киров: Изд-во Вятской ГСХА, 2010 в. С. 255–260.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Экобиоморфы харовых водорослей (Charophyta) Западно-Сибирской равнины // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2012. С. 300–301.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Распространение, экология и ценогическое значение *Chara canescens* (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы. Томск: Изд-во ТГУ, 2013. С. 194–199.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Распространение, экология и фитоиндикационная характеристика *Chara kirghisorum* (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине и Казахском мелкосопочнике // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул: Концепт, 2014. С. 175–181.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Распространение, экология и ценогическое значение *Chara tomentosa* L. (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Вестник Тюменского гос. ун-та. Экология и природопользование, 2015 а. Т. 1. № 3(3). С. 97–105.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Хара седеющая

*Chara canescens* Desv. et Lois. // Красная книга Омской области. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2015 б. С. 561.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Хара противоположная *Chara contraria* A. Br. // Красная книга Омской области. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2015 в. С. 560.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф., Евженко К. С. Хара Брауна *Chara braunii* Gmelin // Красная книга Омской области. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2015 а. С. 559.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф., Мурашко Ю. А., Котельная Я. И. Первая находка *Nitella syncarpa* (Thuillier) Chevallier (Nitellaceae, Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Вестник Тюменского гос. ун-та. Экология и природопользование. 2016. Том 2. № 1. С. 61–69.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф., Токарь О. Е., Евженко К. С., Ефремов А. Н. Харовые водоросли (Charophyta) в растительных группировках водных объектов Западно-Сибирской равнины // Природные ресурсы, биоразнообразие и перспективы естественнонаучного образования. Омск: Омскбланкиздат, 2012 б. С. 81–87.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф., Токарь О. Е., Ефремов А. Н. Распространение, экология и ценотическое значение *Chara vulgaris* L. emend. Wallr. (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Вестник Тюменского гос. ун-та. Медико-биол. науки, 2014. № 6. С. 27–36.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф., Токарь О. Е., Евженко К. С. Распространение, экология и ценотическое значение *Chara fragilis* (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Вестник Тюменского гос. ун-та. Экология и природопользование, 2015 б. Т. 1. № 2(2). С. 119–128.

Свириденко Т. В., Токарь О. Е., Евженко К. С., Ефремов А. Н., Свириденко Б. Ф. Новые местонахождения харовых водорослей (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине // Экология и природопользование в Югре. Сургут: Изд. центр СурГУ ХМАО – Югры, 2009. С. 99–100.

Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 71–91.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и

их изучение // Полевая геоботаника. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 146–205.

Серебрякова Т. И. Экологические группы и жизненные формы растений // Ботаника. Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. С. 331–364.

Семкин Б. И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149–163.

Справочник по гидрохимии / Под ред. А. М. Никанорова. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 392 с.

Судницына Д. Н. Жизненные формы планктонных водорослей // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ, 1986. С. 40–45.

Судницына Д. Н. Экология водорослей Псковской области: Учебн. пос. Псков: Изд-во ПГПУ, 2005. 128 с.

Таран Г. С. Водная растительность (Lemnetea, Potametea) поймы р. Оби (в пределах Александровского района Томской области) // Растительность России, 2008. № 12. С. 68–75.

Таубаев Т. Т. Флора и растительность водоемов Средней Азии. Ташкент: Фан, 1970. 492 с.

Токарь О. Е. Флора, растительность и фитоиндикация состояния водных экотопов реки Ишим и пойменных озер в пределах Тюменской области. Ишим: Изд-во ИГПИ, 2006. 208 с.

Токарь О. Е. Макрофитная растительность озер бассейна р. Барсук (Викуловский район, Тюменская область) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология, 2011 а. № 352(11). С. 215–220.

Токарь О. Е. Пространственная организация растительного покрова некоторых озер Викуловского района Тюменской области // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования. Томск: Изд-во ТГУ, 2011 б. С. 130–133.

Топачевский А. В., Масюк Н. П. Пресноводные водоросли Украинской ССР. Киев: Наукова думка, 1984. 334 с.

Трайнаускайте И. Ю., Шаркинене И. Б. Сообщества харовых водорослей в водоемах Литовской ССР // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1973. С. 95–103.

Триполитова Т. К. Материалы к флоре споровых растений Алтая и Томской губернии. II. Водоросли // Изв. Томского ун-та. Томск: Красное Знамя, 1928. Т. 79. № 4. С. 271–325.

Уварова В. И. Изменение гидрохимического состава и качества воды в Обском бассейне под влиянием хозяйственной деятельности // Гидробионты Обского бассейна в условиях антропогенного воздействия: Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. СПб., 1995. Вып. 327. С. 3–19.

Федченко Б. А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. С. 311–338.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.

Форш Т. Б. Гидрохимическая характеристика озер Северного Казахстана в связи с условиями их существования // Озера полуаридной зоны. М.–Л.: Наука, 1963. С. 75–117.

Форш Т. Б. Гидрохимическая характеристика озер семиаридных областей СССР // Озера семиаридной зоны СССР. Л.: Наука, 1970. С. 36–48.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.

Цукерзис Я. М., Тамкявичене Е. А. Роль харовых водорослей в питании речных раков // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1973. С. 44–50.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Шабалина Ю. Н. Водоросли отдела Chlorophyta в стоячих водоемах Среднего Тимана (бассейн реки Ижмы) // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 70–74.

Шаркинене И. Б., Трайнаускайте И. Ю. Экология харовых водорослей Литовской ССР // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР,

1973. С. 104–118.

Шварцев С. Л., Савичев О. Г., Вертман Г. Г. Эколого-геохимическое состояние речных вод Средней Оби // Водные ресурсы, 1996. Т. 23. № 6. С. 723–731.

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

Шехов А. Г. Воздействие осолонения на гидромакрофиты кубанских лиманов // Экология, 1974. № 5. С. 62–67.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

Шишкина Л. А. Гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 288 с.

Шнитников А. В. Влияние внутривековой изменчивости увлаженности бассейнов озер на развитие их депрессий // Озера семиаридной зоны СССР. Л.: Наука, 1970. С. 5–35.

Шоякубов Р. Ш. Распространение харовой водоросли *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J. Groves в водоемах Узбекистана // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1973 а. С. 83–87.

Шоякубов Р. Ш. Анализ харовых водорослей водоемов Средней Азии // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изучению харовых водорослей. Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1973 б. С. 75–82.

Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука. 1976. 144 с.

Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с.  
Bary A. de. Über den Befruchtungsvorgang bei den Charen. Berlin: Monatsber. Kgl. Preuß. Akad. Wiss., 1871. S. 227–239.

Braun A. Characeen (Armlencher – Gewächse) // Kryptogamen-Flora von Schleisen. Breslau, 1876. S. 353–411.

Charophytes of the Baltic Sia / Ed. by Y. Schubert and I. Blindow. Ruggell: A. R. G. Gantner Verlag K.-G., 2003. 330 с.

Dell'Uomo A. Use of algae for monitoring rivers in Italy: current situation and perspectives // Use of algae for monitoring rivers: Agence de l'Eau Artois-Picardie Press, Douai Cedex, 1999. Vol. III. P. 165–179.

Ettl H. Grundriss der allgemeinen Algologie. Jena, 1980. 549 S.

Feldmann J. Les types biologiques d'Algues marines benthiques // Bull. Soc. Bot. France, 1966. P. 45–60.

Gessner F. Hydrobotanik. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, 1955. Bd. 1. 517 S.

Gessner F. Hydrobotanik. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, 1959. Bd. 2. 701 S.

Guerlesquin M. Systématique et biogéographie du genre *Lamprothamnium* (Characées). Caractéristique des biotopes aquatiques saumâtres // Revue des sciences de l'eau, 1992. N° 5(3). P. 415–430.

Hasslow O. J. Einige Characeenbestimmungen // Bot. Notiser, 1939. S. 295–301.

Krause W. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Charales (Charophyceae). Jena; Stuttgart; Lübeck; Ulm, 1997. B. 18. 202 S.

Langangen A. Chara lakes of protective value in southern Norway // Blyttia, 1971. Bd. 29, h. 3. P. 119–131.

Langangen A. Ecology and distribution of Norwegian charophytes // Norw. J. Bot., 1974. N° 21. P. 31–52.

Langangen A. Some morphological and ecological observations on *Chara canescens* (Charophyte) // Cryptogamie, Algologie, 1993. N° 14(4). P. 215–220.

Langangen A., Sviridenko B. F. *Chara baueri* A. Br., a charophyte with a disjunct distribution // Cryptogamie, Algologie, 1995. N° 16 (2). P. 125–132.

Langangen A. Charophytes of the Nordic countries. Oslo, 2007. 103 p.

Migula W. Die Characeen. In: Rabenhorst, L. (ed): Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Kummer, Leipzig, 1897. 765 p.

Migula W. Characeae Rossicae ex herbario Horti Petropolitani. // Труды Императ. СПб. ботан. сада. СПб.: Типо-литография «Герольдъ», 1904. Т. 23. Вып. 3. С. 535–539.

Oltmans Fr. Morphologie und Biologie der Algen. 2 Aufl. Jena, 1922. Bd. 2. 459 S.

Olsen S. Danish Charophyta. Chorological, ecological and biological investigations. København: I Kommission Hos Ejnar Munksgaard, 1944. 244 p.

Raabe U. *Chara baueri* rediscovered in Germany – plus

additional notes on Gustav Heinrich Bauer (1794–1888) and his herbarium // International Research Group on Charophytes News, 2009. 20. P. 13–16.

Raunkier C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. P. 2–104.

Sachs J. von. Die Characeen. // Lehrbuch der Botanik. Leipzig, 1874. 4. Aufl. S. 295–306.

Scharfetter R. Biographien von Pflanzensippen. Wien: Springer Verlag, 1953. 546 S.

Sviridenko B. F., Sviridenko T. V. Distribution and ecology of Charophyta in the Northern Kazakhstan // Acta Micropalaeontologica Sinica. Beijing: Science Press, 2003. 20(2). P. 139–146.

Urban Z., Kalina T. Systema evoluce nizsich roslin. Praha, 1980. 417 S.

Urbaniak J. Ekologia ramienic *Chara contraria* Kütz. i *Chara tomentosa* L. w jeziorach z pojezierza Suwalsko-Augustowskiego // Acta Universitatis Wratislaviensis. Prace Botaniczne LXXIX. Wrocław, 2001. № 2317. P. 215–226.

Van Tieghem Ph. Traité de Botanique. Paris: Éditeur G. Masson, 1891. Deuxième parti. P. 1031–1855.

Wood R. D., Imahori K. Iconograph of the Characeae (Revision of the *Characeae*). Weinheim: Verlag von J. Cramer, 1964. Icon. 1–395.

Wood R. D., Imahori K. Monograph of the *Characeae*. Weinheim: Verlag von J. Cramer, 1965. 904 p.

## Приложение 1 Образцы талломов харовых водорослей



Рис. 1. *Nitella confervacea* из временного водоёма  
в окрестности посёлка Асаново  
(Северо-Казахстанская обл., Республика Казахстан)



Рис. 2. *Nitella confervacea* из оз. Загонное  
(Северо-Казахстанская обл., Республика Казахстан)

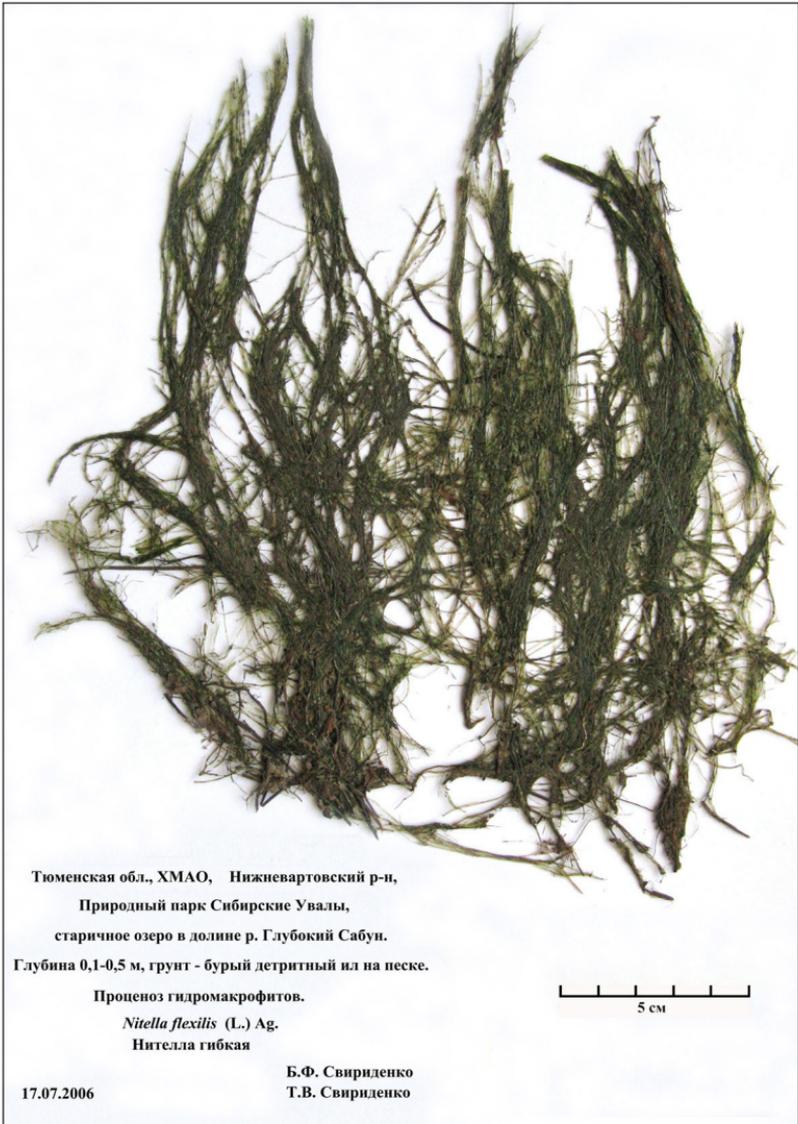


Рис. 3. *Nitella flexilis* из старичного озера в долине р. Глубокий Сабун (Ямало-Ненецкий автономный округ, Тюменская обл.)

