

АССОЦИАЦИЯ *CYPERO-LIMOSELLETUM* (OBERD. 1957) KORNECK 1960 (*ISOËTO-NANOJUNCETEA*) В ПОЙМЕ СРЕДНЕЙ ОБИ

ASSOCIATION *CYPERO-LIMOSELLETUM* (OBERD. 1957) KORNECK 1960 (*ISOËTO-NANOJUNCETEA*)
IN THE MIDDLE OB RIVER FLOODPLAIN

© Г. С. ТАРАН
G. S. TARAN

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101.
E-mail: gtaran@mail.ru

В 1988—1991 гг. на отрезке поймы р. Оби между ее притоками Тым и Вах были изучены сообщества асс. *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960. Ассоциация здесь представлена субасс. *C. -L. rumicetosum ucranici* Taran 1994 с фациями *limosellosum aquaticae*, *physcomitrellosum patentis*, *salicosum triandro-viminalis*, *rumicosum ucranici*, *coleanthosum subtilis* и субасс. *C. -L. coleanthetosum* Taran 1994 с фациями *typicum*, *callitrichosum palustris*, *eleocharitosum acicularis*, *filaginellosum pilularis*. Продолжительность полного цикла развития сообществ ассоциации на средней Оби составляет около 9—12 недель, а погодичная частота их «успешного» появления, реализуемого в полном вызревании семян, — около 35 %. Приустьевые внутренние дельты (соры) притоков Оби являются рефугиумом стационарных популяций *Coleanthus subtilis* (*Poaceae*) и естественным прототипом рыбных прудов Центральной Европы, где *Coleanthus subtilis* сохранялся в течение многих веков благодаря экстенсивной «трехлетней» системе прудоводства. Приустьевый сор в нижнем течении Ларьегана предложено объявить охраняемой территорией. Приведено 60 описаний сообществ ассоциации.

Ключевые слова: *пойменный эфемеретум, синтаксономия, Coleanthus subtilis, Cypero-Limoselletum, Isoëto-Nanojuncetea.*

Key words: *sintaxonomy, Coleanthus subtilis, Cypero-Limoselletum, Isoëto-Nanojuncetea.*

Номенклатура: Игнатов, Афонина, 1992; Константинова и др., 1992; Черепанов, 1995.

ВВЕДЕНИЕ

Ассоциация *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 объединяет эфемеровые сообщества, распространенные на речных отмелях Европы и Сибири в пределах лесной и лесостепной зон. Ее диагностические виды — *Limosella aquatica*, *Physcomitrella patens*, *Riccia cavernosa*, *Chenopodium rubrum* f. *humile*. Относится она к классу *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943, в который включаются низкорослые сообщества однолетников, на короткий срок появляющиеся в местообитаниях с резко колеблющимися уровнями поверхностно-грунтовых вод (Ellenberg, 1982) в пределах Голарктического флористического царства. Внутри класса ассоциация входит в состав порядка *Cyperetalia fusci* Pietsch 1963 и союза *Elatini-Eleocharition ovatae* Pietsch 1965, в который выделены сообщества, развивающиеся на нейтральных почвах на отмелях рек и днищах спущенных прудов (Pietsch, 1973).

Ассоциация хорошо изучена в зарубежной Европе (Burricher, 1960; Korneck, 1960; Pietsch, 1963, 1973; Pietsch, Müller-Stoll, 1974; Ant, Diekjobst, 1967; Diekjobst, Ant, 1967; Philippi, 1968; Vicherek, 1968; Oesau, 1972; Loster, 1976; Blažková, 1980; Zając, Zając, 1988; Popiela, 1996, 1997; Täuber, 2000; и др.), где становится все более редкой из-за антропогенной трансформации ландшафтов.

В Восточной Европе и особенно в Сибири естественные местообитания ассоциации сохранились значительно лучше. В то же время информация о распространении и составе сообществ ассоциации на территории бывшего СССР скудна (Таран, 1995), и лишь в последние годы начинают появляться сообщения из отдельных регионов. В европейской части бывшего СССР ассоциация отмечена на средней Волге (Соломещ, Гаврилов, 1989), в Башкирии (Hilbig, 1991; Ишбирдин, неопубликованные данные) и Литве (Rašo-

mavicius, Viveinis, 1996). В Западной Сибири ее сообщества указываются для верхней Оби (Таран, 1995, 1996), средней Оби (Таран, 1994; Ūnal, 1999), нижней Оби и нижнего Иртыша (Таран, 1998).

Для Восточной Сибири нет прямых указаний, но изучение литературы позволило выявить сообщества, которые можно отнести к данной ассоциации. Для средней Лены они указываются под псевдонимом *Eleocharitetum acicularis* (Baumann 1911) Koch 1926 (Кононов и др., 1989), для побережья Байкала — как сообщество *Juncus bufonius—Ranunculus reptans*, отнесенное к союзу *Elatini-Eleocharition ovatae* (Chytrý et al., 1995). В Якутии продвижение *Cypero-Limoselletum* на север возможно вплоть до верхнего течения Яны, где лужница встречается «на глинистых отмельных берегах озер и протоков в пойме реки, иногда очень обильно» (Заславская, 1992 : 94).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В сентябре 1987 г. нам посчастливилось собрать цветущие экземпляры колеанта (*Coleanthus subtilis*). Появление заметки Н. Н. Цвелева (1988а) о колеанте послужило толчком к детальному и долготелетнему изучению сообществ пойменного эфемертума в Западной Сибири.

Вошедший в статью материал собрали с 1988 по 1991 г. в основном во второй половине августа и сентябре по берегам р. Оби и проток в окрестностях сел Новоникольское (59§ 46' с. ш., 79§ 12' в. д.), Александровское (60§ 26' с. ш., 77§ 22' в. д.) и Ларино (60§ 31' с. ш., 77§ 40' в. д.) Александровского р-на Томской обл., а также и в нижнем течении р. Ларьеган, крупного левого притока Оби. Первоначально изучались сообщества с участием колеанта, затем в круг исследования были включены сообщества прочих фаций ассоциации. Описание сообществ проводили либо в естественных пределах, либо на площадках величиной от 10 до 100 м². Из-за мелких размеров пойменных эфемеров описание их сообществ весьма трудоемко. По нашему опыту, 10 м² — оптимальная величина пробной площадки, удовлетворяющая требованиям как скорости описания, так и репрезентативности. Проективное покрытие видов указывали в процентах, а затем переводили в баллы проективного покрытия модифицированной шкалы Б. М. Миркина (Миркин, Розенберг, 1983): «г» — не более 0.01 %; «+» — 0.01—1 %; «1» — 1—5 %; «2» — 6—15 %; «3» — 16—25 %; «4» — 26—50 %; «5» — 51—100 %. Кроме сосудистых видов фиксировали присутствие мхов и печеночников.

Полученные описания обрабатывали традиционным для сигматизма методом табличной сортировки. При подготовке статьи для работы с описаниями использована ботаническая база данных IBIS 3.0 (Зверев, 1998).

С помощью простейших измерительных приборов (шнур, угломер, рулетка) и несложных тригонометрических вычислений в окрестностях гидропоста с. Александровского выявляли высоту сообществ над урезом воды и фиксировали их фенологическое состояние (цветение, плодоношение, рассеивание семян, массовое отмирание). Это позволило выразить высотное положение тех или иных фенологических по отношению к нулю графика гидропоста, а затем по данным ведущимся на гидропосту ежедневных замеров уровней воды в русле определить день, когда тот или

иной участок, соответствующий определенному фенологическому рубежу, освободился от воды. Вычисление этой даты имеет важное значение, поскольку именно с этого момента инициируется прорастание эфемеров на отмели. Это позволяет весьма точно определить возраст конкретных эфемеровых сообществ, равный сроку пребывания отмели в обсохшем состоянии минус время, необходимое для прорастания тех или иных эфемеров-доминантов.

Данные о скорости прорастания различных видов пойменных эфемеров мы почерпнули из доклада W. Pietsch (1991). Более детальные сведения можно найти в фундаментальных работах M. Lampe (1996) и T. Täuber (2000).

