

Flora of karst lakes in the Pustynsky State Nature Reserve (Nizhny Novgorod oblast)

E. A. Belyakov*, **, E. V. Garin*, A. G. Okhapkin***

**I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences*

***Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

****Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia*

Article info

Received 07.06.2017

Received in revised form
14.07.2017

Accepted 19.07.2017

*I. D. Papanin Institute for Biology
of Inland Waters RAS, Borok,
152742, Yaroslavl Oblast, Russia.
Tel.: 48-547-24-042. E-mail:
Eugenybeliakov@yandex.ru*

*Cherepovets State University,
Lunacharsky Ave., 5,
Cherepovets, 162600, Russia.*

*Lobachevsky State University
of Nizhny Novgorod, Gagarin
Ave., 23, building 1, Nizhny
Novgorod, 603950, Russia.
Tel.: 48-831-462-32-03.
E-mail: Okhapkin@bio.unm.ru*

Belyakov, E. A., Garin, E. V., & Okhapkin, A. G. (2017). Flora of karst lakes in the Pustynsky State Nature Reserve (Nizhny Novgorod oblast). *Biosystems Diversity*, 25(3), 174–180. doi:10.15421/011726

Pustynsky State Natural Reserve of Regional Importance (area 19,730 hectares) was established by decree of the administration of Nizhny Novgorod oblast on September 16, 2013. It is located in the Tyoshe-Seryozhinsky karst area of the Oka-Sura karst region or Seryozhe-Panskoy karst lake district. Its creation is justified by the need to protect the rare species of living organisms, diverse types of vegetation, unique landscapes and plant communities that are concentrated in this territory. Despite the fact that in 1934 on the shore of the Great Lake in the Staraya Pustyn village the biological station of the State University of Nizhny Novgorod was founded, local flora of the karst lakes which are linked into a single system by the channel of the River Seryozha, remains insufficiently studied. In 2014 and 2015 the authors conducted a study of the flora of the Pustynsky lake-river complex. The collection of material for study of the taxonomic composition of the flora of the reservoirs and the collection of herbarium material were carried out by the route method from a rowing boat and, in part, by traversing along the shore. Taxonomic, ecological (including the spectrum of life forms of plants) and ecobiomorphological analysis of the flora, including the analysis of the ratio of its latitudinal and longitude elements, was carried out in cameral conditions. The taxonomic analysis of flora showed 162 species of vascular plants from 61 genera and 42 families, 6 of these species – *Najas minor* All., *N. major* All., *Trapa natans* L., *Potamogeton praelongus* Wulf., *P. trichoides* Cham. et Schlecht. and *Carex bohémica* Schreb, being included in the List of Rare and Protected Species on the Territory of Nizhny Novgorod oblast. On the basis of the annotated list of plant species, taxonomic, geographic, ecological-coenotic and ecobiomorphological analysis of the flora of the water reservoirs was made. We confirmed that the flora of the lake-river complex is traditional for this territory. Poaceae, Cyperaceae, Potamogetonaceae, Polygonaceae and Asteraceae belong to the dominant families and *Potamogeton* L., *Carex* L., *Juncus* L. and *Salix* L. belong to the dominant genera of the Pustynsky lake-river system. The level of the hybrid component of the flora is extremely low, which is typical for the watershed lakes. We found that a 6.5 km stretch of the Seryozha River accounts for about 30% of species of the vascular plants belonging to the flora in the Volga River basin. The high species richness of the flora of this territory is due, primarily, to the specific features of the shoreline, forming a broad range of habitats and the relatively stable water level regime despite the strong fluctuation in the level of anthropogenic pressure. We found that boreal and plurizonal elements dominate zonally but Holarctic and Eurasian species – regionally. The predominance of species typical for the ecotone zones of lakes (hygrophytes, hydrophytes and mesophytes) is an integral feature of the ecological-coenotic diversity which is characteristic of the Volga River basin. According to the Raunkiaer classification of life forms, hemicryptophytes are the most numerous group and the hamephytes are the least numerous one. A biomorphological analysis shows the predominance of vegetative mobile, clearly polycentric and vegetative immobile monocentric ecobiomorphs.

Keywords: Pustynsky lake-river complex; vascular plants; rare species; structure of the flora

Флора карстовых озер государственного природного заказника «Пустынский» (Нижегородская область)

Е. А. Беляков*, **, Э. В. Гарин*, А. Г. Охапкин***

**Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН, Борок, Россия*

***Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия*

****Нижегородский университет имени Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия*

Государственный природный заказник регионального значения «Пустынский» площадью 19 730 га, образован постановлением правительства Нижегородской области от 16 сентября 2013 г., и расположен в Теше-Сережинском карстовом районе Окско-Сурской карстовой области или Сереже-Пьянском карстовом озерном районе. Его создание обосновано необходимостью охраны редких видов живых организмов, разнообразных типов растительности, уникальных ландшафтов и фитоценозов, сосредоточенных на данной

территории. Несмотря на то, что уже в 1934 г. на берегу оз. Великое в с. Старая Пустынь образована биологическая станция Нижегородского государственного университета, флора местных озер карстового происхождения, связанных между собой в единую систему руслом р. Сурежа, по-прежнему изучена недостаточно полно. В 2014 и 2015 годах авторами проведено исследование флоры Пустынского озерно-речного комплекса. Выявлен таксономический состав флоры сосудистых растений, насчитывающий 162 вида, из них 6 (*Najas minor* All., *N. major* All., *Trapa natans* L., *Potamogeton praelongus* Wulf., *P. trichoides* Cham. et Schlecht. и *Carex bohemica* Schreb) входят в перечень редких и особо охраняемых видов Нижегородской области. На основе представленного в работе аннотированного списка видов выполнен таксономический, географический, эколого-ценотический и экоморфологический анализ флоры водоемов. По таксономической и экологической структуре флора исследуемого озерно-речного комплекса традиционна для данной территории. Различия во флоре отдельных озер обусловлены разнообразием биотопов, степенью сохранности растительного покрова и характером антропогенной нагрузки. Особенностью озерно-речной системы является то, что на участке длиной 6,5 км сосредоточено около 30% таксонов сосудистых растений, входящих в состав флоры бассейна р. Волга.