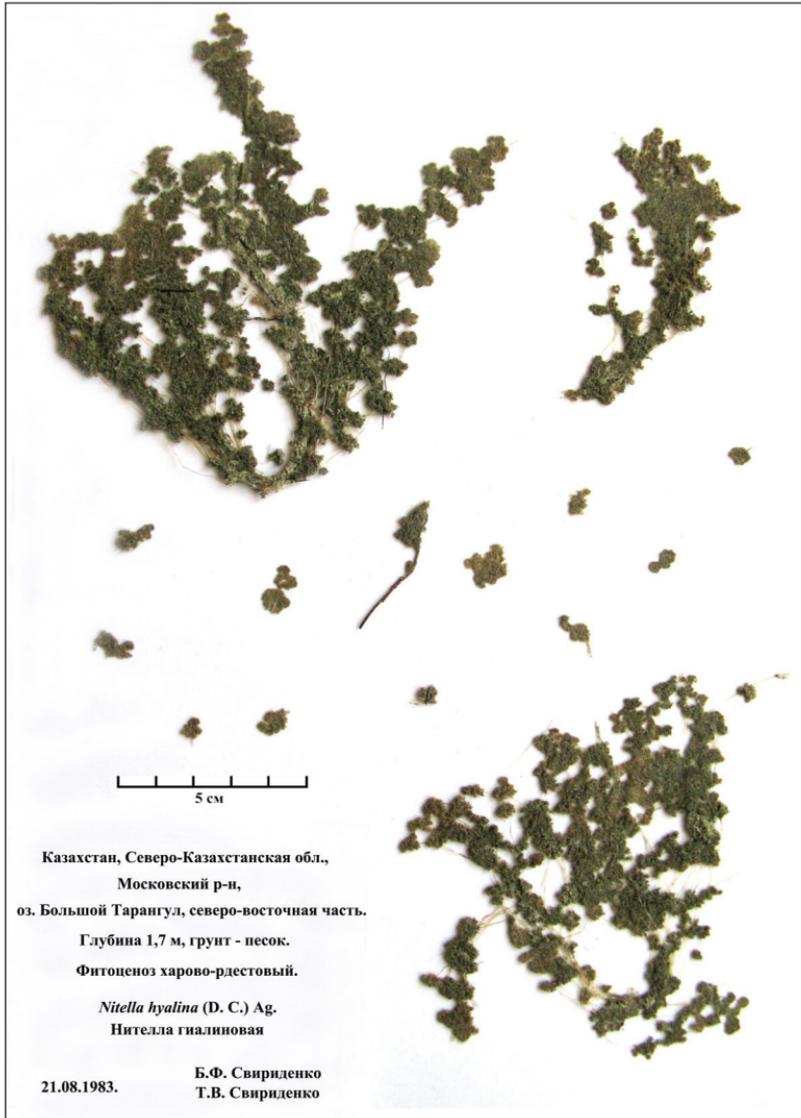


Рис. 4. *Nitella hyalina* из оз. Большой Тарангул  
(Северо-Казахстанская обл., Республика Казахстан)



Казахстан, Кустанайская обл.,  
Орджоникидзевский р-н,  
Верхнетобольское водохранилище,  
прибрежная часть.  
Глубина 0,4 м, грунт - суглинок.  
Проенос урутьево-рдестовый.  
*Nitella hyalina* (D.C.) Ag.  
Нителла гиалиновая  
28.08.1982. Б.Ф. Свириденко  
Т.В. Свириденко

Рис. 5. *Nitella hyalina* из Верхнетобольского водохранилища  
(Кустанайская обл., Республика Казахстан)



Рис. 6. *Nitella hyalina* из водохранилища-охладителя Экибастузской ГРЭС-2 (Павлодарская обл., Республика Казахстан)



Рис. 7. *Nitella suncarga* из озера без названия  
Верхнеильинской озерной системы (Омская обл.)



Рис. 8. *Tolyrella prolifera* из временного водоема в окрестности посёлка Алексеевка (Омская обл.)



Рис. 9. *Tolypella prolifera* из временного водоема  
в окрестности г. Петропавловска (Республика Казахстан)



Рис. 10. *TolyPELLa prolifera* из оз. Жаксы-Жалгыстоу  
(Кокчетавская обл., Республика Казахстан)



Рис. 11. *Nitellopsis obtusa* из оз. Боровое  
(Кокчетавская обл., Республика Казахстан)

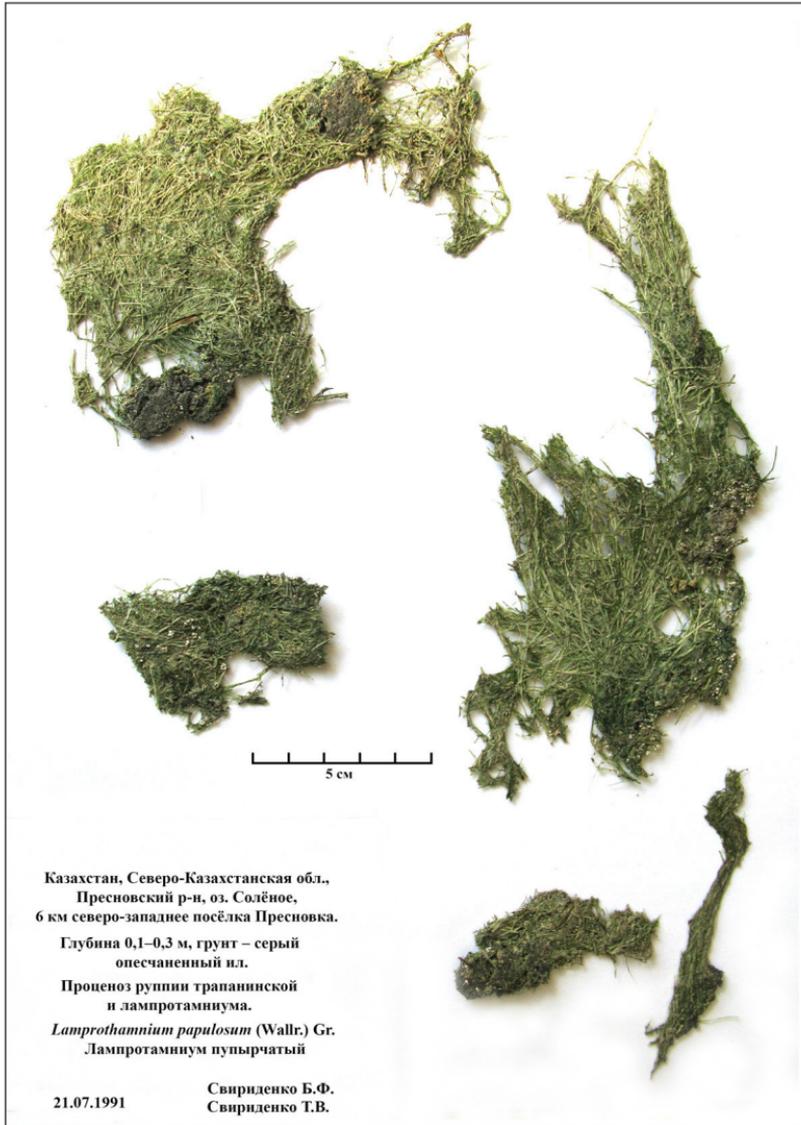


Рис. 12. *Lamprothamnium rarulosum* из оз. Солёное  
(Северо-Казахстанская обл., Республика Казахстан)



Рис. 13. *Chara aculeolata* из оз. Среднее (Тюменская обл.)



Рис. 14. *Chara altaica* из оз. Лебяжье  
(Северо-Казахстанская обл., Республика Казахстан)



Рис. 15. *Chara altaica* из оз. Жаксы-Алаколь  
(Кустанайская обл., Республика Казахстан)

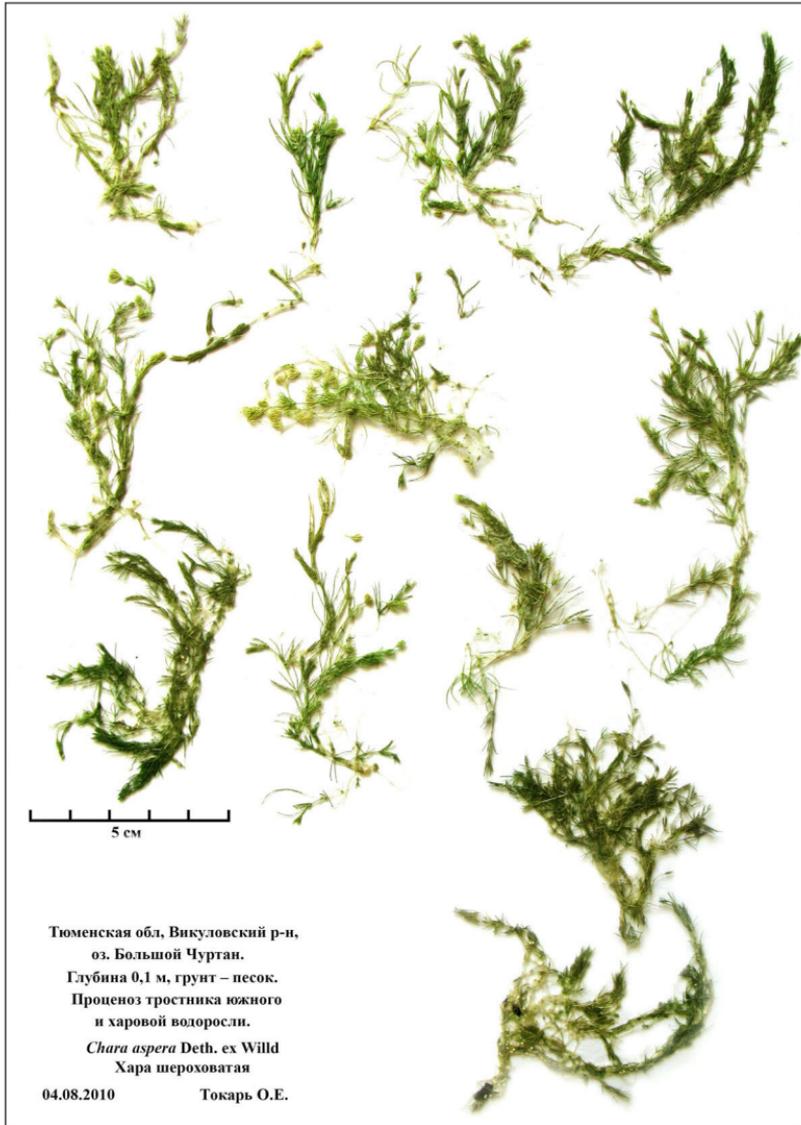


Рис. 16. *Chara aspera* из оз. Большой Чуртан (Тюменская обл.)

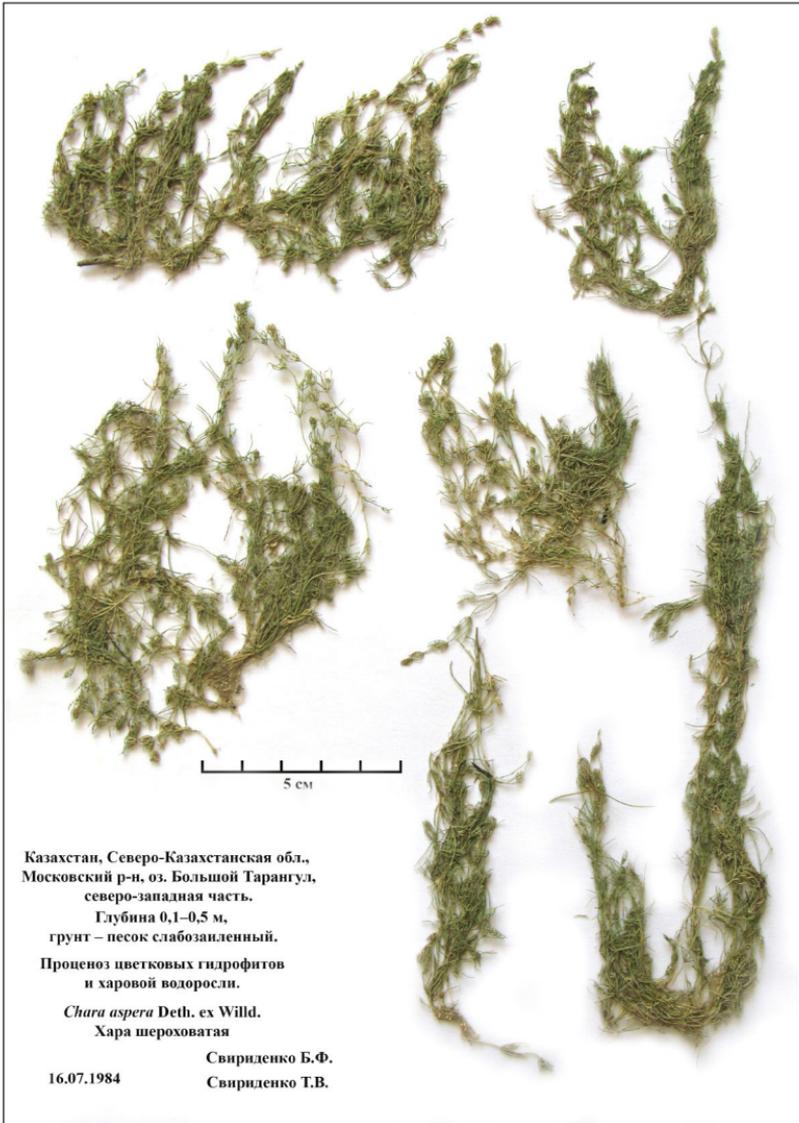


Рис. 17. *Chara aspera* из оз. Большой Тарангул  
 (Северо-Казakhstanская обл., Республика Казахстан)