Данные о высотной приуроченности эфемеровых сообществ (относительно уреза воды) в сопоставлении с данными проводимых на гидропосту многолетних наблюдений за уровнем режимом позволили ретроспективно оценить динамику появления сообществ на берегах Оби с 1936 по 1991 г. Одним из условий гарантированного существования эфемеров на берегах русел является возможность регулярного пополнения семенного банка. Поскольку развитие сообществ протекает в узком временном диапазоне от даты осушения отмели до даты окончания вегетационного периода, важно было оценить, как часто имели место годы, когда сообщества полностью завершали свое развитие. Сведения о сроках окончания вегетационного периода частью (1935—1965 гг.) взяты из литературы (Природа..., 1968), частью (1966—1990 гг.) вычислены по данным метеостанции с. Александровского с использованием стандартной методики гидрометслужб. При этом дата окончания вегетационного периода определяется как дата устойчивого перехода среднесуточных температур через +5 °С.

Чтобы оценить плотность популяции колеанта и количество производимых им семян, в ряде эфемеровых сообществ в нижнем течении р. Ларьеган подсчитывали количество экземпляров колеанта на площадках 1×1 м. Наконец, в ряде сообществ замерялись толщина поверхностного илистого слоя, перекрывающего песчаную подложку, и уровень грунтовых вод, тесно связанный с уровнем воды в русле соответствующего водотока.

Сообщества со средней Оби ранее характеризовались в кратком сообщении (Таран, 1994). В данной статье дана их полная синтаксономическая характеристика.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На средней Оби ассоциация представлена 2 субассоциациями. Щавельковая субассоциация (субасс. *Cypero-Limoselletum rumicetosum ucranici* Taran 1994) объединяет сибирские сообщества с *Rumex ucranicus* и *Bidens radiata*, распространенные в пределах таежной зоны. Диагностические виды: *Rumex ucranicus*, *Bidens radiata*, *Marchantia alpestris*.

Сообщества щавельковой субассоциации развиваются вдоль основного русла Оби в ухвостьях островов и крупных побочней¹, также в нижней части береговых склонов с выходами мощных пластов

¹ Ухвостье — расположенная ниже по течению (низовая) часть острова или побочня. Побочень — приречная к берегу низкая отмель, обычно песчаная в верховой части и илистая в ухвостье.

тяжелых суглинков. Специфика среднеобских сообществ по сравнению с западноевропейскими и южносибирскими аналогами проявляется не только в отсутствии *Cyperus fuscus* и высокоом постоянстве *Physcomitrella patens*, но и в присутствии некоторых однолетников. Таков *Bidens radiata*, не отмечавшийся ранее для этой ассоциации в качестве постоянного вида. В центральнолесостепных сообществах *Cypero-Limoselletum*, изучавшихся нами в барнаульской пойме, *Bidens radiata* крайне редок. В сообществах ассоциации он становится более постоянным в северной лесостепи (колыванская пойма, расположенная к северу от Новосибирска) и далее вниз по течению Оби.

Второй диагностический вид субассоциации, *Rumex ucranicus*, в колыванской пойме нами не отмечен, а в барнаульской его участие ограничивается I классом постоянства. От устья р. Томь и далее вниз по течению Оби он становится обычным видом (Флора Сибири, 1992). Видимо, здесь и проходит южная граница распространения щавельковой субассоциации, которую представляет описанный Е. Д. Лапшиной вариант *Chenopodium ficifolium* (Ůnal, 1999). Сообщества варианта не типичны для асс. *Cypero-Limoselletum*: в них коллективно доминируют *Eragrostis pilosa*, *Chenopodium rubrum*, *Rumex ucranicus*, *Rorippa palustris*, *Chenopodium ficifolium*, тогда как виды *Isoëto-Nanojuncetea* малообильны и в ряде описаний слабо представлены. Следовательно, данные сообщества ближе к сообществам класса *Bidentetea* Тх., Lohm. et Prsg. in Тх. 1950, входящим в союз *Chenopodion glauci* Hejná 1974, и, в частности, к описанной из александровской поймы асс. *Rumicetum ucranici* Taran 1997 (Таран, 1997). Тем не менее, вполне очевидно, что по флористическому составу эти сообщества не только близки к сообществам щавельковой субассоциации, но и содержат все дифференцирующие виды варианта *Chenopodium ficifolium*, который, таким образом, еще ждет своего детального описания.

Этот вариант замечателен высоким постоянством *Dichostylis micheliana*. Ниже устья Чулыма *Dichostylis micheliana* становится редок (Флора Сибири, 1990) и сообщества субассоциации приобретают тот состав, в котором, почти не меняясь, пребывают на всем протяжении среднетаежного отрезка обской поймы. Несколько варьирует лишь фациальная структура сообществ. Так, если в окрестностях с. Александровское *Juncus bufonius* отмечается в виде единичных, часто недоразвитых экземпляров, то в окрестностях с. Колпашево мы наблюдали сообщество, в котором проективное покрытие оптимально развитого ситника достигало 5 %.

Третьим диагностическим видом щавельковой субассоциации является *Marchantia alpestris*, относительно распространения которой в пределах обской поймы немного сведений. Она не встречена в лесостепной и степной зонах Западной Сибири, но указывается для арктической зоны России (Константинова и др., 1992). На отмелях александровского отрезка эта маршанция обычна и, возможно, распространена на всем протяжении нижележащих отрезков поймы средней и нижней Оби. В синтаксономической литературе для сообществ *Cypero-Limoselletum* она также не приводится.

Возможно, ареал щавельковой субассоциации не ограничивается Западной Сибирью. В пределах лесной зоны она может быть распространена от средней Лены, где отмечены *Rumex ucranicus* и *Bidens radiata*

(Флора Сибири, 1992, 1995), до Оки, на отмелях которой весьма обычны *Rumex ucranicus*, *Bidens radiata*, *Limosella aquatica*, *Cyperus fuscus* (Определитель..., 1986, 1987), а также, несомненно, встречаются *Physcomitrella patens* и *Riccia cavernosa*, совместно произрастающие по илистым берегам Москвы и Нары, притоков Оки (Игнатов, Игнатова, 1990).

Щавельковая субассоциация на александровском отрезке поймы представлена 2 вариантами: типичным (var. *typicum*) и колеантовым (var. *Coleanthus subtilis*). Типичный вариант распространен гораздо шире, чем колеантовый, который ограничен ареалом заглавного вида. Последний вариант индицируется присутствием диагностических видов субассоциации *C.-L. coleanthetosum*.

Появление *Coleanthus subtilis* на отмелях вдоль основного русла Оби обусловлено выносом семян из приустьевых соров притоков средней Оби, где сосредоточены стационарные популяции этого вида. Подобная встречаемость колеанта характерна и для центральноевропейских сообществ асс. *Cypero-Limoselletum*, где в массиве из 256 описаний он отмечен со II классом постоянства (Pietsch, 1973). В то же время на среднеобских островах, удаленных от прибрежных течений, колеант редок.

Физиономическое разнообразие щавельковой субассоциации на александровском отрезке поймы представлено 5 фациями: лужицовой (*limosellosum aquaticae*), фискомитрелловой (*physcomitrellosum patentis*), колеантовой (*coleanthosum subtilis*), щавельковой (*rumicosum ucranici*) и ивовой (*salicosum triandroviminalis*).

Появляясь через 3—6 дней (Pietsch, 1991) и отмирая через 10 недель после обнажения отмелей от воды, сообщества лужицовой фации развиваются на илистом субстрате в ухвостьях островов и побочней (табл. 1, оп. 1—12). Наиболее сомкнутые ценозы встречаются вдоль берегов Оби в местах просачивания грунтовых вод, где выходящие на дневную поверхность водоносные песчаные горизонты перекрываются относительно небольшим (5—15 см) слоем ила. Так, в ухвостье крупного побочня ниже по течению от с. Александровского мы наблюдали сообщество в виде полосы длиной 800—900 м и шириной от 3 до 35 м, общей площадью около 1.5 га (табл. 1, оп. 3, 4, 11, 12). ОПП сообществ лужицовой фации изменяется от 25 до 80 % при высоте от 2 до 4 см. Их видовая насыщенность колеблется от 14 до 29 видов при среднем значении 23 вида.