Ключевые слова: Пустынский озерно-речной комплекс; сосудистые растения; редкие виды; структура флоры

Введение

Государственный природный заказник регионального значения «Пустынский» площадью 19 730 га, образованный постановлением правительства Нижегородской области от 16 сентября 2013 г. № 651 «О реорганизации особо охраняемых природных территорий», расположен в Теше-Сережинском карстовом районе Окско-Сурской карстовой области (Stupishin, 1967) или Суреже-Пьянском карстовом озерном районе (Stankov, 1951) области. Его создание было обосновано необходимостью охраны редких видов живых организмов, разнообразных типов растительности, уникальных ландшафтов (в том числе карстовых форм рельефа – провалы, воронки, пещеры, карстовые озера) и фитоценозов, сосредоточенных на данной территории (рис. 1).



Рис. 1. Карта Нижегородской области: точкой обозначено место нахождения Пустынского озерно-речного комплекса

Исследуемый озерно-речной комплекс расположен на территории лесостепного правобережья рек Ока и Волга, отличающегося грядово-увалистым рельефом (Lyubov, 2004).

Здесь в бассейнах рек Сурежа, Теша и Пьяна особое развитие получили карстовые формы рельефа. Регион располагается в зоне умеренно континентального климата с холодной и продолжительной зимой и довольно жарким, сравнительно коротким летом (Vakka and Kiselyeva, 2008). По ботанико-географическому районированию (Averkiev, 1954) Пустынский озерно-речной комплекс находится на стыке Выксунско-Сережинского подрайона елово-сосновых лесов и Арзамасско-Вадского подрайона лесостепного района.

Река Сурежа (правый приток р. Теша, входящей в состав бассейна р. Ока), как и большинство малых рек Правобережья, располагается в глубокой долине, покрытой на значительном ее протяжении лесами (Mikhaylov, 1959). Пойма ниже с. Пустынь широкая (1,5 км и более), местами заболочена, сильно изрезана старицами, заводьями, местами покрыта лесом и кустарником, редко лугами (Stankov, 1951). Пустынская озерно-речная система (глубина отдельных озер местами достигает 11–14 м – по: Bakanina et al. (2001)) начинается у с. Пустынь (рис. 2). Ее протяженность с запада на восток по течению р. Сурежа составляет 6,5 км, с севера на юг – 3,6 км (Bayanov et al., 2014).

Несмотря на то, что уже в 1934 г. на берегу оз. Великое в с. Старая Пустынь (ныне Пустынь) образована биологическая станция Нижегородского (ранее Горьковского) государственного университета, флора местных озер карстового происхождения (оз. Великое, Свято, Глубокое, Паровое, Нарбус, Карасево, Круглое и Долгое), связанных между собой в единую систему (общей площадью 303 га) руслом р. Сурежа, по-прежнему изучена недостаточно полно. Основное внимание исследователей было сосредоточено на изучении флоры и растительности лишь двух озер – Великого и Парового (Vorobyev, 1943; Smimova et al., 1975; Lukina, 1982; Vоротnichkov et al., 2011). Особое внимание к этим водоемам могло быть вызвано не только их близостью к биологической станции, но и произрастанием на них редких видов растений, таких, например, как *Trapa natans* L.

Цель этой статьи – охарактеризовать флору высших водных растений Пустынской озерно-речной системы, провести ее таксономический, географический и экологический анализ.

Материал и методы исследований

Для реализации поставленной цели в июле – августе 2014 и 2015 гг. организованы совместные экспедиции сотрудников лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН и кафедры ботаники ННГУ. Исследование растительного покрова проводили общепринятыми в гидробиологии методами (Shchennikov, 1964; Katanskaya, 1981). Сбор материала осуществляли маршрутным методом с помощью весельной лодки и, частично, путем обхода по берегу, учитывая при этом весь таксономический состав флоры водоемов (Papchenkov, 2001). Для составления конспекта флоры использовали материалы собственных исследований, гербарных фондов NNSU и IBIW, а также литературные данные. Видовую принадлежность гербарных образцов определяли с помощью «Флоры Средней полосы Европейской части России» (Maevskii, 2014) и «Флоры водоемов Волжского бассейна» (Lisitsyna et al., 2009). Латинские названия таксонов приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (Cherepanov, 1995), при этом учитывали более поздние обработки ряда таксонов (Christenhusz et al., 2011; Christenhusz and Chase, 2014; Byng et al., 2016).

Таксономический, экологический и экоморфологический анализ флоры, характеристика широтных и долготных элементов и спектра жизненных форм растений проведены в соответствии с рекомендациями, отраженными в литературе (Raunkiaer, 1937; Papchenkov, 2001; Savinykh and Cheryomushkina, 2015). Кластеризацию водоемов по сходству состава осуществляли с использованием в качестве меры включения коэффициента Bray-Curtis в пакете программ Statistica 6.0 (StatSoft Inc., USA). Список сосудис-

тых растений, непосредственно отмеченных нами в водоемах только в период исследований, представлен на основе системы

APG IV и др. по ранее предложенной схеме (Garin, 2016). Внутри семейств таксоны расположены в алфавитном порядке.



Рис. 2. Схема Пустынского озерно-речного комплекса

Результаты и их обсуждение

Опубликованный ранее список таксонов сосудистых растений изученного озерно-речного комплекса (186 видов – по: Велуаков et al., 2015) включал в себя виды, не только непосредственно отмеченные нами на водоемах, но и известные для этой озерно-речной системы лишь по литературным данным и материалам гербария ННГУ. Систематический анализ списка растений, непосредственно произрастающих на водоемах в течение всего периода исследований (2014–2015 гг.), показал, что объединенная флора озерно-речного комплекса представлена 162 видами сосудистых растений, относящихся к 91 роду и 42 семействам:

EQUISETOPHYTA

EQUISETOPSIDA

Equisetaceae Michx.: *Equisetum arvense* L., *E. fluviatile* L., *E. sylvaticum* L.