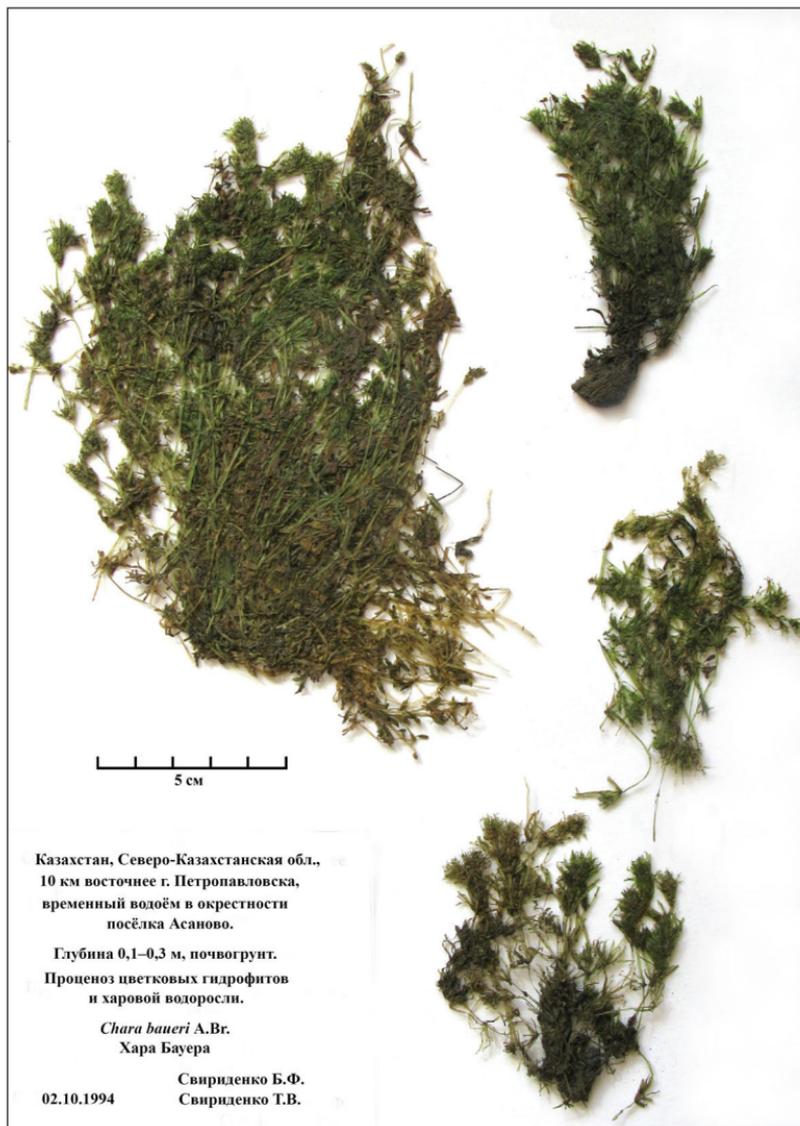


Рис. 18. *Chara baierii* из временного водоёма  
(Северо-Казахстанская обл., Республика Казахстан)



Рис. 19. *Chara braunii* из озера без названия в пойме р. Иртыш (Павлодарская обл., Республика Казахстан)



Рис. 20. *Chara canescens* из озера без названия в Верхнеильинской системе озёр (Омская обл.)



Рис. 21. *Chara canescens* из оз. Пичужкино (Новосибирская обл.)

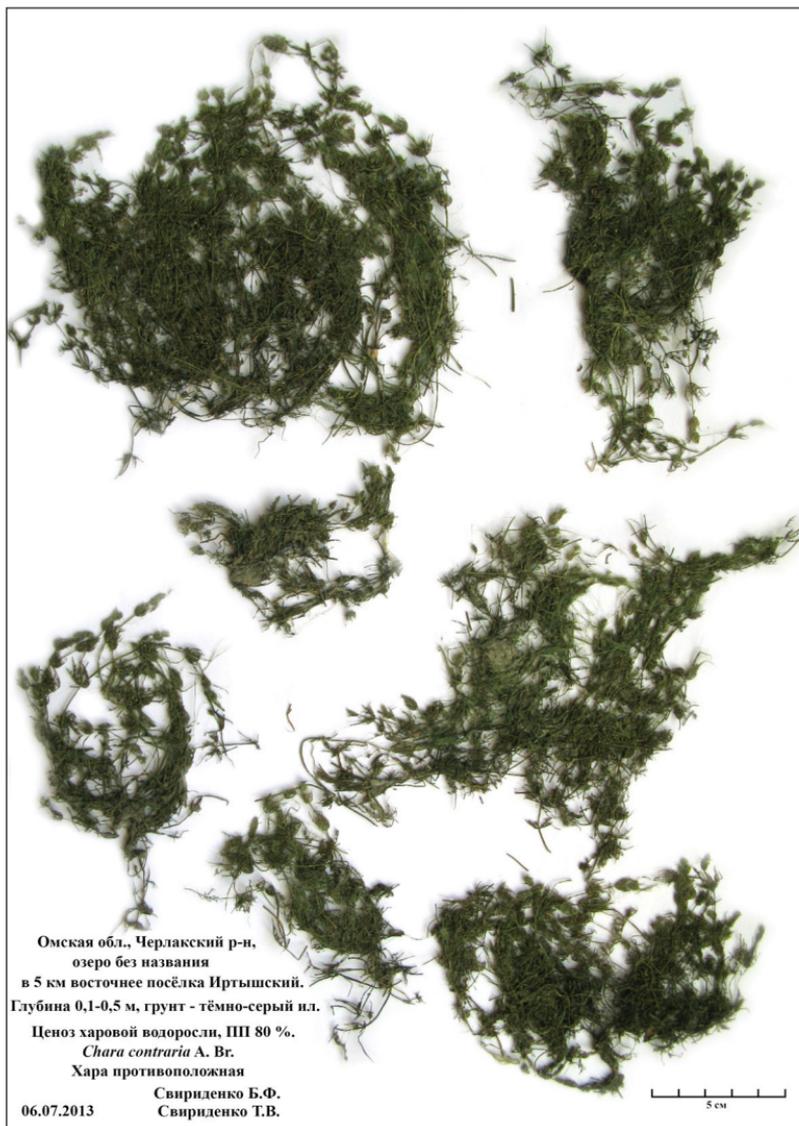


Рис. 22. *Chara contraria* из озера без названия  
в долине р. Иртыш (Омская обл.)



Рис. 23. *Chara contraria* из озера без названия  
в Вехнелынской системе озёр (Омская обл.)



Рис. 24. *Chara fragilis* из пруда в окрестности посёлка Бергамак (Омская обл.)



Рис. 25. *Chara fragilis* из котлована  
в окрестности посёлка Алексеевка (Омская обл.)

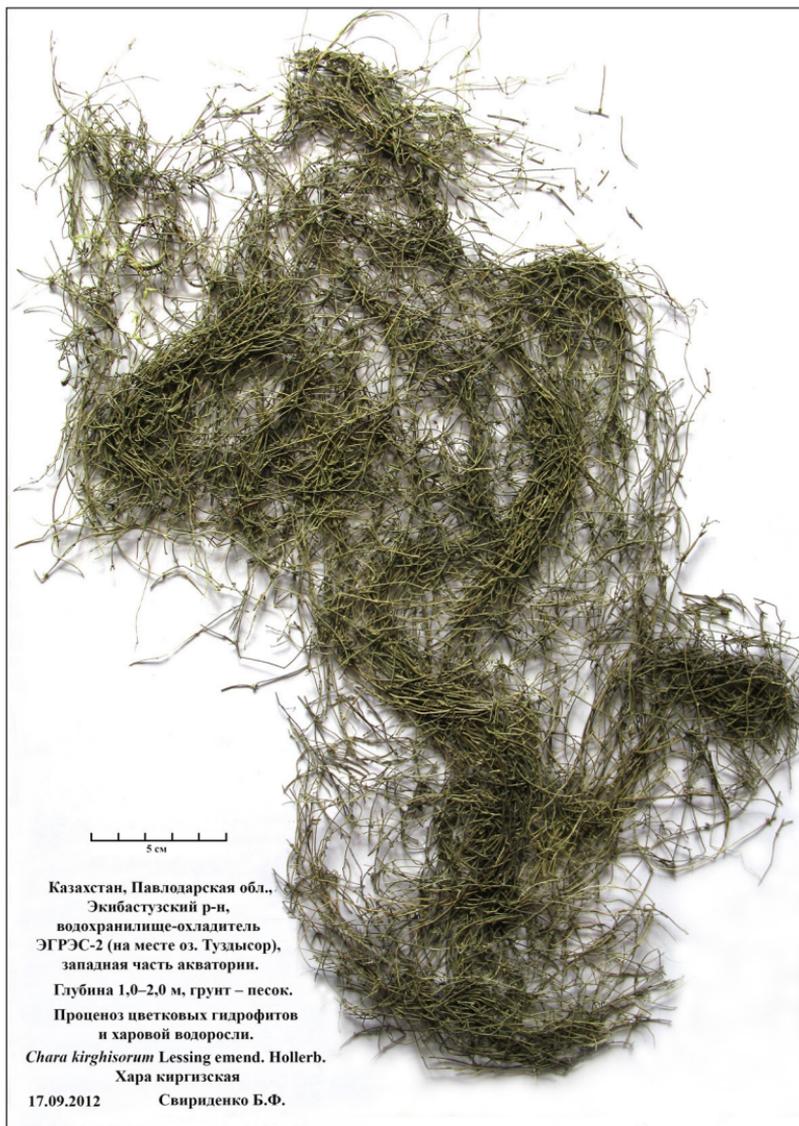


Рис. 26. *Chara kirghisorum* из водохранилища-охладителя  
Экибастузской ГРЭС-2 (Павлодарская обл., Республика Казахстан)



Рис. 27. *Chara neglecta* из оз. Улькенборли  
(Кустанайская обл., Республика Казахстан)