Сообщества фискомитрелловой фации формируются в условиях, неблагоприятных для массового развития цветковых растений: на поверхностях очень низкого уровня, слишком поздно освобождающихся от воды; на выпуклых и вследствие этого быстрее обсыхающих участках более высоких поверхностей; наконец, на чересчур мощных выходах тяжелых суглинков, отсекающих корни растений от водоносных горизонтов (табл. 1, оп. 13—22). ОПП сообществ изменяется от 25 до 40 % при высоте преобладающего яруса эфемерных напочвенных мхов в 1—2 мм. Таким образом, на открытых отмелях фискомитрелла представлена низкорослой световой формой. Лишь в высокосомкнутых сообществах лужицы изредка отмечается более рослая теневая форма, очень характерная для северной лесостепи. Число видов в сообществах изменяется от 14 до 25 при среднем значении 21. Характерной особенностью поверхностей, занимаемых сообществами фации, является полиго-

Субассоциация *Cypero-Limoselletum rumicetosum ucranici* Taran 1994, фации:
limosellosum (1—12), *physcomitrellosum* (13—22), *coleanthosum* (23), *rumicosum ucranici* (24)

Subassociation *Cypero-Limoselletum rumicetosum ucranici* Taran 1994, facies:
limosellosum (1—12), *physcomitrellosum* (13—22), *coleanthosum* (23), *rumicosum ucranici* (24)

Площадь описания, м ²	25	1	20	20	20	20	10	8	20	20	20	100	11	20	10	10	10	10	100	50	5	20			
Общее ПП, %	30	70	80	80	50	60	30	60	25	22	40	60	40	40	45	40	40	40	35	25	20	35	45		
Число видов	24	17	20	23	29	14	25	27	24	22	23	29	25	16	20	23	23	22	24	22	22	14	20	33	
Номер описания авторский	441	515	531	532	537	538	516	520	523	524	529	530	404	533	534	535	517	518	519	521	522	527	406	539	
табличный	1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
Д. в. ассоциации <i>Cypero-Limoselletum</i>																									
<i>Limosella aquatica</i>	3	5	5	5	4	5	3	4	3	3	4	5	+	r	+	1	1	1	1	1	+	r	2	r	
<i>Physcomitrella patens</i> D	+	1	+	+	1	+	+	+	1	1	+	+	4	4	4	4	4	4	4	3	3	+	1		
<i>Chenopodium rubrum</i> f. <i>humile</i>	+	.	+	+	+	.	1	+	r	.	r	+	+	+	+	+	r	.	r	r	r	.	+	+	
Д. в. субассоциации <i>C.-L. rumicetosum ucranici</i>																									
<i>Rumex ucranicus</i>	+	+	+	+	+	+	1	+	r	+	+	1	1	r	+	1	+	r	r	r	r	r	1	3	
<i>Bidens radiata</i>	+	+	+	1	r	.	+	r	.	r	+	r	r	r	.	r	.	r	.	r	r	r	+	1	
<i>Marchantia alpestris</i> D	r	.	.	.	r	.	r	r	r	r	r	.	r	1	1	+	r	r	r	r	r	.	.	r	
Д. в. субассоциации <i>C.-L. coleanthosum</i> и var. <i>Coleanthus subtilis</i>																									
<i>Coleanthus subtilis</i>	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r	2	.	
<i>Polygonum volchovense</i>	r	r	r	.	r	r	r	r	
<i>Eleocharis acicularis</i> f. <i>annua</i>	r	r	r	.	.	r	.	.	.	
<i>Botrydium granulatum</i> D	r	r	r	
Д. в. класса <i>Isoëto-Nanojuncetea</i>																									
<i>Filaginella pilularis</i>	+	1	+	+	1	+	1	1	r	r	+	+	+	1	1	+	+	+	+	r	r	r	r	r	
<i>Riccia huebeneriana</i> (incl. <i>R. cavernosa</i>) D	+	+	+	r	+	r	r	r	+	r	r	r	1	1	1	1	+	1	1	+	1	+	.	.	
<i>Physcomitrium sphaericum</i> D	r	.	.	.	r	.	r	r	r	r	r	.	r	+	+	r	r	r	r	r	r	r	.	r	
<i>Juncus bufonius</i>	.	+	+	+	r	.	+	+	r	.	r	r	r	r	r	r	
<i>Potentilla supina</i> subsp. <i>paradoxa</i> (juv.)	r	.	r	.	r	r	.	r	r	r	+	
<i>Juncus nastanthus</i>	.	.	r	r	r	.	.	+	.	.	.	r	r	r	r	
<i>Dichostylis micheliana</i>	r	r	.	r	r	
Д. в. класса <i>Bidentetea</i>																									
<i>Rorippa palustris</i>	1	+	+	1	1	+	1	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	[3]		
<i>Persicaria scabra</i>	r	.	r	r	r	r	1	r	.	r	+	+	+	.	r	r	r	2	+	
<i>Chenopodium glaucum</i>	.	1	.	.	r	.	+	1	.	.	r	+	r	r	r	r	
<i>Rumex maritimus</i>	.	+	r	r	.	.	+	.	r	.	.	r	
Д. в. класса <i>Salicetea purpureae</i>																									
<i>Salix viminalis</i> (juv.)	r	+	.	r	r	r	r	r	r	.	r	+	+	+	1	r	r	r	.	r	.	+	+		
<i>S. alba</i> (juv.)	r	r	r	.	r	r	.	r	+	r	r	+	+	r	
<i>S. triandra</i> (juv.)	.	+	r	+	r	.	r	1	r	+	r	+	.	
Д. в. класса <i>Plantaginetea</i>																									
<i>Agrostis stolonifera</i>	+	+	+	r	+	.	+	r	r	+	r	+	+	.	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	
<i>Plantago major</i> (juv.)	r	.	r	+	+	r	r	r	r	r	r	+	.	.	r	r	r	r	r	r	r	.	r	1	
<i>Lepidotheca suaveolens</i>	.	+	r	r	.	.	+	r	.	.	.	r	+	r	r	r	
<i>Poa annua</i>	.	.	r	.	+	.	.	r	.	.	.	r	r	r	r	r	
Д. в. класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i>																									
<i>Eleocharis palustris</i>	+	.	+	+	+	.	.	r	r	r	+	1	+	r	+	+	.	.	.	r	r	r	+	r	
<i>Carex acuta</i> (juv.)	r	.	.	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	+	
<i>Rorippa amphibia</i>	+	1	+	r	r	r	.	r	+	.	.	.	r	r	r	+	r	r	
Прочие виды																									
<i>Equisetum arvense</i> f. <i>prostratum</i>	1	.	.	r	r	r	r	.	r	r	r	+	+	+	+	r	r	r	r	r	r	.	r	.	
<i>Callitriche palustris</i>	.	r	r	r	r	r	r	r	r	.	r	+	r	r	r	r	r	r	.	r	.
<i>Ranunculus repens</i>	r	.	r	r	r	.

Примечание. С невысоким постоянством отмечены: *Alisma plantago-aquatica* — 1(r); *Artemisia vulgaris* — 7(r), 17(r), 19(r); *Atriplex* sp. — 24(r); *Bidens tripartita* — 4(r); D *Bryum argenteum* (?) — 24(3); *Chenopodium suecicum* — 7(r), 17(r), 19(r); *Epilobium palustre* — 9(rj); *E. tetragonum* — 4(rj), 10(r), 12(rj); *Inula britannica* — 2(r), 5(r); *Lythrum salicaria* — 18(r), 19(r); *Mentha arvensis* — 5(r), 24(r); *Myosotis caespitosa* — 5(r), 6(r); *Myosoton aquaticum* — 5(r), 24(r); *Phalaroides*

нальная трещиноватость, усиливающаяся по мере обсыхания илистого субстрата. Ширина трещин может достигать 4 см, глубина — 15 см и более. Стенки трещин также заселяются мхами: тем обильнее и глубже, чем шире трещины. Порой в пределах сообщества фискомитреллы площадь заселенных мхами стенок превышает площадь заселенных горизонтальных поверхностей.

Уже через 9 недель после спада полых вод спорогонии у фискомитреллы имеют вполне оформленный вид. Ее сообщества оптимально развиваются на отмелях, имеющих возраст 9—12 недель, а через 13.5 недель вытесняются другими видами мхов (cf. *Bryum argenteum*).