POLYPODIOPHYTA

POLYPODIOPSIDA

Thelypteridaceae Pichi Sermolli: *Thelypteris confluens* (Thunb.) C. V. Morton.

SPERMATOPHYTA

MAGNOLIOPSIDA

Nymphaeaceae Salisb.: *Nuphar lutea* (L.) Sm., *Nymphaea candida* C. Presl.

Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl: *Potamogeton acutifolius* Link ex Roem. et Schult., *P. alpinus* Balb., *P. berchtoldii* Fieber, *P. compressus* L., *P. friesii* Rupr., *P. lucens* L., *P. natans* L., *P. obtusifolius* Mert. et W. D. J. Koch, *P. perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulfen, *P. trichoides* Cham. et Schltdl.

Hydrocharitaceae Juss.: *Elodea canadensis* Michx., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Najas major* All., *N. minor* All., *Stratiotes aloides* L.

Butomaceae Mirb.: *Butomus umbellatus* L.

Alismataceae Vent.: *Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L.

Araceae Juss.: *Calla palustris* L., *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *L. trisulca* L., *L. turionifera* Landolt, *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.

Iridaceae Juss.: *Iris pseudacorus* L.

Poaceae Barnhart: *Agrostis capillaris* L., *A. gigantea* Roth, *A. stolonifera* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *A. geniculatus* L., *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth, *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Elymus caninus* (L.) L., *E. repens* (L.) Gould, *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *G. maxima* (Hartm.) Holmb., *Hierochloë odorata* (L.) P. Beauv., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Phalaris arundinacea* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *P. annua* L., *P. palustris* L., *P. pratensis* L., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf.

Juncaceae Juss.: *Juncus ambiguus* Guss., *J. articulatus* L., *J. atratus* Krock., *J. bufonius* L., *J. compressus* Jacq., *J. effusus* L., *J. filiformis* L.

Typhaceae Juss.: *Sparganium emersum* Rehm., *S. erectum* L., *Typha angustifolia* L., *T. austro-orientalis* Mavrodiev, *T. incana* Kapit. et Dyukina, *T. latifolia* L.

Cyperaceae Juss.: *Carex acuta* L., *C. bohemica* Schreb., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. diandra* Schrank, *C. hirta* L., *C. juncella* Th. Fries, *C. leporina* L., *C. pseudocyperus* L., *C. vesicaria* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *E. mamillata* (H. Lindb.) H. Lindb., *E. palustris* (L.) Roem. et Schult., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Pall., *Scirpus sylvaticus* L.

Ceratophyllaceae Gray: *Ceratophyllum demersum* L.

Ranunculaceae Juss.: *Caltha palustris* L., *Ranunculus flammula* L., *R. lingua* L., *R. repens* L.

Grossulariaceae DC.: *Ribes nigrum* L.

Fabaceae Lindl.: *Vicia cracca* L.

Rosaceae Juss.: *Comarum palustre* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Potentilla anserina* L.

Ulmaceae Mirb.: *Ulmus glabra* Huds., *U. laevis* Pall.

Cannabaceae Martinov: *Humulus lupulus* L.

Urticaceae Juss.: *Urtica dioica* L.

Betulaceae Gray: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.

Fagaceae Dumort.: *Quercus robur* L.

Salicaceae Mirb.: *Salix alba* L., *S. cinerea* L., *S. × holosericea* Willd., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. viminalis* L.

Onagraceae Juss.: *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. montanum* L., *E. palustre* L.

Lythraceae J. St.-Hil.: *Lythrum salicaria* L., *Trapa natans* L.

Malvaceae Juss.: *Tilia cordata* Mill.

Brassicaceae Burnett: *Barbarea stricta* Andrz. ex Besser, *Cardamine dentata* Schult., *Rorippa amphibia* (L.) Besser, *R. palustris* (L.) Besser.

Polygonaceae Juss.: *Fagopyrum esculentum* Moench, *Fallopia dumetorum* (L.) Holub, *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre, *P. hydrophiper* (L.) Delarbre, *P. lapathifolia* (L.) Delarbre, *Polygonum aviculare* L., *Rumex aquaticus* L., *R. hydrolapathum* Huds., *R. maritimus* L., *R. pseudonatronatus* (Borbás) Murb.

Caryophyllaceae Juss.: *Sagina procumbens* L., *Spergularia rubra* (L.) J. Presl et C. Presl, *Stellaria aquatica* (L.) Scop., *S. palustris* Ehrh. ex Retz.

Amaranthaceae Juss.: *Chenopodium album* L., *Ch. rubrum* L.

Primulaceae Batsch ex Borkh.: *Lysimachia nummularia* L., *L. thyr-siflora* L., *L. vulgaris* L.

Rubiaceae Juss.: *Galium palustre* L., *G. trifidum* L., *G. triflorum* Michx.

Boraginaceae Juss.: *Myosotis cespitosa* Schultz, *M. palustris* (L.) L.

Solanaceae Juss.: *Solanum dulcamara* L.

Lentibulariaceae Rich.: *Utricularia vulgaris* L.

Lamiaceae Martinov: *Lycopus europaeus* L., *Mentha arvensis* L., *Scutellaria galericulata* L., *Stachys palustris* L.

Plantaginaceae Juss.: *Hippuris vulgaris* L., *Plantago intermedia* DC., *P. lanceolata* L., *P. major* L., *Veronica scutellata* L., *V. serpyllifolia* L.

Scrophulariaceae Juss.: *Scrophularia nodosa* L.