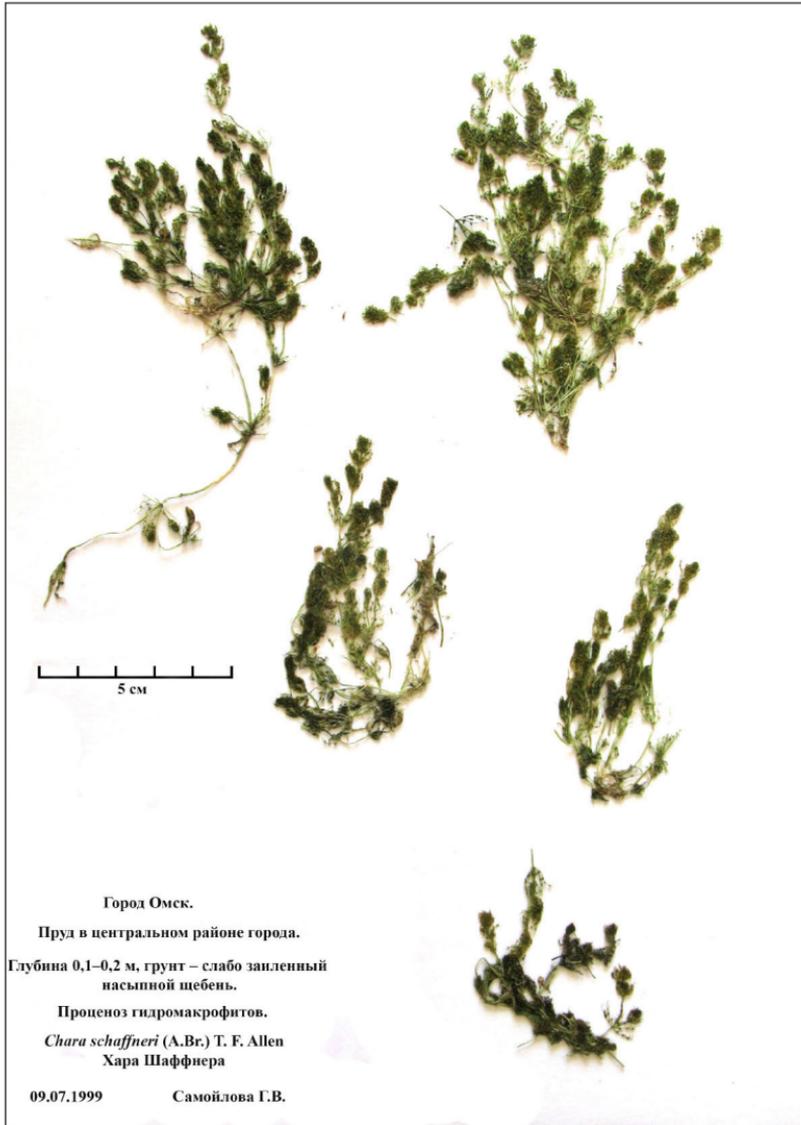


Рис. 28. *Chara schaffneri* из пруда в г. Омске

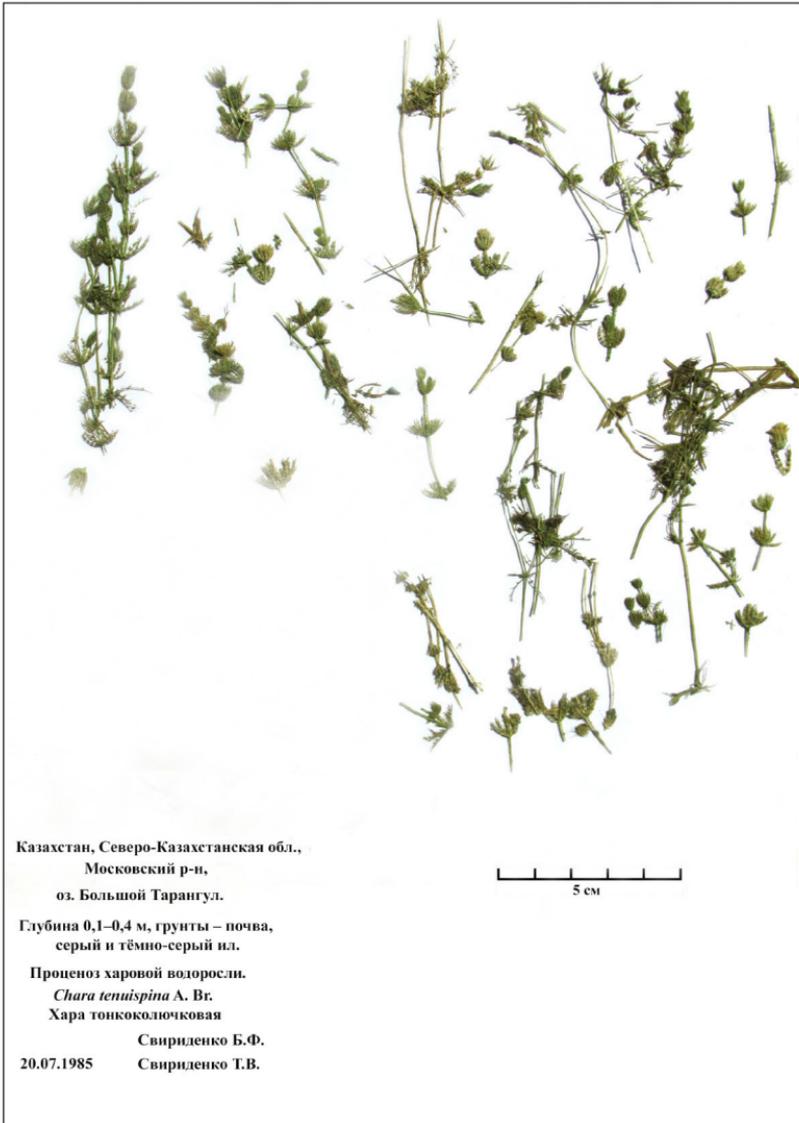


Рис. 29. *Chara tenuispina* из оз. Большой Тарангул  
(Северо-Казахстанская обл., Республика Казахстан)



Рис. 30. *Chara tomentosa* из оз. Ульяновское (Новосибирская обл.)





Рис. 32. *Chara tomentosa* из оз. Большое Чебацье  
(Кокчетавская обл., Республика Казахстан)



Рис. 33. *Chara vulgaris* из временного водоема в пойме р. Иртыш (Омская обл.)

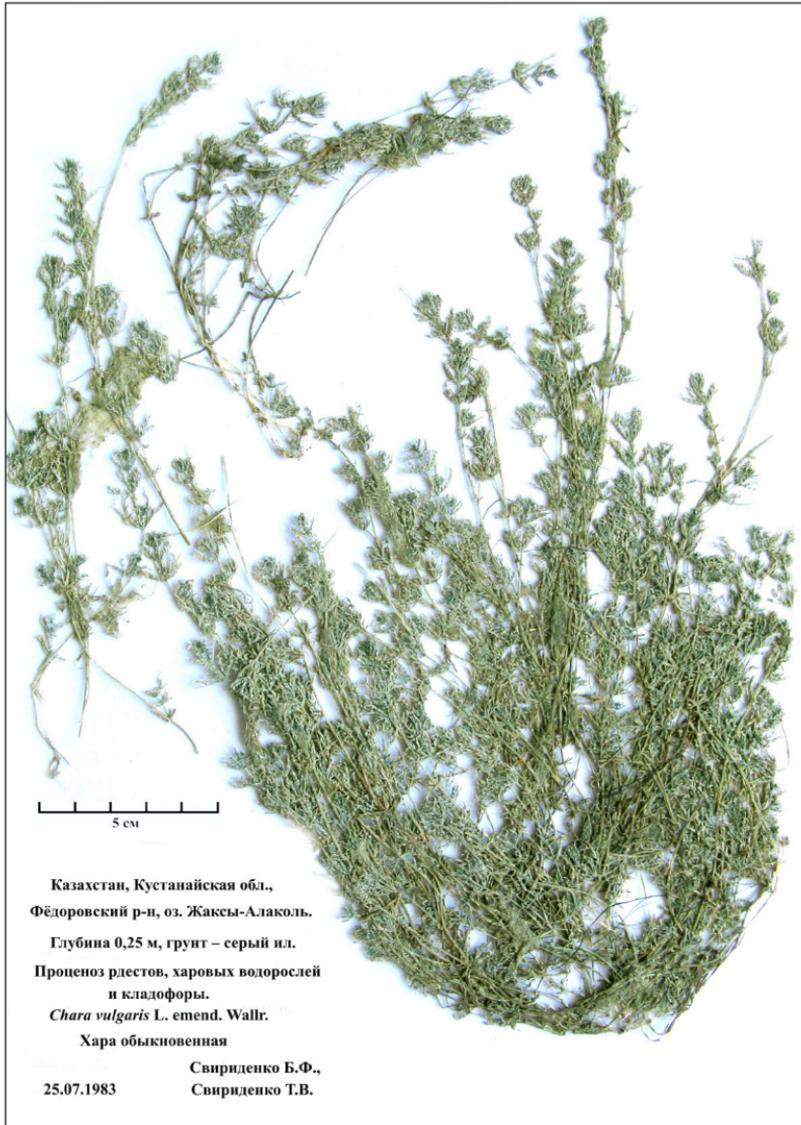


Рис. 34. *Chara vulgaris* из оз. Жаксы-Алаколь  
(Кустанайская обл., Республика Казахстан)

**Приложение 2**  
**Местонахождения харовых водорослей**  
**на Западно-Сибирской равнине**  
**и севере Казахского мелкосопочника**

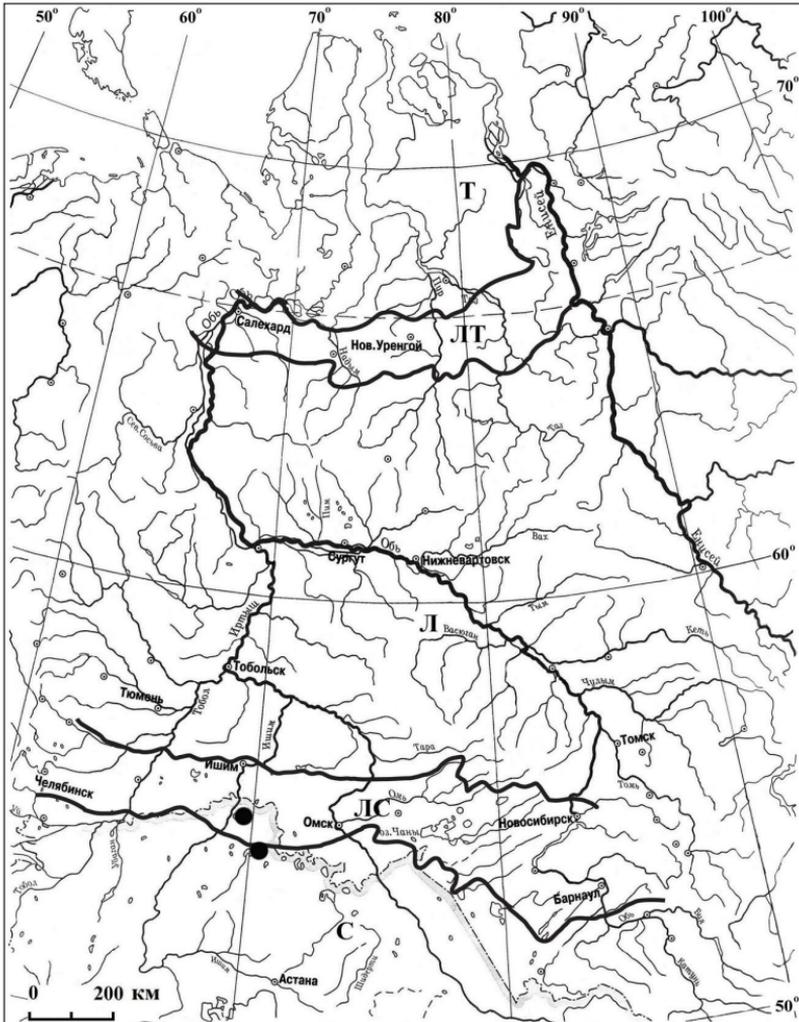


Рис. 1. Местонахождения *Nitella confervacea* на Западно-Сибирской равнине (●). Ботанико-географические зоны: С – степная, ЛС – лесостепная, Л – лесная (границы зон выделены черными линиями)

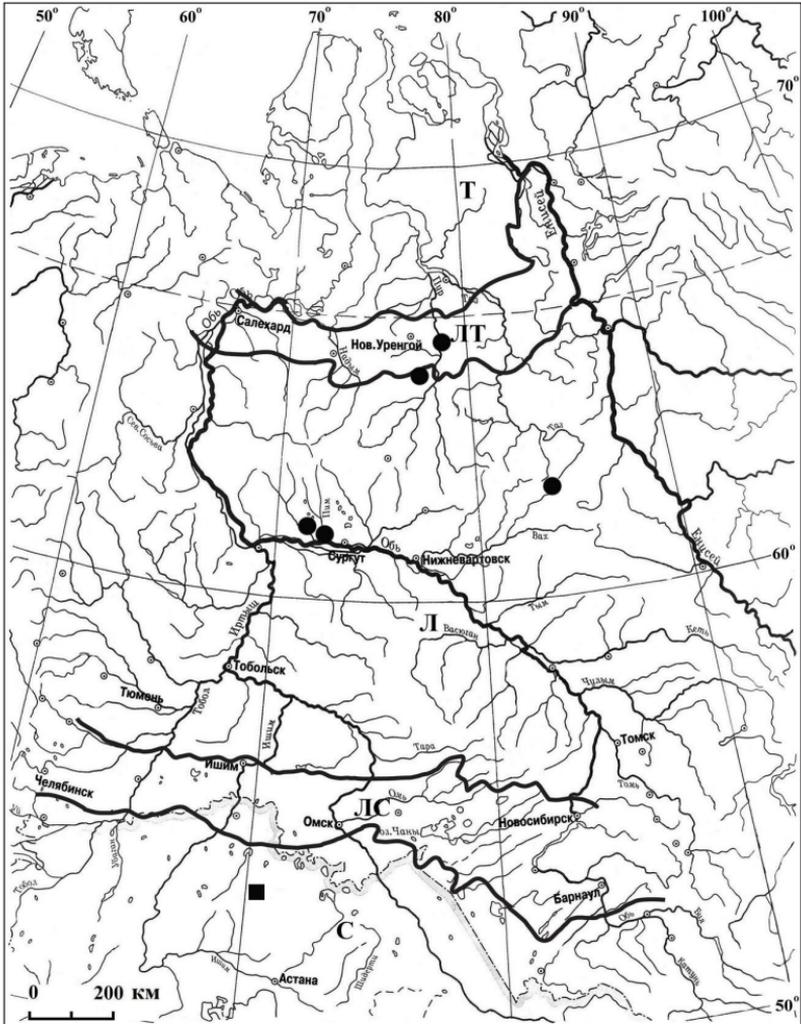


Рис. 2. Местонахождения *Nitella flexilis* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)



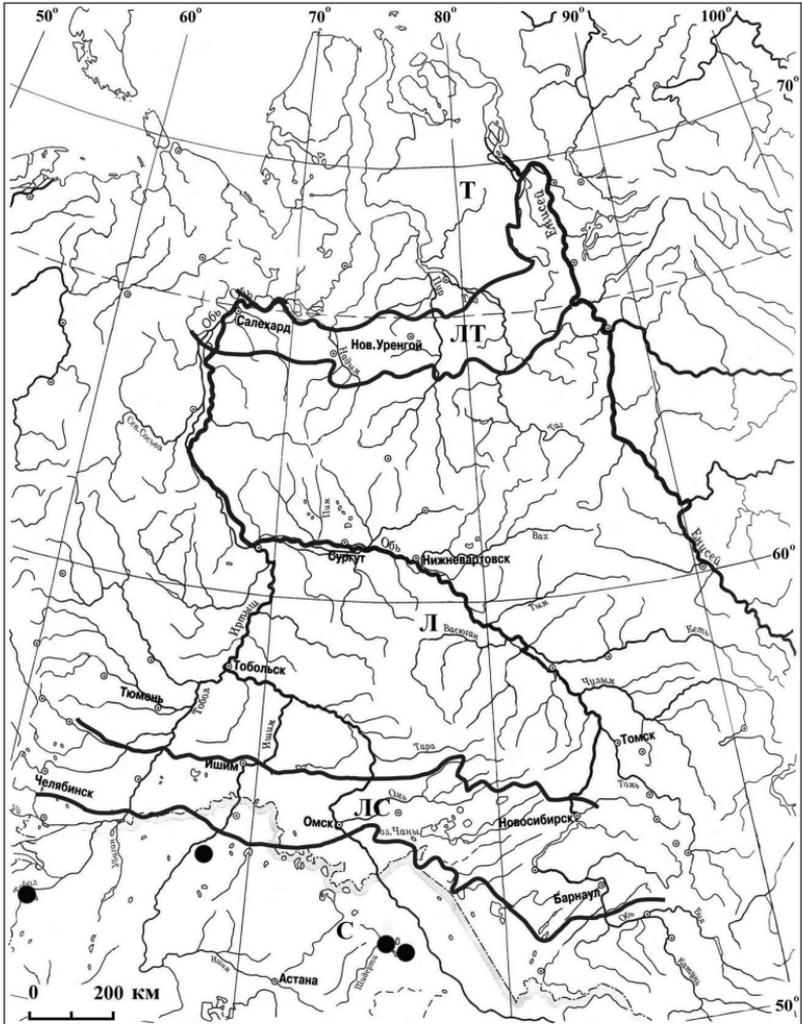


Рис. 4. Местонахождения *Nitella hyalina* на Западно-Сибирской равнине (●)