Сообщества с подобным обликом в Центральной Европе известны как асс. *Riccio-Physcomitrelletum* (Allorge 1921) v. Hübschm. 1957 (Hübschmann, 1957; Ant, Diekjost, 1967; Diekjost, 1987) класса *Barbuletea unguiculatae* v. Hübschm. 1967. Такой подход представляется оправданным, если принять во внимание способность фискомитреллы образовывать самостоятельные сообщества и резкое отличие ее жизненной формы от жизненных форм сосудистых эфемеров поймы. Тем не менее, по флористическому составу эти ценозы идентичны лужницевым и потому рассматриваются нами в составе *Cypero-Limoselletum*.

Очень редка колеантовая фация, отмеченная единственным раз в ухвостье о-ва Нижний Пырчинский у с. Новоникольского (табл. 1, оп. 23). Подобные сообщества появляются через 3—6 дней после спада полых вод (Pietsch, 1991) и отмирают через 10—11 недель после обнажения отмели.

Сообщества щавельковой фации встречаются нечасто. По высотной локализации они близки к сообществам ивовой фации, а по физиономии — к асс. *Rumicetum ucranici* Taran 1997. Щавелек, формирующий верхний ярус сообщества высотой около 17 см, отмирает через 13 недель после обнажения отмели от воды. Нередко под ним к этому сроку можно наблюдать сухие стебли отмершего еще раньше жерушника (*Rorippa palustris*), формировавшего свой собственный, еще более низкий подъярус с покрытием до 25 % (табл. 1, оп. 24).

Сообщества ивовой фации формируются на самых высоких уровнях распространения ассоциации (табл. 2, оп 1—3). Возраст одного из участков, занятых всходами ив и осокоя, к 25.09.1991 составлял 13 недель. Высота ивовых всходов в зависимости от высотного положения участка и даты описания изменяется от 20 до 50 см, а их проективное покрытие — от 20 до 30 %. Проективное покрытие травяного яруса около 10 %, мохового — в таких же пределах. Мы наблюдали сообщества, в которых верхушки ивовых всходов были объедены скотом. В этих ценозах проективное покры-

тие фискомитреллы возрастало до 20—25 %. В травяном ярусе чаще преобладает стелющаяся форма *Equisetum arvense*. Данная фация характеризует стадию заселения прирусловых ивняков в самые первые месяцы.

В литературе этот кратковременный период развития прирусловых лесов описан крайне скупо, будучи иллюстрирован единичными и часто неполными описаниями (Спиридонов, 1927, 1928; Timar, 1950; Никитин, 1956; Jurko, 1958). Сообщества из всходов ив и тополей, которые нельзя назвать ни лесом, ни лугом, не привлекали особого внимания луговедов и лесоведов. Последних интересовали, главным образом, экологические условия поселения древесных пород и особенно количество всходов на единицу площади (Погребняк, 1955; Киреев, 1961). При этом характеристика сопутствующих травяных видов отсутствует либо крайне скупа. Более подробное описание травостоя начинается в лучшем случае со стадии чащи (Лесков, 1940; и др.).

Обычно подобные сообщества из всходов прирусловых пород уничтожаются половодьем следующего года. Лишь повторение маловодных лет позволяет им окрепнуть и вступить в последующие стадии развития, что на средней Оби случается раз в 7—11 лет (Васильев, 1984; Бокк, 1993). Своеобразная принудительная однолетность при доминировании всходов (хотя бы и древесных пород) позволяет относить эти сообщества к классу *Isoëto-Nanojuncetea*. В то же время их можно рассматривать и в качестве стадии заселения в составе ассоциации *Salicetum triandro-viminalis* Lohm. 1952 (*Salicetea purpureae*).

Колеантовая субассоциация (субасс. *Cypero-Limoselletum coleanthetosum* Taran 1994) объединяет эфемерные сообщества в приустьевых сорах притоков Оби и Иртыша в пределах таежной зоны (табл. 2, 3). Диагностические виды: *Coleanthus subtilis*, *Polygonum volchovense*, *Eleocharis acicularis* (loc.), *Botrydium granulatum* (loc.).

Наиболее примечательным видом субассоциации является *Coleanthus subtilis* — древний реликтовый вид, занесенный в Красную книгу РСФСР (Цвелев, 1988 а). Ареал колеанта представлен размещенными в пределах лесной зоны фрагментами, приуроченными к поймам тех крупных рек, где ярко выражены подпрудные явления (Волхов, средняя Обь, нижний Амур). Один из фрагментов ареала приходится на нижнее течение р. Колумбии (США, штаты Орегон и Вашингтон), которая по типу водного режима вместе с Обью попадает в группу рек с продолжительным сглаженным половодьем при высокой межи (Ржаницын, 1986). В Центральной Европе сообщества с колеантом развиваются во вторичных местообитаниях — на днищах спущенных рыбных прудов (Hejný,

arundinacea — 13(r), 15(r), 24(rj); *Poa pratensis* — 24(r); *Populus nigra* (juv.) — 13(+), 23(r), 24(+); *Potentilla anserina* — 24(r); *Ptarmica cartilaginea* — 21(r); *Ranunculus sceleratus* — 1(r), 2(1), 16(r); *D Riccia bifurca* — 1(+); *Spergularia rubra* — 3(r); *Stachys palustris* — 1(r); *Stellaria crassifolia* — 13(r), 24(r); *Tripleurospermum perforatum* — 5(r), 24(r); *Typha angustifolia* (juv.) — 4(r), 9(r), 12(r).

В оп. 24 в квадратные скобки заключен балл вида, уже отмершего к моменту описания. «j» в сочетании с баллом ПП (rj, +j и т. д.) указывает, что вид представлен в описании ювенильными особями; «(juv.)» при названии вида, означает, что он представлен ювенильными особями во всех описаниях.

Местонахождение описанных сообществ. В 4 км к ССВ от с. Ларино, о-в Киселевский, низовая часть обского побочня: 441 — 24.09.1990, 533—535 — 24.09.1991, 537* (тип субассоциации), 538, 539 — 24.09.1991; с. Александровское, илистый берег ручья в 30 км от впадения его в Обь: 515 — 19.09.1991; в 4.5 км к СЗ от с. Александровское, илистый берег вдоль затона крупного обского побочня: 529—532 — 22.09.1991; с. Александровское, берег Оби у пристани: 516 — 19.09.1991; с. Александровское, илистый берег Оби: 517 — 19.09.1991, 518—521 — 20.09.1991; в 0.3 км к В от с. Ларино, коса между Обью и устьем Ларьегана: 522—524, 527 — 21.09.1991; в 0.4 км к З от с. Новоникольское, ухвостье о-ва Нижний Пырчинский: 404 — 25.08.1989, 406 — 28.08.1989.

Субассоциация *C.-L. rumicetosum ucranici*, фация *salicosum triandro-viminalis* (1—3), субассоциация *C.-L. coleanthetosum*, фация *filaginellosum pilularis* (4—9), фрагментарные сообщества ассоциации *Cypero-Limoselletum*, фация *salicosum triandro-viminalis* (10—15), сообщество *Carex bohemica—Oenanthe aquatica* [*Bidentetea*] (16)
 Subassociation *C.-L. rumicetosum ucranici*, facies *salicosum triandro-viminalis* (1—3), subassociation *C.-L. coleanthetosum*, facies *filaginellosum pilularis* (4—9), fragmentary communities of association *Cypero-Limoselletum*, facies *salicosum triandro-viminalis* (10—15), *Carex bohemica—Oenanthe aquatica* community [*Bidentetea*] (16)

Площадь описания, м ²	20	20	20	3	10	3	3	8	10	10	15	10	10	10	10	100
Высота ивовых всходов, см	50	35	30	—	—	—	—	—	—	20	15	20	20	25	25	—
ОПП ивовых всходов, %	20	30	25	—	—	—	—	—	—	60	35	20	40	60	25	—
ОПП трав и мхов, %	20	10	20	20	25	30	15	20	15	2	2	2	10	2	10	60
Толщина ила, мм	—	—	—	80	20	5	5	45	15	10	1	7	10	15	10	
Число видов	17	23	27	16	20	19	21	23	26	14	12	11	18	12	21	32
Номер описания авторский	525	526	536	435	484	510	511	512	513	485	488	489	490	491	492	298
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16

Д. в. ассоциации *Cypero-Limoselletum*

<i>Riccia cavernosa</i> D	.	.	+	+	+	1	1	r	1	1	r	1	.	.	r	.
<i>Limosella aquatica</i>	1	1	1	+	r	1	+	1	1	+	.
<i>Chenopodium rubrum</i> f. <i>humile</i>	.	.	+	+	r
<i>Physcomitrella patens</i> D	2	1	2