Asteraceae Bercht. et J. Presl: *Achillea salicifolia* Besser, *Bidens cernua* L., *B. frondosa* L., *B. tripartita* L., *Erigeron canadensis* L., *Gnaphalium uliginosum* L., *Inula britannica* L., *Petasites spurius* (Retz.) Rchb., *Senecio viscosus* L.

Menyanthaceae Dumort.: *Menyanthes trifoliata* L.

Apiaceae Lindl.: *Cicuta virosa* L., *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V. N. Tikhom., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Sium latifolium* L.

Все обнаруженные сосудистые растения входят в состав трех отделов: Equisetophyta (3 вида), Polypodiophyta (1) и Magnoliophyta (158) (табл. 1). К ведущим семействам флоры озерно-речного комплекса относятся Poaceae (20 видов / 12,3%), Cyperaceae (14 / 8,6%), Potamogetonaceae (11 / 6,8%), Polygonaceae и Asteraceae (10 и 9 видов соответственно), на долю которых приходится почти 40% списка. Подобное ранговое распределение семейств характерно и для флоры озер Ярославской области (Kuzmichev et al., 1990), а первые три также занимают ведущие позиции в перечне растений некоторых озер Удомельского района Тверской области (Petushkova et al., 2009). К ведущим родам Пустынской озерно-речной системы относятся *Potamogeton* (11 видов), *Carex* (9), *Juncus* (7) и *Salix* (6), число видов, входящих в другие рода, изменяется от 1 до 4. По данным Teteryuk (2012), преобладание разнообразия рдестов и осок характерно для флор водоемов Европейского Северо-Востока. Уровень гибридной составляющей флоры чрезвычайно низок (один таксон – 0,6% от общего списка флоры). Обычно для водораздельных озер Верхнего и Среднего Поволжья, а также некоторых копаных водоемов северо-запада Ярославской области, число гибридных таксонов может достигать 5–9 (Parchenkov, 2001, 2002; Gagin, 2012). Низкий уровень гибридной составляющей – естественное явление для озер, в отличие от речных систем (Parchenkov, 2002).

Таблица 1

Систематическая структура флоры озер Пустынского озерно-речного комплекса

Озеро	Число				Вклад в общее видовое богатство, %	
	отделов	классов	семейств	родов		
Великое	3	4	37	63	99	61,1
Глубокое	3	4	36	66	95	58,6
Паровое	3	4	40	66	87	53,7
Долгое	3	4	36	59	86	57,3
Свято	3	4	36	63	87	57,3
Нарбус	3	4	29	44	51	31,5

Флоры большинства озер по числу видов характеризовались преобладанием семейства Poaceae (8–13 видов), что во многом может быть связано с более высокой антропогенной нагрузкой и своеобразием их береговой линии. Аналогичное мнение ранее было высказано и Teteryuk (2012) для флоры отдельных древних озер Европейского Северо-Востока России. Отметим, что на всем протяжении береговой линии озерно-речного комплекса нами отмечен весь спектр экотопов, выделенных ранее (Kuzmichev and Krasnova, 2001) для водоемов Европейской России и отражающих, по мнению этих исследователей, картину экологической разнокачественности водной и прибрежно-водной среды. В оз. Великое и Глубокое второе место после семейства Poaceae занимает семейство Cyperaceae, в то время как в оз. Свято и Паровое указанные семейства равнозначны по видовому богатству. Своеобразием флоры оз. Нарбус является равная представленность видов семейств Poaceae, Cyperaceae и Lemnaceae. В оз. Долгом, расположенном по течению р. Сережа ниже оз. Великого, Глубокое и Парового, семейство Poaceae продолжает удерживать ведущие позиции, в то время как второе место переходит к семейству Potamogetonaceae. Распределение остальных семейств указывает на своеобразие каждого водоема в отдельности.

Высокое видовое богатство флоры на небольшой территории (протяженность водного зеркала водоемов по течению р. Сережа всего 6,5 км) связано с множеством факторов, прежде всего, с относительно стабильным уровнем режимом, обеспечиваемым дамбой, расположенной в нижней части озерно-речной системы.

Кроме того, в качестве факторов формирования высокого видового богатства водных и околоводных растений необходимо отметить сложность биотопической структуры изученной системы водоемов при заметном колебании уровня антропогенной нагрузки (Bornette and Puijalon, 2009; Azzella et al., 2014; Ziaja and Wójcik, 2015) на отдельные ее участки. Последнее позволяет не только водным и прибрежно-водным растениям, но и растениям – выходцам из экотопов стабильно удерживать свои позиции в различных типах фитоценозов (Parchenkov, 2001).

Дендрограмма сходства флористического состава озер (рис. 3) показала, что наиболее близкими во флористическом отношении являются проточные озера Великое, Глубокое, Паровое и Долгое, связанные между собой р. Сережа. Последнее объясняется наличием у них схожего набора экотопов и общностью геологического происхождения. Отдельно выделяется заболочивающееся в северо-западной части оз. Свято, отличающееся своеобразием биотопов. Наиболее низким коэффициентом сходства со всеми исследованными озерами обладает мелководное оз. Нарбус. Полученные данные были подтверждены при использовании коэффициента флористического сходства озер по P. Jaccard.