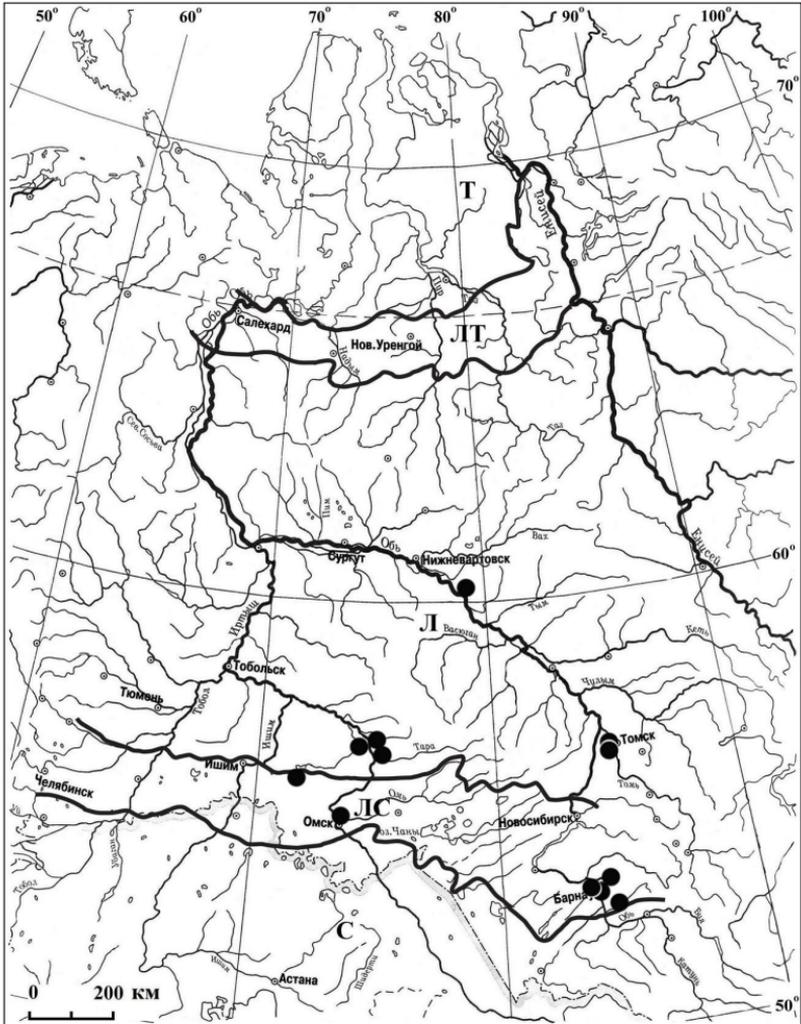


Рис. 5. Местонахождения *Nitella mucronata* на Западно-Сибирской равнине (●)

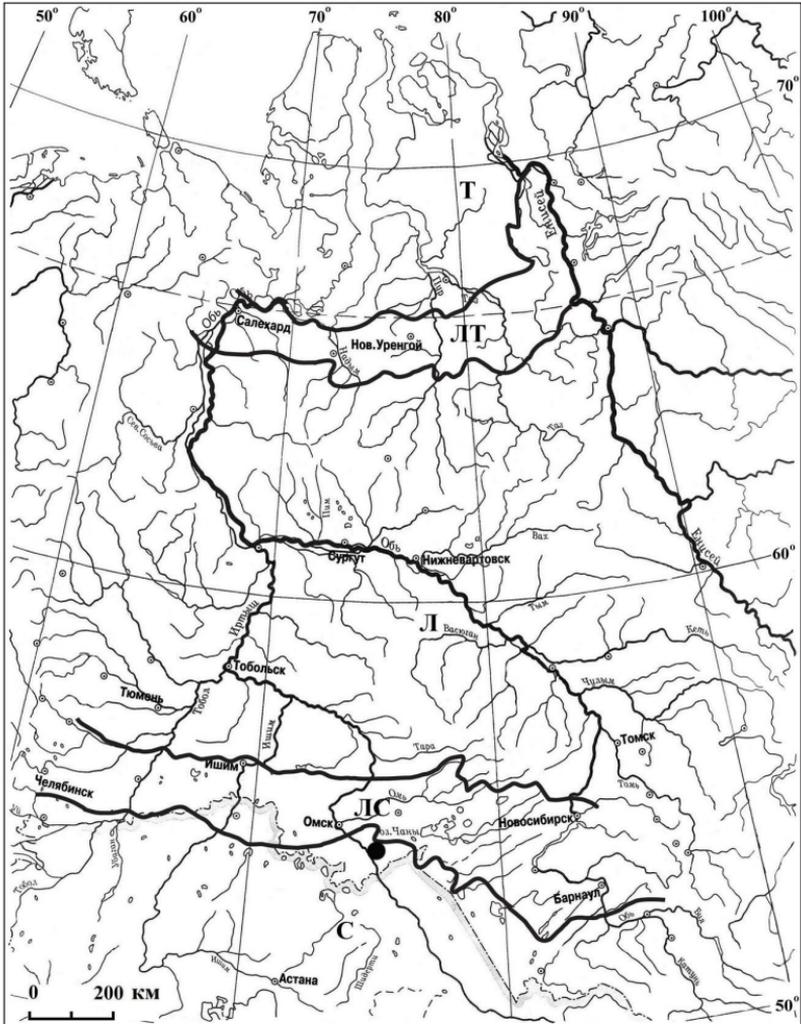


Рис. 6. Местонахождение *Nitella syncarpa* на Западно-Сибирской равнине (●)

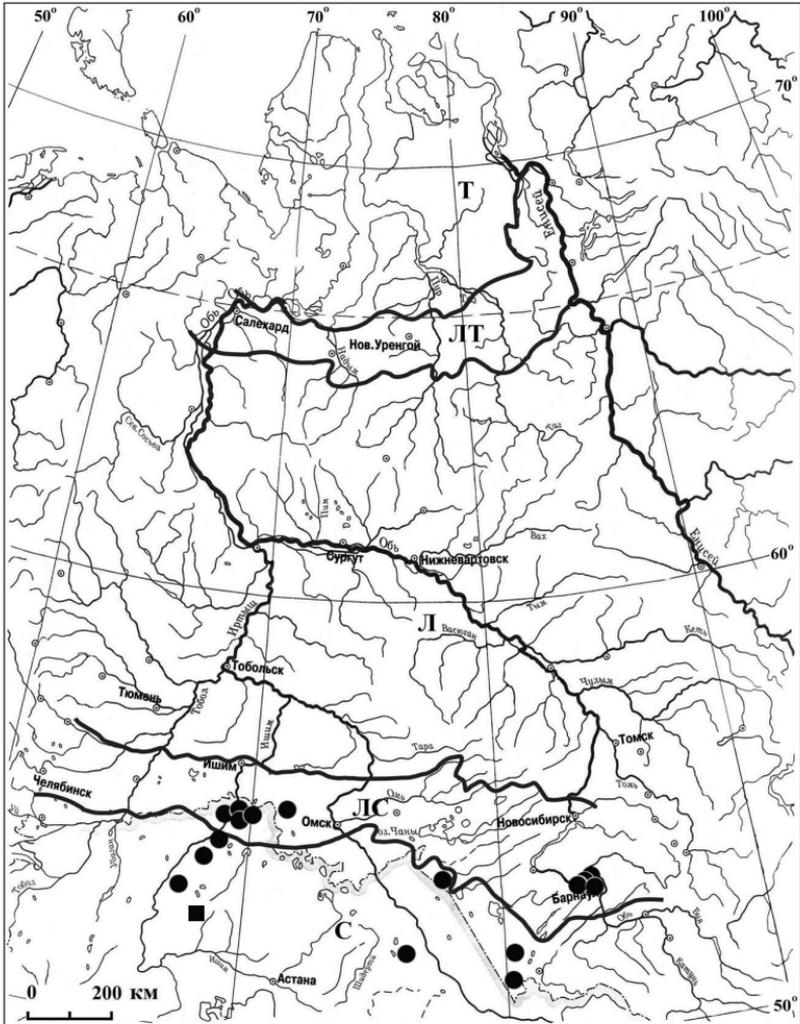


Рис. 7. Местонахождения *Toxypella prolifera* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

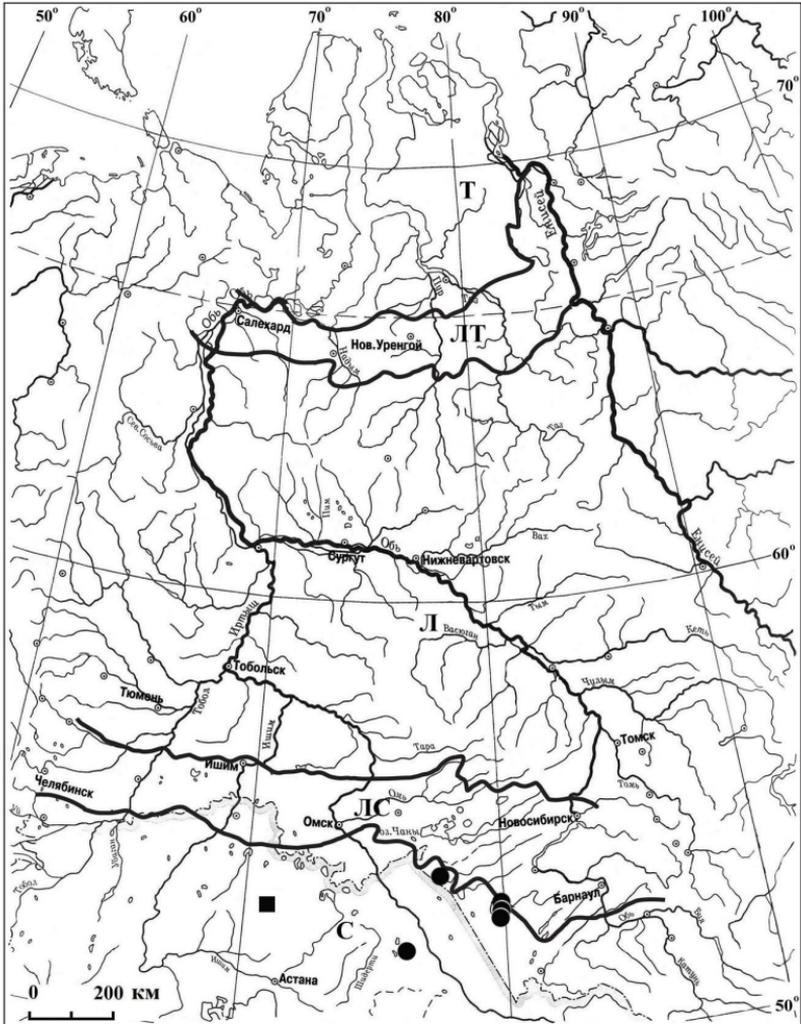


Рис. 8. Местонахождения *Nitellopsis obtusa* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

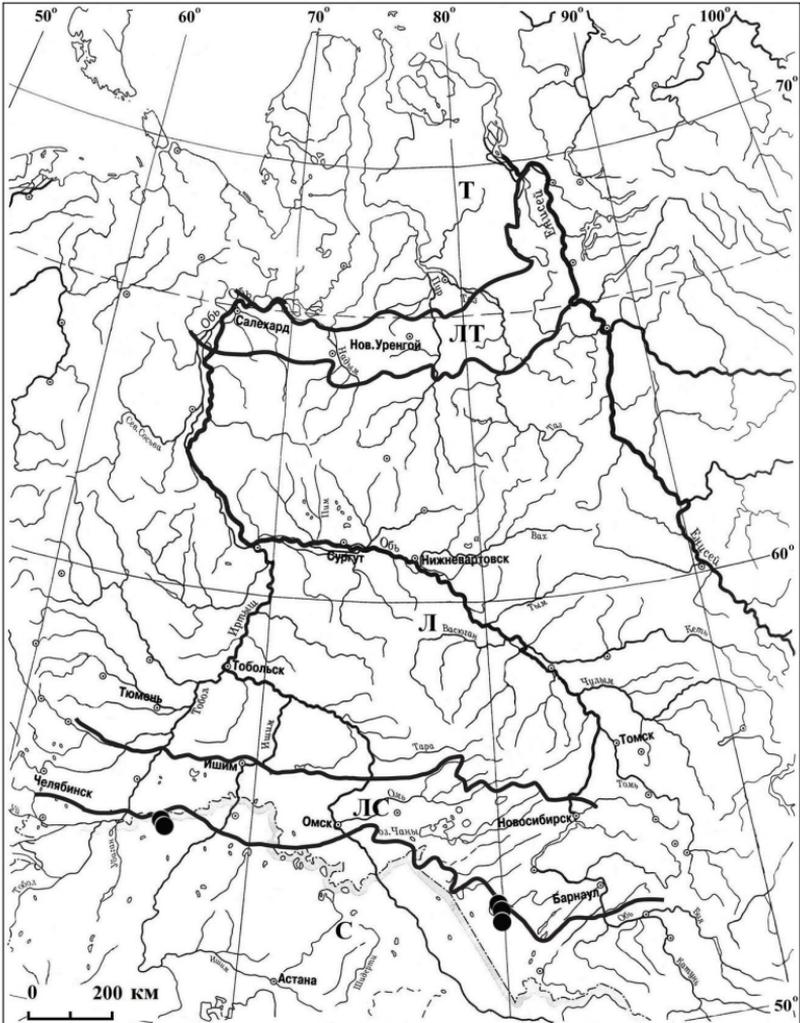


Рис. 9. Местонахождения *Lamprothamnium rarulosum* на Западно-Сибирской равнине (●)