Д. в. субассоциации *C.-L. rumicetosum ucranici*

<i>Marchantia alpestris</i> D	r	+	r	r	r	.	r	.	.	r	r	+	r	r	r	.
<i>Bidens radiata</i>	+	+	r	1
<i>Rumex ucranicus</i>	1	+	1

Д. в. субассоциации *C.-L. coleanthetosum*

<i>Coleanthus subtilis</i>	.	.	.	+	.	r	r	+	+	r	.
<i>Eleocharis acicularis</i> f. <i>annua</i>	.	.	.	r	.	.	.	r	+
<i>Polygonum volchovense</i>	+	r	r

Д. в. сообщества *Carex bohemica—Oenanthe aquatica*

<i>Carex bohemica</i>	3
<i>Oenanthe aquatica</i> f. <i>annua</i>	3

Д. в. класса *Isoëto-Nanojuncetea*

<i>Filaginella pilularis</i>	r	r	1	3	3	3	2	3	2	r	+	+	2	1	1	r
<i>Physcomitrium sphaericum</i> D	r	.	r	+	r	+	+	+	+	+	r	r	r	r	+	.
<i>Riccia huebeneriana</i> D	1	+	+	+	r	r	.	r	r	r	1	+	r	+	1	.
<i>Juncus bufonius</i>	.	r	.	r	r	r	r	.	r	.	r	.	r	r	r	.
<i>Spergularia rubra</i>	+	.	r	r	.	r	.	.	r	.	.	.

Д. в. класса *Salicetea purpureae*

<i>Salix viminalis</i> (juv.)	2	1	3	1	1	1	+	r	r	5	4	1	4	5	3	.
<i>S. triandra</i> (juv.)	2	3	1	+	+	+	r	.	r	1	+	3	r	r	r	.
<i>S. alba</i> (juv.)	1	+	1	r

Д. в. класса *Bidentetea*

<i>Rorippa palustris</i>	+	+	+	1	+	+	+	+	+	r	r	r	+	r	+	1
<i>Persicaria scabra</i>	.	.	+	r	r	.	.	.	r	.	r	3

Д. в. класса *Plantaginea*

<i>Agrostis stolonifera</i>	+	+	+	+	1	1	+	+	1	r	r	r	1	+	1	r
<i>Plantago major</i>	.	tj	tj	tj	tj	r

Д. в. класса *Phragmito-Magnocaricetea*

<i>Carex acuta</i>	.	.	+	+	r	+	r	+	+	+	r	r	.	r	r	r
<i>Rorippa amphibia</i>	r	r	r	.	1	+	r	r	r	+	.	.	+	.	+	.
<i>Eleocharis palustris</i>	.	r	+	.	.	r	.	+	+	r	r

Прочие виды

<i>Equisetum arvense</i> f. <i>prostratum</i>	2	1	1	.	tj	tj	tj	r	r	r	r	r	1	r	+	.
<i>Callitriche palustris</i>	.	r	.	+	r	r	r	r	+	.	.	.	r	r	+	r
<i>Ptarmica cartilaginea</i>	.	.	.	r	r	r	r	r	r	.	.	r
<i>Ranunculus repens</i>	.	r	r	.	r	.	tj	r	.	r	r
<i>Mentha arvensis</i>	r	r	r	.	.	r	.	.	r

1969). На Волхове колеант был обычен (Селиванова, 1929), но исчез в связи с пуском Волховской ГЭС (Цвелев, 1988 а). На нижнем Амуре распространение колеанта наиболее изучено (Нечаев, Гапска, 1970; Нечаев, Нечаев, 1973). Обь-Иртышский фрагмент ареала по величине и частоте встречаемости вида в его пределах не уступает нижеамурскому. В системе средней Оби в 1911—1913 гг. колеант отмечен в нижнем течении ее притоков: Бол. Сальма, Парабели и Ваха. В пределах александровского отрезка поймы Оби колеант отмечался нами от с. Прохоркино на юге до с. Стрежевого на севере. В 1988 г. он собран нами у Юрт Еутских в нижнем течении Бол. Югана, а недавно — на нижней Оби (Таран, 1998) и в окрестностях г. Сургута (Таран, Тюрин, 2000). В системе Иртыша колеант собирался в нижнем течении рек Туры и Тавды, притоков Тобола (Гриценко, 1990), а также у г. Ханты-Мансийска (Таран, 1998).

Центральноевропейские сообщества с колеантом описаны как субасс. *Eleocharito ovatae*—*Caricetum bohemicae* Klika 1935 *coleanthetosum* Pietsch et Müller-Stoll 1968 (Pietsch, Müller-Stoll, 1968; Vicherek, 1972), которая индицируется присутствием диагностических видов ассоциации (*Eleocharis ovata*, *Carex bohemica*, *Riccia huebeneriana*) и субассоциации (*Coleanthus subtilis*, *Bidens radiata*). Флористически сходные сообщества имеются и на нижнем Амуре (Нечаев, Нечаев, 1973). Среднеобские, а точнее ларьеганские сообщества с колеантом, представляющие собой, по сути, северные флороценогенетические дериваты колеантовых сообществ Центральной Европы, тем не менее, рассматриваются нами в качестве особой субассоциации, подчиненной *Cypero-Limoselletum*. Так, в них отсутствуют ведущие виды асс. *Eleocharito-Caricetum bohemicae*: *Eleocharis ovata* совсем не отмечен на александровском отрезке поймы, а *Carex bohemica* редок и лишь дважды в значительном обилии встречен в составе дериватных сообществ с видами классов *Bidentetea* и *Phragmito-Magnocaricetea*, развивающихся у пересыхающих водоемов на средних и высоких уровнях поймы.

В одном случае *Carex bohemica* содоминировал с *Persicaria scabra* и сеголетней формой *Oenanthe aquatica* (табл. 2, оп. 16). В другом случае сообщество этого вида, протянувшееся узкой полуметровой полосой по берегу водоема в верховой части о-ва Нижний Пырчинский, служило элементом следующего микропоясного ряда (перечисление сверху вниз): пояс *Carex vesicaria* → пояс *Agrostis stolonifera* → пояс *Plantago major*, *Filaginella pilularis*, *Persicaria scabra* с примесью *Agrostis stolonifera*, *Bidens radiata* и *Alopecurus aequalis* → пояс *Persicaria scabra*, *Filaginella pilularis*, *Bidens radiata* → пояс *Eleocharis palustris* → пояс *Carex bohemica*, *Persicaria scabra*, *Alopecurus aequalis* с примесью *Rumex maritimus* → пояс *Carex bohemica* → пояс *Sparganium emersum* с

примесью *Eleocharis acicularis*, *Callitriche palustris*, *Elatine hydropiper*, *Eleocharis palustris* → пояс *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *Potamogeton natans* с примесью *Nuphar pumila* и *Ceratophyllum demersum*.

Третий диагностический вид асс. *Eleocharito-Caricetum bohemicae*, *Riccia huebeneriana*, в Западной Сибири теряет значение такового. Наши сборы печеночников из поймы Оби в пределах средней (с. Ларино, с. Александровское) и южной (с. Колпашево) тайги, северной лесостепи (с. Кольвань) и поймы Иртыша в пределах степной зоны (г. Семипалатинск), определенные Р. Н. Шляковым, показали, что вид *Riccia huebeneriana*, рассматриваемый как диагностический вид асс. *Eleocharito-Caricetum bohemicae* (Pietsch, Müller-Stoll, 1968; Pietsch, 1973), повсеместен в составе сообществ ассоциации *Cypero-Limoselletum* и, следовательно, в Западной Сибири должен рассматриваться как диагностический вид союза *Ela-tini-Eleocharition ovatae* в целом.

Наконец, постоянство *Bidens radiata* в изученных нами колеантово-красовласковых сообществах не превышает I класса.