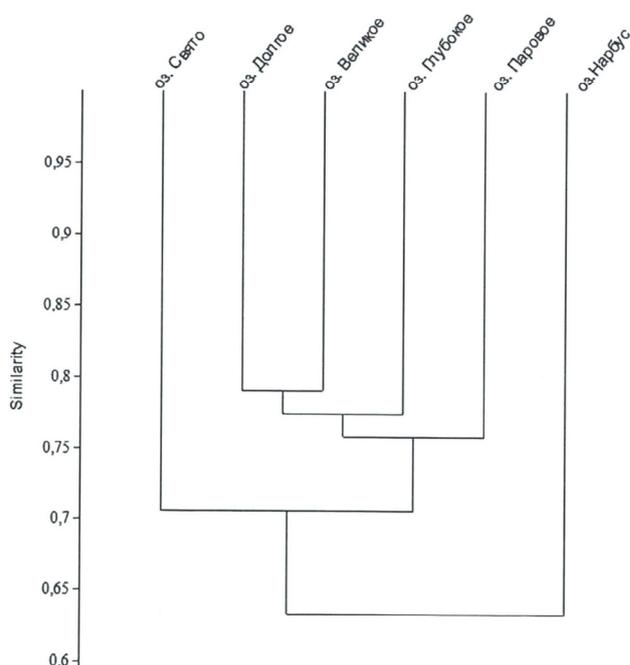


Рис. 3. Дендрограмма сходства флористического состава Пустынских озер

Гидрофильная составляющая (Parchenkov, 2001) флоры всего озерно-речного комплекса включает 40,7% общего списка видов с преобладанием семейства Potamogetonaceae (11 видов). Менее богаты представителями этой группы растений семейства Cyperaceae (8 видов), Lemnaceae, Poaceae (по 5) и Typhaceae (4). Родовой анализ гидрофильной составляющей флоры отразил преобладание разнообразия видов рода *Potamogeton* (11 видов), менее богато представлены *Lemna* и *Typha* (по 4 вида), а также *Carex* и *Eleocharis* (по 3 вида). Число видов в остальных родах не превышает 1–2. Гидрофильная часть флоры оз. Великое и Долгое заметно богаче других, а оз. Нарбус заметно беднее в этом отношении, что можно связать с незначительной площадью его водного зеркала. В течение вегетационного сезона это озеро нередко полностью зарастает телорезом и рясками. Кроме того, сокращение поверхности открытой воды связано с активно протекающими здесь сплавинообразовательными процессами.

Географическая структура, связанная с анализом родовых и видовых ареалов, является одной из наиболее важных характеристик флоры (Antipova, 2011). Для исследованных водоемов она в полной мере отражает зональное расположение Пустынской озерно-речной системы и специфику самой флоры, характерной для

средней полосы Европейской части России. В зональном отношении в структуре флоры преобладают бореальный и плуризональный элементы (40,7% и 39,5%, соответственно). Высокая доля бореальных компонентов является характерной чертой для флор таежной зоны (Martynenko, 1996). Вклад бореонеморальных (8,6%) и неморальных (3,1%) видов значительно скромнее, а все остальные зональные элементы в совокупности не превышают 8,1% от общего списка флоры. В региональном отношении выявлено преобладание голарктических и евразийских видов (36,4% и 33,3%, соответственно). Между тем, соотношение этих двух элементов во флоре озер европейского Северо-Востока России прямо противоположно (Teteryuk, 2012). Третье место во флоре Пустынской озерно-речной системы занимают евросибирские виды (10,5%), четвертое – гемикосмополиты (6,2%). Остальные региональные группы (американская, восточноазиатская, европейская, европейско-североамериканская, евразийско-американская и плурирегиональная) представлены 1–4 (8) видами, что в совокупности составляет 13,6%.

В эколого-ценотическом отношении флора Пустынского озерно-речного комплекса на одну треть (52 вида, 32,2%) представлена группой гидрофитов, связанных с увлажненными экотопами, что типично для флор всех типов водных объектов бассейна Волги (Parchenkov, 2011). Число видов, входящих в состав групп гидрофитов и гидрогелофитов, близко между собой (28 видов – 17,3% и 25 – 15,4%, соответственно). Основные площади зарастания принадлежат гидрофитам, господствующее положение среди которых занимают сообщества *Potamogeton lucens*, *Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum*, *Stratiotes aloides* и *Trapa natans*. Среди гидрогелофитов в растительном покрове преобладают *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans*, *Carex acuta* и *C. pseudocyperus*, *Oenanthe aquatica*, *Comarum palustre* и *Calla palustris*. Самой малочисленной по видовому богатству является группа гелофитов, которая представлена 13 видами (8,0%), причем половина из них (*Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia*, *Scolochloa festucacea*, *Sparganium emersum* и *Sagittaria sagittifolia*) относится к доминантам растительных сообществ. Группа гигромезо- и мезофитов представлена 44 видами, что составляет 27,1% от общего числа таксонов.

Практически весь спектр типов жизненных форм, выделенных Х. Раункиером (за исключением группы криптофитов), представлен во флоре исследованного озерно-речного комплекса (табл. 2). Преобладающим типом жизненной формы являются гемикриптофиты (30,5% состава), к самой малочисленной группе принадлежат хамефиты (около 2%).

Таблица 2

Спектр типов жизненных форм по Х. Раункиеру

Тип жизненной формы	Число видов	Доля видов, %
Фанерофиты	12	7,6
Хамефиты	3	1,9
Гемикриптофиты	54	34,2
Геофиты	19	12,0
Гелофиты	20	12,7
Гидрофиты	24	15,2
Терофиты	26	16,5

В настоящее время современными флористами активно используется биоморфологический анализ, который позволяет показать спектр жизненных форм конкретной ценофлоры, отражающей, в свою очередь, степень ее приспособленности к существующим условиям среды (Teteryuk, 2013). По числу плодоносителей основу флоры озерно-речного комплекса составляют поликарпики (82,1%). В эту же группу нами включены и многократно спороносящие и спорообразующие виды растений (*Thelypteris palustris* и три вида хвоща). Преобладание поликарпиков во флоре озер является характерной особенностью всех гидрофильных флор (Krasnova and Kuzmichev, 1990). Монокарпики редки (25 видов) и составляют 15,5% от всей флоры. Группа олигокарпиков (2,4%) представлена единичными видами, в основном, гидрогелофитами. Многолетние растения (в том числе и малолетники, почти 84% со-

става) формируют основу растительного покрова озер, однолетники во флоре занимают второе место – 14,2%; третье место принадлежит двулетникам (около 2%). Преобладающими типами экобиоморф являются вегетативно-подвижные явноплицентрические (44,4%) и вегетативно-неподвижные моноцентрические растения (40,1%). Почти поровну распределяются вегетативно-подвижные ацентрические (8,0%) и вегетативно-подвижные неявноплицентрические растения (7,5%). В целом во флоре преобладают травянистые растения – 90,7% (147 видов); древесных растений насчитывается 7,4% (по 6 видов деревьев и кустарников), полукустарничков – 1,2% (2 вида – *Comarum palustre* и *Solanum dulcamara*), травянистых лиан – 1 вид (*Humulus lupulus*).