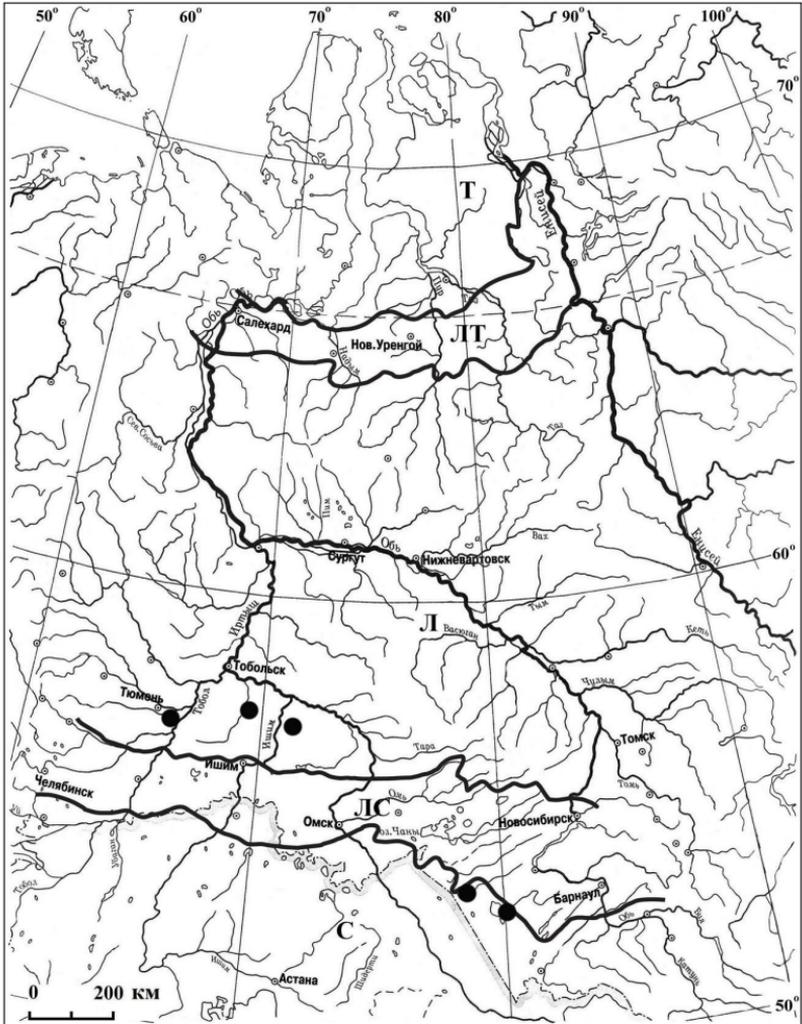


Рис. 10. Местонахождения *Chara aculeolata* на Западно-Сибирской равнине (●)

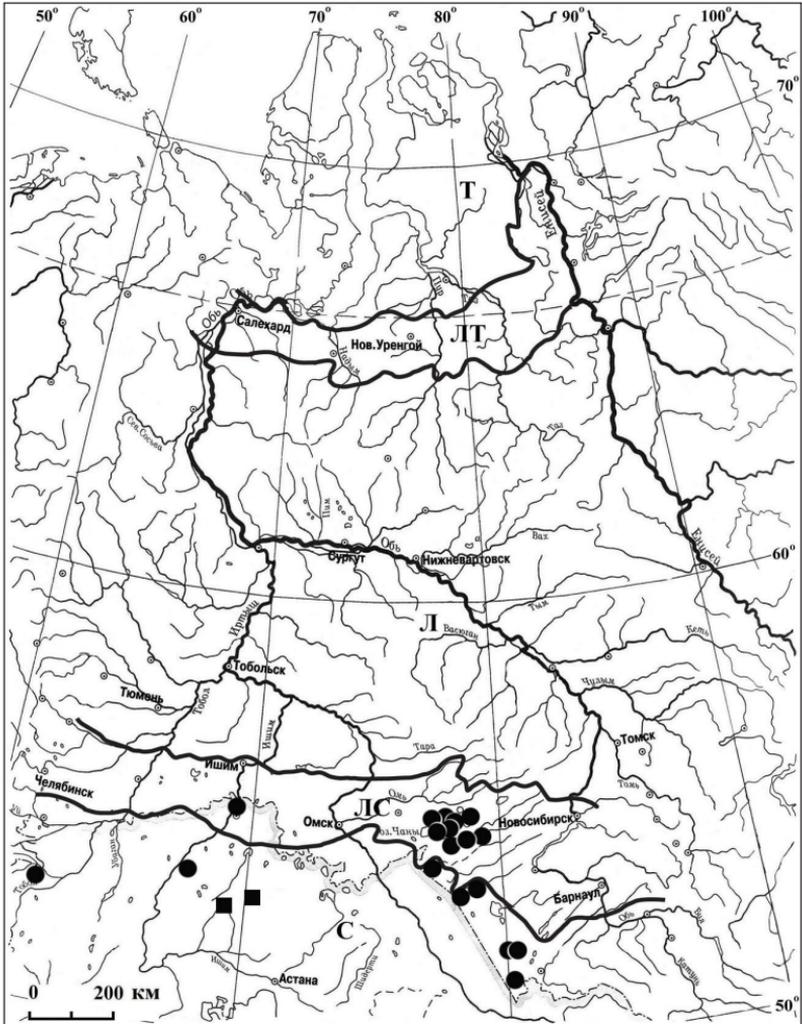


Рис. 11. Местонахождения *Chara altaica* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

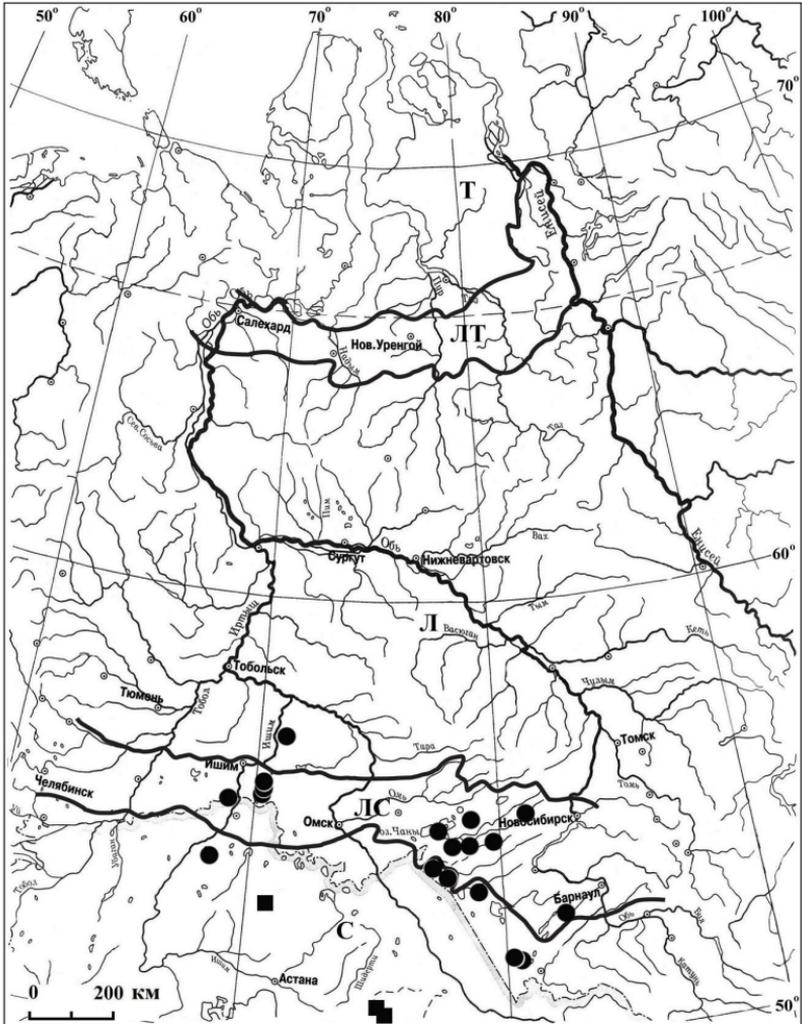


Рис. 12. Местонахождения *Chara aspera* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

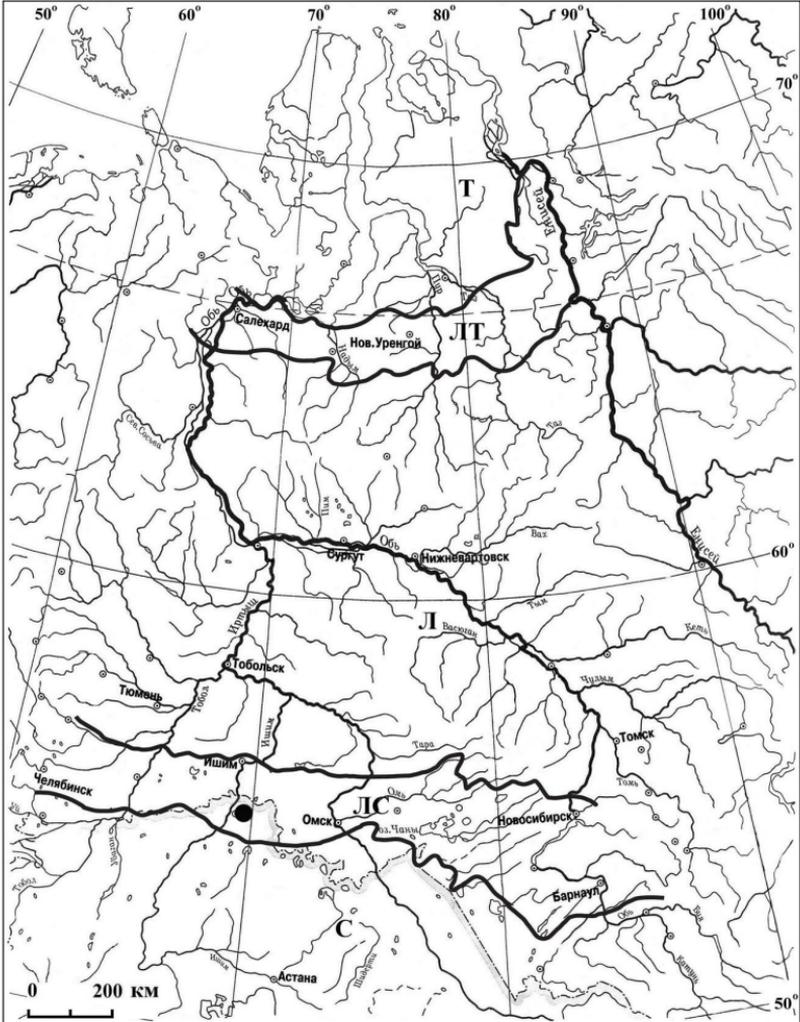


Рис. 13. Местонахождение *Chara buxeri* на Западно-Сибирской равнине (●)

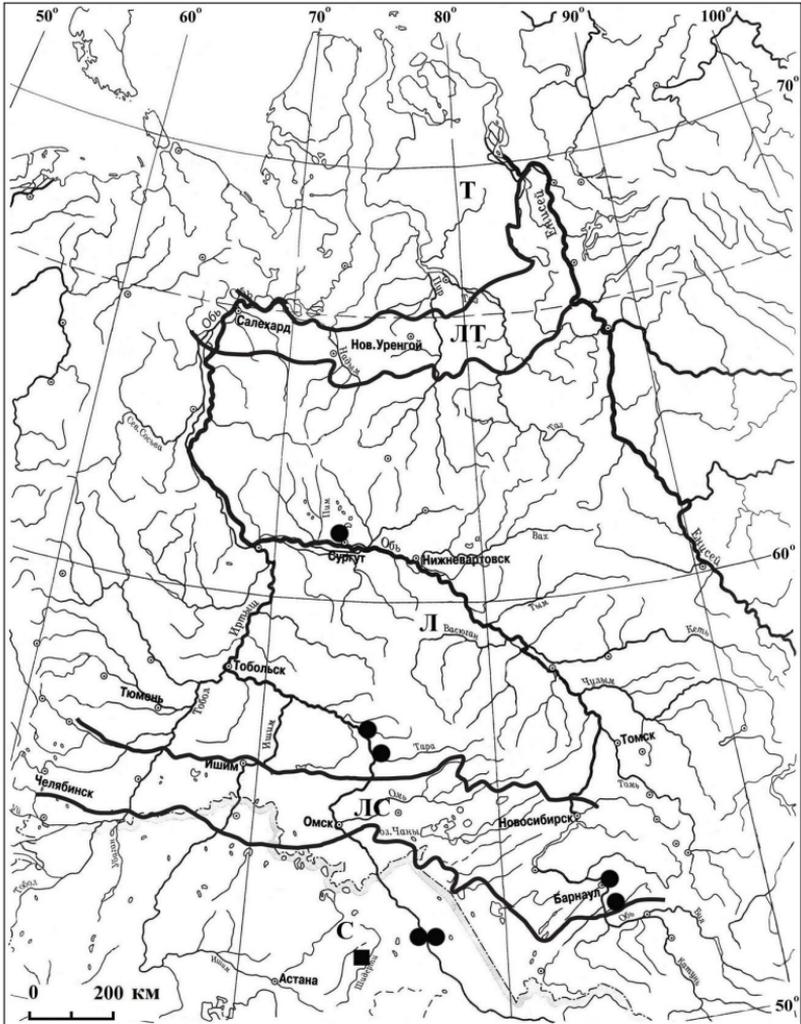


Рис. 14. Местонахождения *Chara braunii* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