Поскольку асс. *Cypero-Limoselletum* объединяет сообщества, выделенные из *Eleocharito-Caricetum bohemicae* по отсутствию *Eleocharis ovata* и *Carex bohemica* (Korneck, 1960), логично и среднеобские сообщества с колеантом, обладающие подобным признаком, относить к *Cypero-Limoselletum*. Флористический состав этих сообществ в бассейне средней Оби весьма устойчив. Так, Б. Н. Городков (1913) в качестве спутников колеанта в среднем течении Бол. Сальма указывает *Limosella aquatica*, *Elatine hydropiper*, *Eleocharis acicularis*, *Rorippa palustris*, а в нижнем течении Ваха — *Callitriche palustris*, *Eleocharis acicularis*, *Limosella aquatica* (Б. Н. Городков, 04.08.1913, этикетка к листу с *Coleanthus subtilis*, LE). Аналогичные ныне исчезнувшие сообщества с Волхова, для которых в качестве спутников колеанта указаны *Limosella aquatica*, *Filaginella uliginosa*, *Juncus bufonius*, *Callitriche palustris*, *Elatine hydropiper*, *Eleocharis acicularis*, *Peplis portula*, *Rorippa palustris* (Селиванова, 1929), возможно, также относились к субасс. *Cypero-Limoselletum coleanthetosum*.

Ведущим диагностическим видом субассоциации является *Coleanthus subtilis*, с которым связан *Polygonum volchovense*, сопутствующий ему на Волхове и Бол. Сальме (Цвелев, 1988 б; Флора Сибири, 1992). Вспомогательными видами являются *Eleocharis acicularis* и *Botrydium granulatum*, которые подчеркивают экологические различия местообитаний щавельковой и колеантовой субассоциаций. Болотница игольчатая обычна в сорах нижнего Иртыша и нижней Оби (Дыдина, 1961), а последний вид некоторыми авторами принимается как диагностический для асс. *Cypero-Limoselletum* в целом (Philippi, 1992; Täuber, 2000).

Примечание. С невысоким постоянством отмечены: *Alopecurus aequalis* — 13(r), 15(r), 16(r); *Amoria repens* — 16(r); *D Botrydium granulatum* — 9(r); *D Bryum argenteum* (?) — 3(r); *Carex aquatilis* — 13(+), 15(+); *Chenopodium glaucum* — 5(r); *C. sueticum* — 16(r); *Cirsium setosum* — 16(r); *Epilobium palustre* — 7(r); *E. tetragonum* — 9(r), 16(r); *Equisetum fluviatile* — 3(r), 13(r); *Galium palustre* — 7(r), 8(r); *G. trifidum* — 16(r); *Glyceria maxima* — 5(r); *Myosotis caespitosa* — 16(r); *Naumburgia thyrsoiflora* — 2(r); *Persicaria amphibia* — 9(r); *P. hydropiper* — 16(r); *P. minor* — 16(r); *Phalaroides arundinacea* — 3(r); *Potentilla anserina* — 16(r); *P. norvegica* — 1(r), 2(r), 16(r); *P. supina* subsp. *paradoxa* — 3(r); *Ranunculus gmelinii* — 7(r); *Rumex aquaticus* (juv.) — 6(r), 16(r); *R. maritimus* — 16(r); *Sagittaria natans* — 16(r); *Sagittaria sp.* (juv.) — 9(r); *Sparganium emersum* — 15(r), 16(r); *Swida alba* (juv.) — 16(r); *Tripleurospermum perforatum* — 2(r), 16(r).

Местонахождение описанных сообществ. Коса между Обью и устьем Ларьегана: 525, 526 — 21.09.1991; ухвостье о-ва Киселевского: 536 — 24.09.1991; низкий илисто-песчаный берег Ларьегана выше по течению от его приустьевых сора: 435 — 17.09.1989, 484, 485 — 10.09.1991, 488—492 — 11.09.1991, 510—513 — 14.09.1991; в 5.5 км к ЮЗ от с. Новоникольское, обсохшее днище неглубокой старицы: 298 — 26.07.1989.

На средней Оби субассоциация представлена, в первую очередь, колеантово-красовласковыми (*Callitriche palustris*, *Coleanthus subtilis*) сообществами. Они приурочены к подпорным зонам, возникающим в нижнем течении притоков р. Оби вследствие затяжных весенне-летних половодий. Застаивание вод притоков, с одной стороны, обуславливает обильное осажение илистых фракций аллювия и, с другой стороны, приводит к позднему обсыханию образуемых илистых отмелей, что препятствует развитию на них сомкнутых сообществ травянистых многолетников. На достаточно крупных притоках низовая часть подпорной зоны может оформляться в виде своеобразной внутренней дельты — приустьевого сора (Самойлова, 1958). При этом основное русло притока распадается на большое количество рукавов и мелких временных водотоков, разделенных обширными пространствами голых отмелей. Эти отмели распластываются на всю ширину пойменной террасы притока, а затем вновь резко сужаются. Соответственно многочисленным рукава вновь сливаются в единое русло притока, которое через несколько километров впадает в русло Оби. Приустьевые сора притоков средней Оби, в гидрологическом смысле представляющие собой почти ежегодно осушаемые пруды, являются первичными местообитаниями колеантовых сообществ и естественными прототипами рыбных прудов Чехии. Для притоков нижнего Амура очень характерны сходные гидро-геоморфологические образования — приустьевые плотинные озера (Аваряскин, 1970).

Заметим, что в Центральной Европе, где частота появления колеанта обусловлена технологией прудового рыбоводства, не известны случаи устойчивого произрастания вида на одном и том же месте. 2—3 появления в течение 10 лет расцениваются как высокий показатель. Подобные благоприятные условия существовали в течение многих веков благодаря экстенсивной трехлетней системе, когда пруд осушался 1 раз в 3 года. Распространение в последние десятилетия современных интенсивных технологий ведет к постепенному сокращению числа местообитаний и частоты появления вида (Hejný, 1969). Напротив, на Оби появление колеанта носит устойчивый характер: мы ежегодно наблюдали его в 1987—1991 гг., а затем и в 1997—1999 гг. Причина такого постоянства в том, что сора осушаются регулярно, а сама их морфология выступает гарантом стабильного развития вида в течение вегетационного сезона.

Как известно, даже кратковременное затопление в начальный период вегетации губительно для колеанта (Hejný, 1969). Подъем воды в русло притока вследствие обильных локальных дождей в его верховьях мог бы нанести большой урон местной популяции. Однако волна паводка, будучи достаточно высокой во время прогона по узкому руслу притока, ограниченному бортами берегов, при выходе на низкий сор широко разливается, на порядок снижаясь по высоте. По нашим оценкам, основанным на сравнении ширины русла и приустьевого сора, в ларьеганском соре происходит восьмикратное уменьшение высоты паводочной волны. Так, если вследствие обильных дождей вода в русле Ларьегана поднимается на 1 м, то при выходе на сор высота паводка снижается до 12 см. Это оберегает от чрезмерного затопления местообитания колеанта, которые к моменту его массового плодоношения обычно расположены на 30—50 см выше уровня воды в русле.

Погодичная динамика вида столь же тесно связана с гидрологическим режимом соров, и в первую очередь, со сроками их осушения. Поскольку гидрологические наблюдения за уровнем режимом соров не проводятся, мы оценили частоту появления колеанта в сообществах одноименного варианта щавельковой субассоциации. Высотная приуроченность вида изучалась у гидропоста с. Александровского. Оказалось, колеант встречается в высотном диапазоне от 370 до 520 см над нулем гидропоста. В ходе этих замеров выяснилось, что в фазу плодоношения колеант вступает через 8 недель после обнажения отмели и полностью отмирает через 2.5 недели. Сходные данные по динамике развития колеанта на Волхове приводит Е. А. Селиванова (1929), которая указывает, что колеант в массе встречался на отмелях, выходящих из-под воды на 10 недель.

Используя данные гидропоста о ходе уровней в русле Оби за весь период наблюдений (1936—1991 гг.) и данные метеостанции с. Александровского о сроках окончания вегетационного сезона за тот же период, мы выяснили, что на этом временном отрезке 35 сезонов были благоприятны для достижения колеантом стадии плодоношения, а 20 сезонов — для прохождения им полного жизненного цикла, завершившегося массовым вызреванием семян (табл. 4).

При этом за верхнюю границу распространения колеанта принята отметка 520 см. Вероятно, после серии многоводных лет она может смещаться вверх, а после серии маловодных — вниз, что затем ведет к временному расширению высотного диапазона пояса эфемеров в первом случае и к сужению — во втором. Из-за неизученности этих процессов допускаем, что верхняя граница пояса эфемеров неизменна в разные годы.