В настоящее время нами не подтверждено присутствие ряда видов растений, указываемых ранее для флоры озерно-речного комплекса: *Agrostis canina* L., *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, *Callitriche cophocarpa* Sendtn., *C. palustris* L., *Cardamine amara* L., *C. parviflora* L., *Carex aquatilis* Wahlenb., *C. riparia* Curtis, *C. rostrata* Stokes, *C. vulpina* L., *Ceratophyllum platyacanthum* Cham., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv., *Elatine alsinastrum* L., *E. hydro-piper* L., *Eleocharis unigumis* (Link) Schult., *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvelev, *Galium uliginosum* L., *Glyceria notata* Chevall., *Iris sibirica* L., *Limosella aquatica* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Peplis portula* L., *Persicaria scabra* (Moench) Moldenke, *Potamogeton pusillus* L., *P. pectinatus* L., *Ranunculus circinatus* Sibth., *R. sceleratus* L., *Salix acutifolia* Willd., *S. aurita* L., *S. fragilis* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *Symphytum officinale* L., *Thyselum palustre* (L.) Raf., *Triglochin palustre* L., *Utricularia minor* L., *Veronica longifolia* L. (по: Lukina and Peshkova, 1968; Smirnova et al., 1975; Lukina, 1982; гербарий NNSU и устное сообщение). Возможно, это обусловлено протеканием сукцессионных процессов, связанных с кардинальными изменениями условий формирования стока в бассейне р. Волга.

Среди особо охраняемых видов на исследованной территории нами (Belyakov et al., 2015) были отмечены *Najas minor* (оз. Великое и Долгое, проток между оз. Великое и Свято), *N. major* (оз. Долгое), *Trapa natans* (оз. Великое, Глубокое, Паровое, Долгое), *Potamogeton praelongus* (оз. Великое), *P. trichoides* (оз. Великое и Долгое), *Carex bohemica* (оз. Свято). Помимо приведенных нами сосудистых растений, для исследуемой территории следует указать на ранее отмеченные в литературе водные печеночники *Ricciocarpus natans* (L.) Corda и *Riccia fluitans* L. (Lukina, 1982), обнаруженные нами лишь в оз. Глубокое. На территории озерно-речного комплекса достоверно известны 5 видов харовых водорослей – *Chara braunii* Gmulin, *C. contraria* A. Br., *Nitella flexilis* (L.) Agardh (в прирусловой части р. Печенжуй), *N. opaca* (Br.) Ag. (оз. Великое) и *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J. Groves (оз. Долгое) (Lukina, 1982; Romanov et al., 2015a, b).

Заключение

Флора Пустынского озерно-речного комплекса разнообразна (162 вида сосудистых растений из 91 родов и 42 семейств) и в целом традиционна для данной территории как по таксономической, так и экологической структуре. Число видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Нижегородской области, – шесть. За своеобразие данной территории можно принять то, что на участке длиной 6,5 км (по течению р. Сережа) сосредоточено около 30% таксонов сосудистых растений, входящих в состав флоры бассейна Волги. В региональном отношении флора Пустынской озерно-речной системы представлена 41,5% и 37,9% от общего числа таксонов, указываемых для территорий Верхнего и Среднего Поволжья, соответственно. Различия в таксономическом составе отдельных озер обусловлены разнообразием биотопов, различной степенью сохранности растительного покрова, а также типом антропогенной нагрузки. Географический анализ показал, что в состав флоры озерно-речного комплекса входят, в основном, виды с широким ареалом. В зональном отношении преобладают бореальный и плуризональный элементы, в то время как в региональном ведущее место занимают голарктические и

евразийские виды. Установленная очередность экотипов является неотъемлемой чертой эколого-ценотического разнообразия водоемов и водотоков бассейна Волги. По типу жизненных форм *Ch. Raunkiaer* самой многочисленной группой являются гемикриптофиты; самой малочисленной – хамефиты. Биоморфологический анализ исследованной ценофлоры показал преобладание поликарпических растений, по длительности жизни особи ведущее место занимают многолетники. К основным типами экобиоморф относятся вегетативно-подвижные явноплицентрические и вегетативно-неподвижные моноцентрические растения. Преобладание во флоре травянистых растений закономерно и характерно для водных флор.

Авторы выражают глубокую признательность к б. н., доценту О. А. Капитоновой (Тобольская комплексная научная станция УрО РАН) и д. б. н. А. В. Щербакову (МГУ) за консультации в определении отдельных таксономических групп сосудистых растений; к б. н., доц. А. Г. Лапирову (ИБВВ РАН) за прочтение рукописи и ценные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