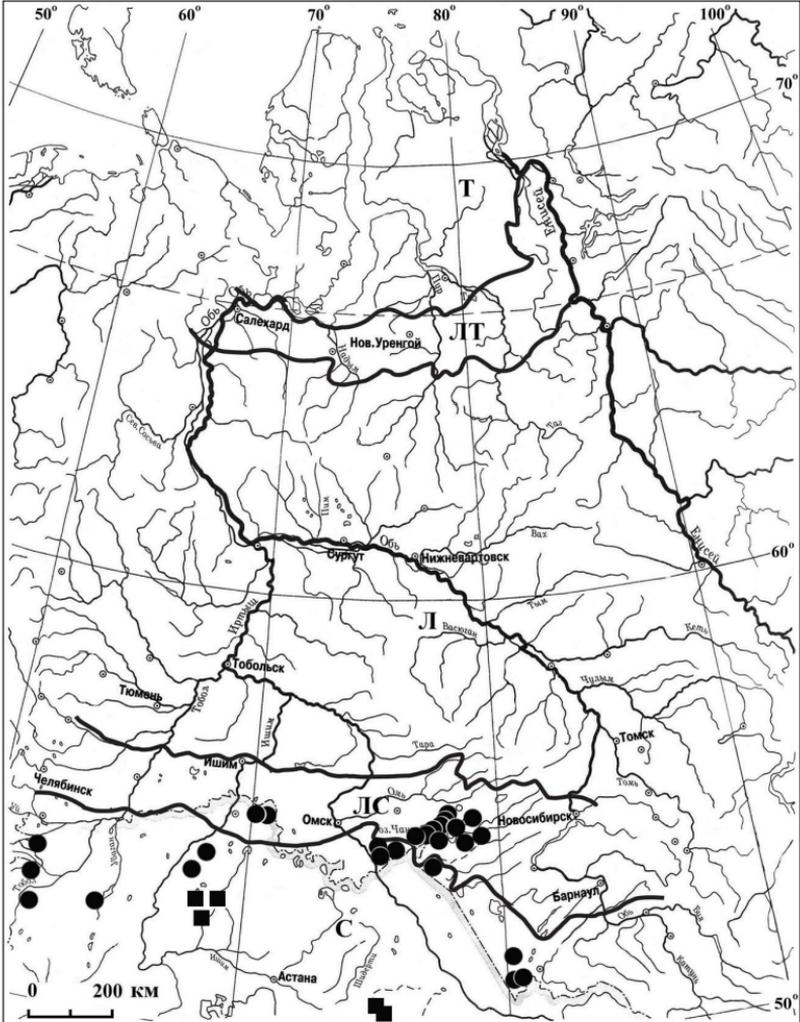


Рис. 15. Местонахождения *Chara canescens* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

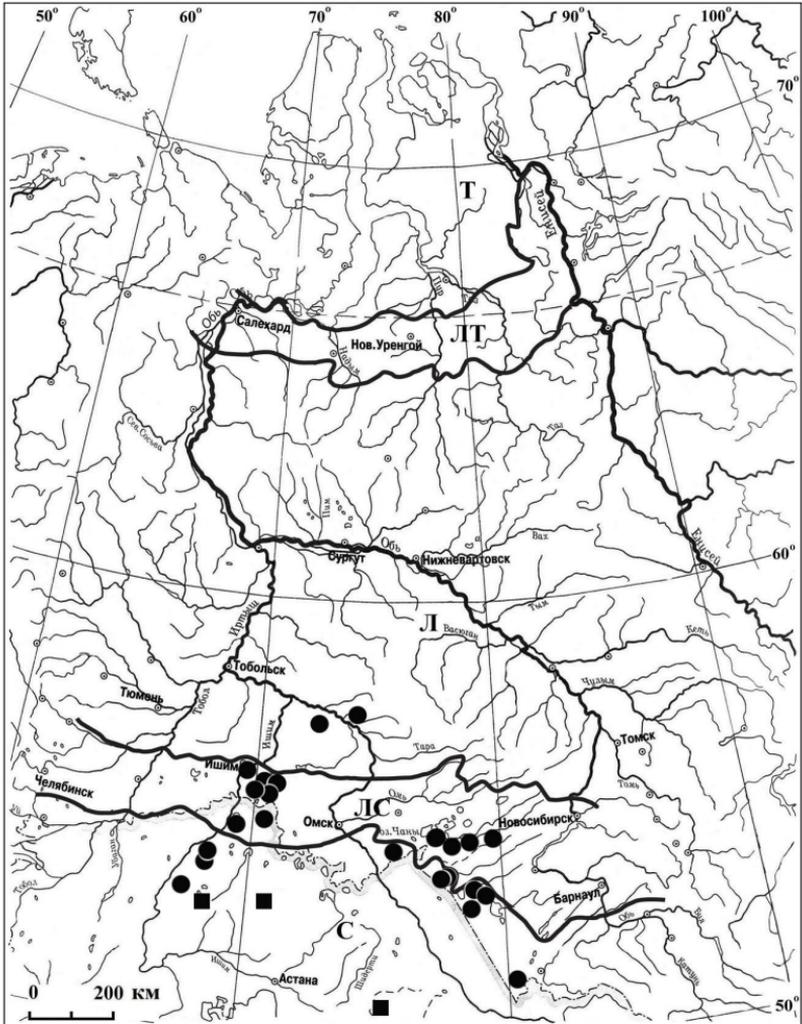


Рис. 16. Местонахождения *Chara contraria* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

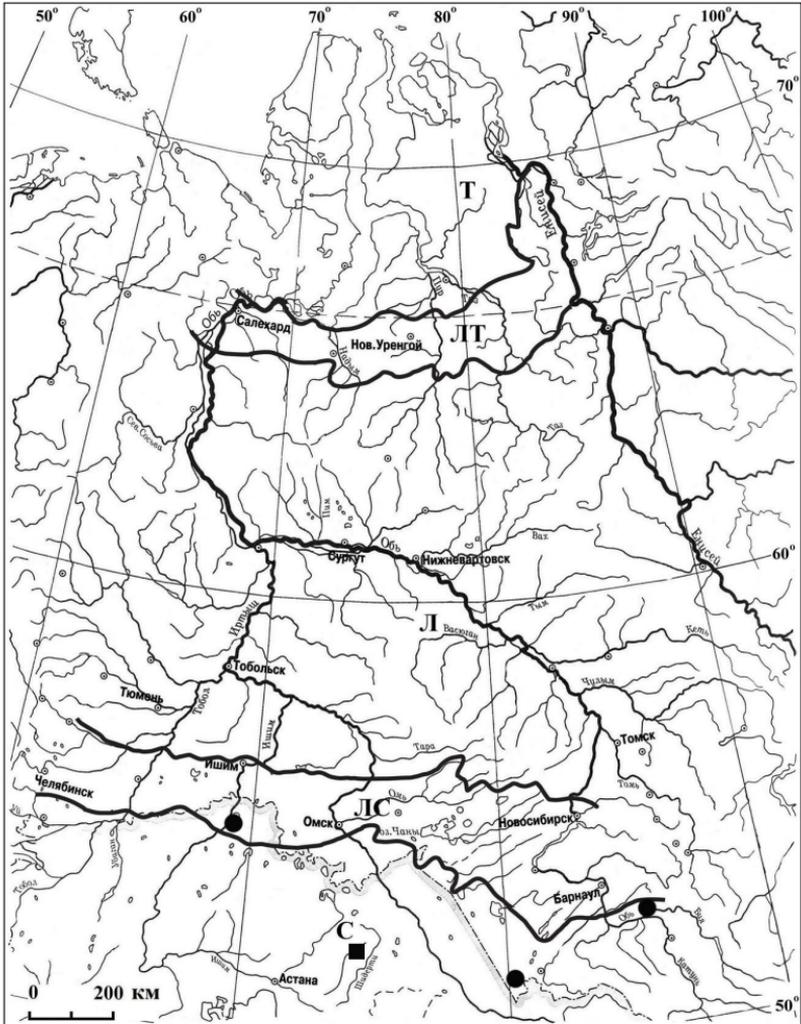


Рис. 17. Местонахождения *Chara delicatula* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

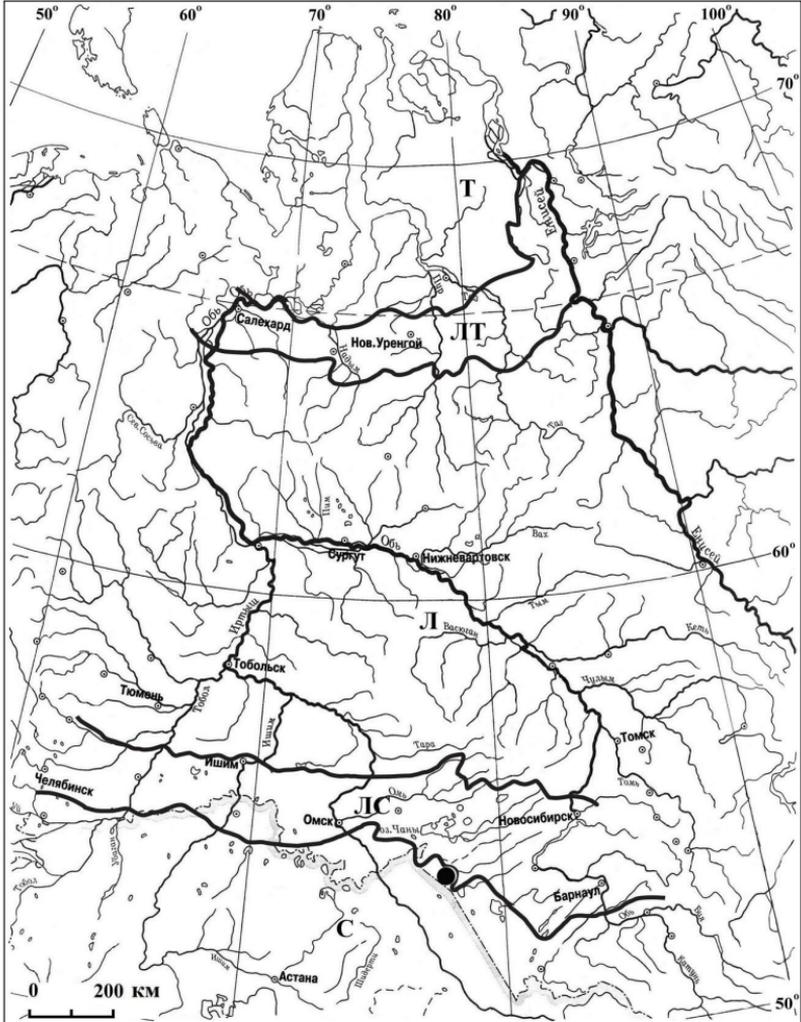


Рис. 18. Местонахождение *Chara fischeri* на Западно-Сибирской равнине (●)

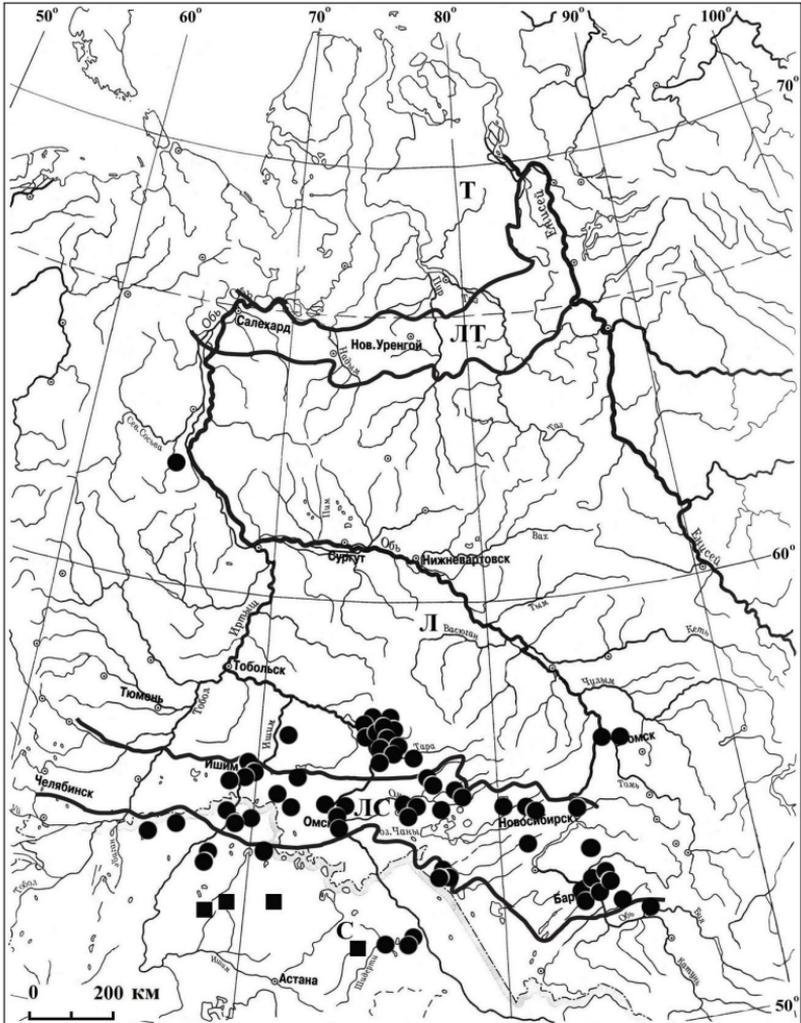


Рис. 19. Местонахождения *Chara fragilis* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