В некоторые годы наблюдались подъемы воды вследствие паводков, что вело к гибели колеанта на затопленных участках и сужению высотного диапазона его оптимального развития. Влияние паводков также учтено в приведенной таблице.

За нижнюю границу отмелей, где колеант вступил в стадию плодоношения, принята высотная отметка отмелей, освободившихся за 8 недель до окончания вегетационного сезона в текущем году. За нижнюю границу пояса, где колеант прошел полный жизненный цикл, принята высотная отметка отмелей, освободившихся от воды за 10 недель до окончания вегетационного сезона. Это оправдано тем, что вблизи русла окончание вегетационного сезона наступает несколько позднее, чем на надпойменной террасе, где расположена метеостанция.

Субасс. *Cypero-Limoselletum coleanthetosum* описана с р. Ларьеган, в нижнем течении которого имеется хорошо оформленный приустьевый сор длиной 4.5 км и шириной около 0.5 км. Низовая граница сора отстоит на 7.5 км от устья Ларьегана. Поскольку вниз по течению сроки стояния полых вод увеличиваются, в пределах сора в этом направлении наблюдается закономерная смена сообществ: *Caricetum gracilis* Almqvist 1929 → *Caricetum aquatilis* Sambuk 1930 → *Eleocharito palustris*—*Agrostietum stoloniferae* Denisova in Iljina et al. 1988 → *Cypero-Limoselletum coleanthetosum eleocharitosum acicularis* → *C.-L. coleanthetosum typicum* → *C.-L. coleanthetosum callitricheosum palustris*.

По сравнению с центральноевропейскими аналогами (*Eleocharito ovatae*—*Caricetum bohemicae coleanthetosum*) колеантовые сообщества Ларьегана от-

личаются менее разнообразной и существенно иной фациальной структурой. Так, на 70 пробных площадках, описанных из Германии (Pietsch, Müller-Stoll, 1968) и Чехии (Vicherek, 1972), доминировали и содоминировали *Eleocharis ovata* (10 раз в качестве доминанта и 10 раз в качестве содоминанта, или 10/10), *Coleanthus subtilis* (11/5), *Spergularia echinosperma* (7/3), *Elatine hydropiper* (5/3), *Riccia* sp. sp. (4/1), *Limosella aquatica* (4/2), *Peplis portula* (3/0), *Physcomitrium sphaericum* (1/7), *Juncus bufonius* (1/4), *Alopecurus aequalis* (1/1), *Carex bohemica* (1/0), *Elatine hexandra* (1/0), *Filaginella uliginosa* (1/0), *Bidens radiata* (1/0), *Eleocharis acicularis* (1/0), *Alisma plantago-aquatica* (0/1) и *Glyceria fluitans* (0/1), тогда как физиономическое разнообразие ларьеганских сообществ исчерпывается 4 фациями: типичной (*typicum*), красовласковой (*callitrichosum palustris*), игольчатоболотнической (*eleocharitum acicularis*) и филагинелловой (*filaginellosum pilularis*).

Сообщества типичной (табл. 3, оп. 1—11) и красовласковой (табл. 3, оп. 12—16) фаций распространены на основной поверхности соровых отмелей, где в маловодные годы занимают площадь около 50 га. Отличаются устойчивым набором видов, весьма равномерно распределенных. Видовая насыщенность невелика: 12—17 видов на 10 м². В виде небольших пятен эти сообщества встречаются также на отмелях слепых заливов и заливчиков, в массе примыкающих как к сору, так и к руслам его мелких притоков (р. Окуневка). В последнем случае инвазия видов из окружающих сообществ приводит к увеличению видовой насыщенности до 20—21 вида (табл. 3, оп. 1, 2). В нетипичных местообитаниях, например, на кучах ила, образованных при прокладке дорог через внутривпойменные протоки, красовласка и лужница могут отсутствовать (табл. 3, оп. 11). Высота сообществ 1—2 см. Толщина илистых отложений, перекрывающих русловые пески, колеблется от 7 до 37 см, глубина грунтовых вод на 17.09.1991 изменялась от 31 до 55 см.

Типичная фация абсолютно доминирует на плоских поверхностях соров (табл. 3, оп. 3—10). Феноритм сообществ управляется скоростью падения уровня грунтовых вод, который совпадает с уровнем воды в главном русле притока. Довольно рано сообщества начинают испытывать относительный дефицит увлажнения, чем объясняются невысокие показатели проективного покрытия: 10—50 %. При общем пониженном покрытии колеант нередко преобладает над красовлаской. В этих разреженных сообществах плотность популяции колеанта весьма велика: при ОПП¹ около 10 % на 1 м² в среднем насчитывается около 450 экземпляров (в 5 пробах на различных участках сора зафиксирована плотность 116, 290, 395, 437 и 1004 экз/м²). При плотности 5 экз/м² с 1 га получается 100 млн диаспор (Hejny, 1969). Следовательно, в ларьеганском соре в благоприятные годы с площади 50 га производится порядка 450 млрд диаспор. Значительная часть их напрасно расходуется в неблагоприятные годы, когда колеант не успевает достигнуть плодоношения, а также в конце вегетационного периода, поскольку прорастание колеанта наблюдается по мере осушения все новых участков даже в середине сентября.

Вероятно, дополнительным условием сохранения колеанта на средней Оби служит то, что он организован в целую сеть стационарных и полустационарных

популяций, приуроченных к гидрологическим стыкам притоков с водотоками более высокого ранга. Иногда такие стыки также оформляются в виде соров, например, на р. Торсап в среднем течении Бол. Сальма, где у Юрт Соровских Б. Н. Городковым (1913) колеант был собран впервые в Западной Сибири. Неравномерность гидрологического (уровенного) режима в разных частях Обь-Иртышского бассейна в пределах таежной зоны приводит к разновременности в достижении массового вызревания семян разными стационарными популяциями колеанта. Разногодищность вызревания создает возможность обмена диаспорами между разными стационарными и полустационарными популяциями колеанта в пределах Обь-Иртышского бассейна. Таким образом, приустьевые соры притоков Оби являются частным, но наиболее ценным вариантом местообитаний колеанта в Обь-Иртышском бассейне.

Специфически соровая красовласковая фация развивается в отрицательных формах микрорельефа: в небольших замкнутых понижениях и на пологих склонах вдоль пересохших временных водотоков. Возможность эффективно использовать дождевую влагу обеспечивает оптимальный режим развития. ОПП повышается до 70—90 %. Обилие колеанта по сравнению с таковым в сообществах типичной фации значительно увеличено, однако доминирует всегда красовласка. Сообщества фации в виде небольших пятен и полос площадью от 1—2 до первых десятков квадратных метров резко выделяются ярко-зеленым аспектом на буроватом фоне сообществ типичной фации.

Фация болотницы игольчатой (табл. 3, оп. 17—21) сукцессионно и топологически сменяет типичную по мере повышения поверхности отмелей, формируя более или менее выраженный микропояс. Порой она представлена ценозами площадью до 0,8 га (табл. 3, оп. 18). Проективное покрытие болотницы колеблется от 25 до 60 % при высоте около 3—4 см. Образующий ею «травостой» насыщен, как правило, необычайно мелкими экземплярами видов-эфемеров. Впоследствии эти ценозы сменяются сообществами асс. *Eleocharito palustris*—*Agrostietum stoloniferae*.

Интересно, что на Оби и Иртыше в пределах лесостепной и степной зоны игольчатоболотнищевые сообщества в сравнении с типично эфемеровыми, где доминируют *Limosella aquatica* и *Cyperus fuscus*, занимают сходные и даже более низкие уровни отмелей. Инверсия игольчатоболотнищевых микропоясов относительно чисто эфемерового составляет специфику пространственной структуры растительного покрова приустевых соров. Вероятно, это объясняется тем, что в период половодья соровые отмели покрыты слоем бурых болотных вод, которые плохо пропускают свет и, затрудняя фотосинтез, не позволяют болотнице проникать на сколько-нибудь значительные глубины. Таким образом, если подпоры сохраняют семенной банк колеанта, то непрозрачные болотные воды — его местообитания.