References

- Antipova, E. M. (2011). Flora vnutrikontinentalnykh severnykh lesostepey Sredney Sibiri (analiz, lokalnye flory i rayonirovaniye, florocenogenez, ohrana fitogenofonda) [Flora of the inland Northern forest-steppes of Middle Siberia (the analysis of the local flora and zonation, plant caenogenesis, preservation of the plant gene pool)]. In: *Materialy pyatoi Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Chteniya pamyati L. M. Cherepnina"*. Vol. 1. Izdatelstvo Krasnoyarskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta imeni V. P. Astafyeva, Krasnoyarsk, 3–64 (in Russian).
- Averkiev, D. S. (1954). Istoriya razvitiya rastitelnogo pokrova Gorkovskoi oblasti i eyo botaniko-geograficheskoe deleniye [The history of the development of plant cover in the Gorkiy oblast and its phytogeographical division]. *Uchyonye Zapiski Gorkovskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya Biologicheskaya*, 25, 119–136 (in Russian).
- Azzella, M. M., Rosati, L., Iberite, M., Bolpagni, R., & Blasi, C. (2014). Changes in aquatic plants in the Italian volcanic-lake system detected using current data and historical records. *Aquatic Botany*, 112, 41–47.
- Bakanina, F. M., Vorotnichkov, V. P., Lukina, E. V., & Fridman, B. I. (2001). Ozyora Nizhegorodskoi oblasti [Lakes of Nizhny Novgorod oblast]. Izdanie VOOP, Nizhny Novgorod (in Russian).
- Bakka, S. V., & Kiselyeva, N. Y. (2008). Osobo ohranyaemye prirodnye territorii Nizhegorodskoi oblasti: Annotirovannyi perechen [Protected areas in Nizhny Novgorod oblast: Annotated list]. *Minprirody Nizhegorodskoi oblasti, Nizhny Novgorod* (in Russian).
- Bayanov, N. G., Krivdina, T. V., & Loginov, V. V. (2014). Ozyora yugozapada Nizhegorodskoi oblasti [Lake of South-West of Nizhny Novgorod oblast]. *Trudy Mordovskogo Gosudarstvennogo Prirodnogo Zapovednika imeni P. G. Smidovicha*, 12, 241–263 (in Russian).
- Belyakov, E. A., Garin, E. V., & Okhupkin, A. G. (2015). Flora ozyomo-rechnogo kompleksa reki Seryozha Pustynskogo zakaznika (Nizhegorodskaya obl., Arzamasskii rayon) [Flora of lake-river complex Seryozha in the Pustyn preserve (Nizhny Novgorod region, Arzamas oblast)]. In: *Proceedings of VII All-Russian conference with international participation on aquatic macrophytes "Hydrobotany 2015"*. Filigran, Yaroslavl, 72–75 (in Russian).
- Bomette, G., & Puijalon, S. (2009). Macrophytes: Ecology of Aquatic Plants. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Byng, J. W., Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Judd, W. S., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, D. E., Soltis, P. S., & Stevens, P. F. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Cherepanov, S. K. (1995). Sosudistyye rasteniya Rossii i sopredelnykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and the adjacent states (within the former USSR)]. *Mir i Semya* – 95, St. Petersburg (in Russian).
- Christenhusz, M. J. M., Reveal, J. L., Farjon, A., Gardner, M. F., Mill, R. R., & Chase, M. W. (2011). A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*, 19, 55–70.
- Christenhusz, M. M., & Chase, M. W. (2014). Trends and concepts in fern classification. *Annals of Botany*, 113(4), 571–594.
- Garin, E. V. (2012). Flora vygonnykh kopaney severo-zapada Yaroslavskoi oblasti [Flora of pasture earth reservoir of the northwest of Yaroslavl region]. *Vestnik APK Verhnevolzhya*, 4(20), 56–58 (in Russian).
- Garin, E. V. (2016). Struktura flory sosudistyykh rastenii Yaroslavskoi oblasti [The structure of flora of vascular plants of the Yaroslavl oblast]. *Mezhdunarodnyy Zhurnal Prikladnykh i Fundamentalnykh Issledovaniy*, 8(2), 188–193 (in Russian).
- Katanskaya, V. M. (1981). Vysshaya vodnaya rastitelnost kontinentalnykh vodoemov SSSR: Metody izucheniya [Higher aquatic vegetation of continental water bodies of the USSR: Study methods]. Nauka, Leningrad (in Russian).
- Krasnova, A. N., & Kuzmichev, A. I. (1990). Flora ozyor Severo-Dvinskoi vodnoi sistemy [The flora of the lakes of the North Dvina water system]. In: *Flora i produktivnost pelagicheskikh i litoralnykh fitocenozov vodoyomov basseina Volgi*. Nauka, Leningrad, 95–109 (in Russian).
- Kuzmichev, A. I., & Krasnova, A. N. (2001). Parcialnye flory presnykh vodoyomov Evropeyskoi Rossii [Partial flora of freshwater in the European Russia]. *Botanicheskii Zhurnal*, 86(1), 65–72 (in Russian).
- Kuzmichev, A. I., Ekzertsev, V. A., Lisitsyna, L. I., Dovbnya, I. V., Trusov, B. A., Krasnova, A. N., Artyemenko, V. I., Lapirov, A. G., & Lyashenko, G. F. (1990). Flora i rastitelnost ozyor Yaroslavskoi oblasti [Flora and vegetation of the lakes of Yaroslavl region]. In: *Flora i produktivnost pelagicheskikh i litoralnykh fitocenozov vodoyomov basseina Volgi*. Nauka, Leningrad, 50–94 (in Russian).
- Lisitsyna, L. I., Papchenkov, V. G., & Artyemenko, V. I. (2009). Flora vodoyomov Volzhskogo basseina: Opredelitel sosudistyykh rastenii [Flora of water bodies of the Volga river basin: Identification guide of vascular plants]. *Tovarishchestvo Nauchnykh Izdaniy KMK, Moscow* (in Russian).
- Lukina, E. V. (1982). O dinamike flory i rastitelnosti ozera Velikogo Pustynskogo Gorkovskoi oblasti [On the dynamics of flora and vegetation in the lakes Velikoe of Pustynskiy of Gorkiy oblast]. In: *Biologicheskie osnovy povysheniya produktivnosti i ohrana rastitelnykh soobshchestv Povolzhya*. Izdatelstvo Gorkovskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Gorkiy, 71–77 (in Russian).
- Lukina, E. V., & Peshkova, N. V. (1968). Vidy iv okrestnostei biostancii Gorkovskogo Gosudarstvennogo Universiteta [Species of *Salix* of the Biological station of the Gorkiy State University]. *Uchyonye Zapiski Gorkovskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya Biologicheskaya*, 90, 129–132 (in Russian).
- Lyubov, M. S. (2004). Geografiya Nizhegorodskogo kraya [Geography of Nizhny Novgorod oblast]. *Arzamasskii Gosudarstvennyi Pedagogicheskii Institut, Arzamas* (in Russian).
- Maevskiy, P. F. (2014). Flora srednei polosy evropeyskoi chasti Rossii [Flora of the temperate zone of the european part of the Russia]. 11-th izd. *Tovarishchestvo Nauchnykh Izdaniy KMK, Moscow* (in Russian).
- Martynenko, V. A. (1996). Flora severnoi i srednei podzonn taigi Evropeyskogo Severo-Vostoka [The flora of the Northern and Middle subzones of taiga in the European North]. *Ekaterinburg* (in Russian).
- Mikhaylov, A. N. (1959). Agroklimaticheskoe rayonirovaniye [Agroclimatic zoning]. In: *Agroklimaticheskii spravochnik po Gorkovskoi oblasti*. Gidrometeoizdat, Leningrad, 45–65 (in Russian).
- Papchenkov, V. G. (2001). Rastitelnyi pokrov vodoyomov Srednego Povolzhya [Vegetation cover of water bodies and water courses of the Middle Volga region]. *CMP MUBiNT, Yaroslavl* (in Russian).
- Papchenkov, V. G. (2002). Gibridnaya sostavlyayushchaya flory kak pokazatel stepeni vozdeystviya cheloveka na prirodu [The hybrid component of the flora as the indicator of the degree of human impact on nature]. In: *Materialy Vtoroi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Aktualnye problemy ehkologii Yaroslavskoi oblasti"*. Vol. 2. Izdanie VVO REHA, Yaroslavl, 109–113 (in Russian).
- Papchenkov, V. G. (2011). Rastitelnyi pokrov zaliva i podpomykh uchastkov rek Yuhot i Uleima [Vegetative cover of the gulf and retaining parts of the Rivers Jukhot and Ulejma]. *Yaroslavskii Pedagogicheskii Vestnik. Seriya Biologicheskaya*, 3(1), 119–127 (in Russian).
- Petushkova, T. P., Dementieva, S. M., & Notov, A. A. (2009). Flora nekotorykh ozyor Udomelskogo raiona Tverskoi oblasti [Flora of central Laces in Udomlya district, Tver region]. *Vestnik Tverskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya Biologiya i Ehkologiya*, 14, 167–173 (in Russian).
- Raunkiaer, C. (1937). *Plant life forms*. Clarendon Press, Oxford.
- Romanov, R. E., Birykova, O. V., & Bondarev, O. O. (2015). Harovyie (Streptophyta, Charales) Nizhegorodskoi oblasti [The Charophytes (Streptophyta, Charales) of Nizhny Novgorod oblast]. *Botanicheskii Zhurnal*, 100(5), 443–452 (in Russian).
- Romanov, R. E., Shilov, M. P., Belyakov, E. A., Lapirov, A. G., & Birykova, O. V. (2015). Floristicheskie nahodki harovyih vodoroslei (Charales, Streptophyta) v Srednei Rossii [New species records of Charophytes (Charales, Streptophyta) in Central Russia]. *Byulleten Moskovskogo Obschestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii*, 120(3), 78–79 (in Russian).