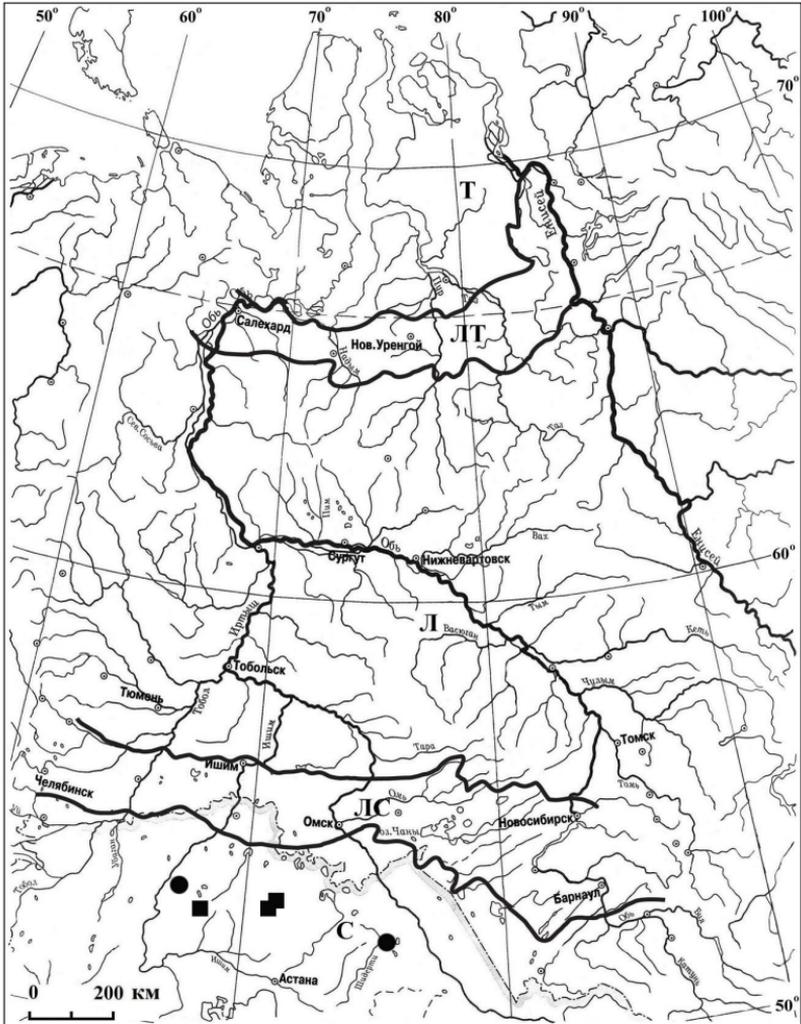


Рис. 20. Местонахождения *Chara kirghisorum* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

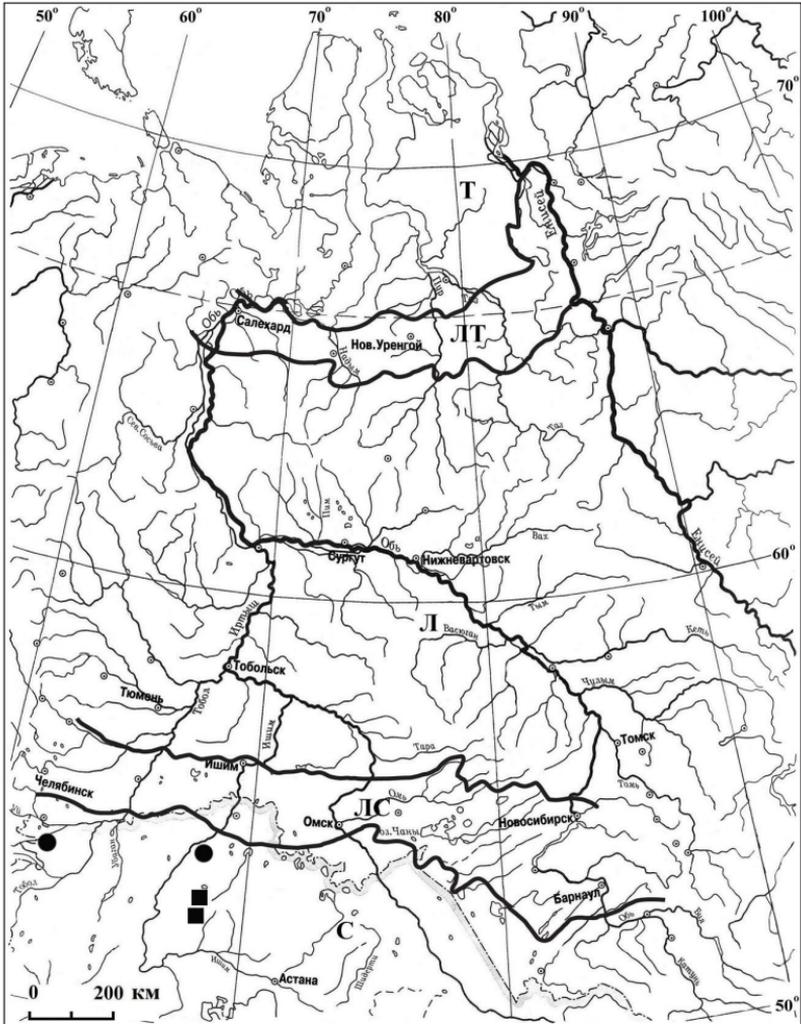


Рис. 21. Местонахождения *Chara neglecta* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

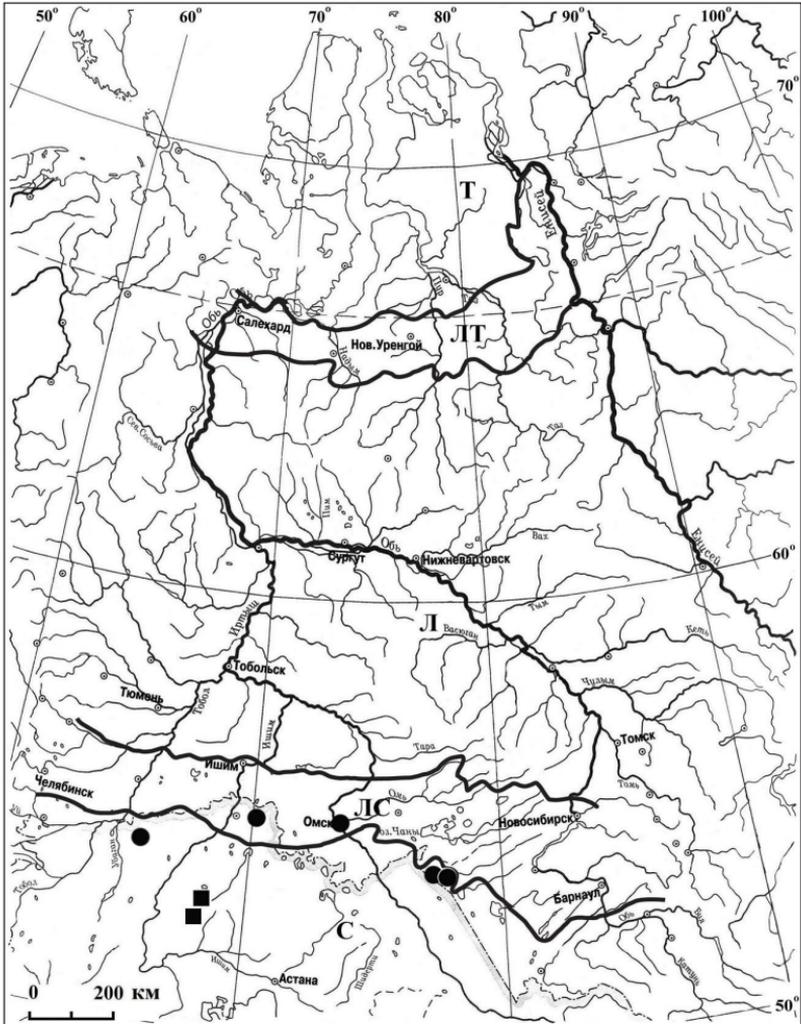


Рис. 22. Местонахождения *Chara schaffneri* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

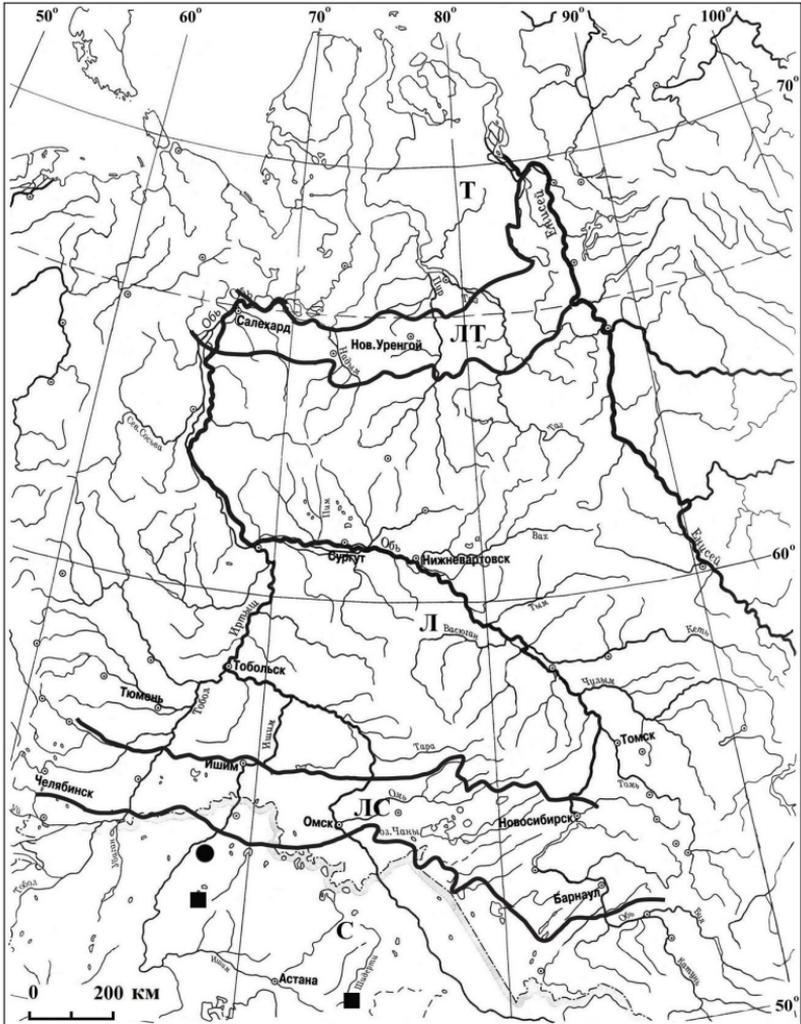


Рис. 23. Местонахождения *Chara tenuisprina* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)

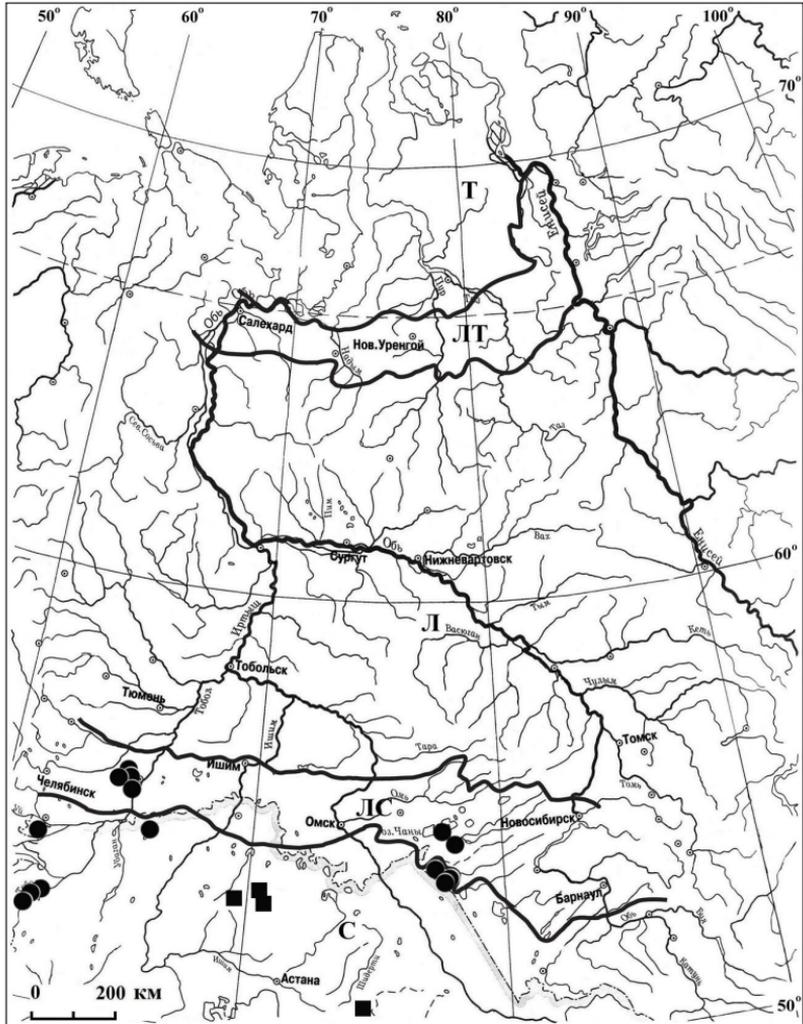


Рис. 24. Местонахождения *Chara tomentosa* на Западно-Сибирской равнине (●) и Казахском мелкосопочнике (■)



Научное издание

**Свириденко Татьяна Викторовна  
Свириденко Борис Федорович**

**ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ  
(Charophyta)  
ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ**

Монография

Авторская редакция  
Верстка А. А. Манаенкова  
Корректор Р. К. Садуллаева

Подписано в печать 16.11.2017. Формат 84x108/32.  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Усл. печ. л. 14. Тираж 550 экз. Заказ 4170.

Отпечатано в ООО «Печатный мир г. Сургут»,  
628403, ХМАО-Югра, г. Сургут, ул. Маяковского, 14.

ISBN 978-5-6040248-3-6



9 785604 024836