- Savinykh, N. P., & Cheryomushkina, V. A. (2015). Biomorphology: Current status and prospects. *Contemporary Problems of Ecology*, 8(5), 541–549.
- Shchennikov, A. P. (1964). Vvedenie v geobotaniku [Introduction to geobotanica]. Izdatelstvo Leningradskogo Universiteta, Leningrad (in Russian).
- Smimova, A. D., Lukina, E. V., & Nikitina, I. G. (1975). Materialy po dinamike flory i rastitelnosti ozera Parovogo iz sistemy Pustynskih ozyor Gorkovskoi oblasti [The materials on the dynamics of flora and vegetation of the lake Parovoe from the system Pustynsky lakes of Gorky oblast]. In: *Biologicheskie osnovy povysheniya produktivnosti i ohrany lesnyh, lugovyh i vodnyh fitocenozov*. Vol. 4. Gorkovskii Gosudarstvennyi Universitet imeni N. I. Lobachevskogo, Gorkiy, 42–52 (in Russian).
- Stankov, S. S. (1951). Ocherki fizicheskoi geografii Gorkovskoi oblasti [Sketches of the physical geography of the Gorkiy oblast]. Gorkovskoe Oblastnoe Gosudarstvennoe Izdatelstvo, Gorkii (in Russian).
- Stupishin, A. V. (1967). Ravninnyi karst i zakonomernosti ego razvitiya na primere Srednego Povolzhya [The plain karst and its development on the example of the Middle Volga region]. Izdatelstvo Kazanskogo Universiteta, Kazan (in Russian).
- Teteryuk, B. Y. (2013). Biomorfologicheskaya struktura flory vodoyomov basseina reki Vyhegda [Biomorphological structure of the flora of Vyhegda river water basin]. *Modern Phytomorphology*, 3, 167–175 (in Russian).
- Vorobyev, P. M. (1943). Vodno-bolotnaya rastitelnost ozera Velikogo bliz sela Pustyn, Chemuhinskogo raiona, Gorkovskoi oblasti [Wetland vegetation the Velikoe lake near the village of Pustyn, Chemuhinsk district, Gorkiy oblast]. *Uchyonye Zapiski Gorkovskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya Biologicheskaya*, 2, 36–43 (in Russian).
- Vorotnichkov, B. P., Chkalov, A. V., & Shirokov, A. I. (2011). Rastitelnost okrestnostei Pustynskoi biostancii [The vegetation of the surrounding area of Pustynsky the biological station]. *Nizhegorodskii Gosuniversitet, Nizhnii Novgorod* (in Russian).
- Ziaja, M., Wójcik, T., & Pol, J. (2015). Changes in vascular flora of the Rzeszow reservoir after 20 years (SE Poland), *Polish Journal of Environmental Studies*, 24(4), 1845–1854.