Сообщества с доминированием болотницы игольчатой, развивающиеся на илистых речных отмелях, нередко причисляются к асс. *Eleocharitetum acicularis* (Baumann 1911) Koch 1926 класса *Littorelletea* Koch 1926 (Klotz, Kock, 1984; Кононов и др., 1989; Falinski et al., 1990). С этим трудно согласиться. Во-первых, речные отмели являются эвтрофными местообитаниями, тогда как сообщества класса *Littorelletea* приурочены к мелководьям и отмелям вокруг мезо- и олиготрофных водоемов (Pietsch, 1963). Во-вторых, в

¹ ОПП — общее проективное покрытие.

Субассоциация *Cypero-Limoselletum coleanthetosum* Taran 1994, фации: *typicum* (1—11),
callitrichosum palustris (12—16), *eleocharitosum acicularis* (17—21)

Subassociation *Cypero-Limoselletum coleanthetosum* Taran 1994, facies:
typicum (1—11), *callitrichosum palustris* (12—16), *eleocharitosum acicularis* (17—21)

Площадь описания, м ²	6	6	6	10	10	10	10	10	10	10	3	4	6	10	10	10	4	10	10	10	10
Общее ПП, %	25	30	25	15	20	40	40	15	40	50	17	70	70	90	80	80	60	40	25	50	35
Толщина ила, см	?	?	?	24	22	9	20	15	?	?	?	15	37	7	27	30	?	73	?	?	?
Уровень грунтовых вод, см	?	?	?	41	41	41	46	31	?	?	?	31	52	55	31	32	?	73	?	?	?
Число видов	21	20	14	15	13	13	13	16	17	15	24	12	13	14	14	15	14	11	12	12	18
Номер описания авторский	281	281	436	496	497	498	500	503	507	508*	323	493	499	501	502	504	281	505	506	509	514
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21

Д. в. ассоциации *Cypero-Limoselletum*

Limosella aquatica | 1 2 1 1 1 1 1 1 1 1 1 . 1 1 2 1 1 1 1 + + r

Д. в. субассоциации *C.-L. coleanthetosum*

Coleanthus subtilis | 2 2 2 2 2 2 3 1 3 4 2 3 3 4 3 3 1 + r r r

Eleocharis acicularis | + + r + + + + + + + + + 1 r + 1 4 4 3 4 4

Botrydium granulatum | . . . r + r r + r r . r + r r . . + r r r

Polygonum volchovense | + + + r r 1 + r . . r r . r r r r

Д. в. класса *Isoëto-Nanojuncetea*

Filaginella pilularis | 1 + + + + r r + + 1 + r . + + 1 + r r + r

Physcomitrium sphaericum D | . . r + + + r + r + + r r r r . . . + .

Riccia huebeneriana (incl. *R. cavernosa*) D | . + 1 r . r . + r + + . . r r .

Д. в. класса *Bidentetea*

Rorippa palustris | + + 1 + + + r r + 1 + r + 1 r + + r r r r

Persicaria scabra | + + r . . r . r

Д. в. класса *Phragmito-Magnocaricetea*

Eleocharis palustris | 1 1 r r r r r r r r 1 . r r r r 1 + + 1 +

Carex acuta | 1 + r r r r r r r r + + + r r r r + r r . .

Rorippa amphibia | + 1 1 r 1 . . . +

Д. в. класса *Plantaginea*

Agrostis stolonifera | + + r r . r r r + + + r + r + + + . r + +

Plantago major | + + . r r r

Прочие виды

Callitriche palustris | 2 2 2 1 1 3 3 1 2 2 . 4 4 4 5 5 1 1 + + +

Salix sp. sp. juv. (*viminalis*, *dasyclados*, *triandra*) | + + r r r r r r r r + . r r r r +

Epilobium tetragonum | . . . r r . r r r . . r r . . r . . r

Примечание. С невысоким постоянством отмечены: *Alisma plantago-aquatica* — 11(2); *Alopecurus aequalis* — 11(+); *Androsace filiformis* — 1(+); *Bidens radiata* — 15(r), 16(r), 21(r); *B. tripartita* — 11(r); *Chenopodium rubrum* f. *humile* — 9(r); *C. suecicum* — 1(+); *Comarum palustre* — 19(r); *Elatine hydropiper* — 11(r); *Equisetum arvense* f. *prostratum* — 11(r), 17(+); *E. fluviatile* — 1(1), 2(1), 21(+); *Juncus bufonius* — 3(r); *Lemna minor* — 2(r); *D Leptodictyum riparium* — 1(1), 2(+), 17(+), 21(+); *Mentha arvensis* — 11(r); *Myosotis caespitosa* — 21(r); *Persicaria minor* — 11(+); *D Physcomitrella patens* — 10(r); *Potentilla anserina* — 21(r); *Ptarmica cartilaginea* — 1(1), 2(+), 13(r); *Ranunculus gmelinii* — 8(r); *R. repens* — 21(r); *R. reptans* — 2(r); *D Riccia fluitans* — 11(r); *Rumex ucranicus* — 21(r); *Sagittaria sagittifolia* — 11(+); *Sium latifolium* — 11(r); *Sparganium emersum* — 11(r); *Stellaria crassifolia* — 1(+), 17(+); *Tripleurospermum perforatum* — 1(+).

Местонахождение описанных сообществ. Окрестности с. Александровское, в приустьевом соре р. Ларьеган: 281в (дорога среди остроосокового луга), 281г (берег Ларьегана у курьи) — 05.09.1988; 436 — 19.09.1989; 496—498, 500, 503 (центральная часть сора) — 12.09.1991; 507, 508* (тип субассоциации) — 13.09.1991; 493, 499, 501, 502, 504 (центральная часть сора) — 12.09.1991; 281б (слепой конец крупной курьи по правому берегу Ларьегана ниже сора) — 04.09.1988; 505 (правый берег Ларьегана в низовой части сора) — 13.09.1991; 506, 509 (центральная часть сора Ларьегана) — 13.09.1991; 514 (берег р. Окуневки в 100 м от впадения ее в Ларьеган) — 16.09.1991; в 4.5 км к ЮВ от с. Новоникольское, берег протоки: 323 — 04.08.1989.

рассматриваемых сообществах отсутствуют диагностические виды класса *Littorelletea* и союза *Eleocharition acicularis*, к которым, по Н. Ellenberg (1982), относятся *Deschampsia setacea*, *Elatine hexandra*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Potamogeton oblongus*,

P. polygonifolius, *Ranunculus ololeucos*, *Luronium natans*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Veronica scutellata*.

Указанные обстоятельства позволяют рассматривать подобные приустьевые игольчатоболотные фитоценозы как сообщества с неясным синтаксономическим положением (Vicherek, 1972). Другое реше-

Таблица 4

Ретроспектива погодичного появления плодоносящего колеанта на берегах средней Оби по данным гидропоста с. Александровского (1936—1991 гг.) и результатам прямых наблюдений (1987—1991 гг.)
The retrospective review of yearly appearance of fruit-bearing *Coleanthus subtilis* on the middle Ob banks on the base of Aleksandrovskoye hydrologic station data (1936—1991) and direct observations data (1987—1991)

Год	Максимальный уровень половодья, см	Обеспеченность уровней затопления, %	Дата		Ширина высотного диапазона отметей, см	
			осушения верхней границы отметей пояса эфемеров	окончания вегетационного сезона	где колеант достиг стадии плодоношения	где колеант прошел полный жизненный цикл
1935	1053	17	22.07	06.10	230	109
1939	1069	14	19.07	28.09	82	20
1943	983	40	04.08	06.10	65	0
1944	922	62	21.07	13.10	72	32
1945*	861	82	01.07	10.10	118	56
1948	1084	11	08.08	05.10	22	0
1950	1059	16	30.07	02.10	114	0
1951	957	50	11.07	29.09	120	92
1952*	915	65	19.07	30.09	20	12
1953	950	52	13.07	17.09	132	0
1955	916	65	05.07	22.09	269	148
1956	864	83	26.07	24.09	37	0
1957	951	51	30.07	30.09	68	0
1961	1008	31	27.07	29.09	89	0
1962*	952	51	20.07	22.10	292	254
1963*	858	84	16.07	16.10	234	234
1964	1001	33	24.07	26.09	148	0
1965*	914	66	12.07	28.09	172	108
1966	1157	2.5	12.08	07.10	7	0
1967*	768	98	21.06	03.10	152	120
1968*	837	90	29.06	13.10	222	117
1974*	934	60	13.07	29.09	262	136
1976*	911	68	03.07	21.09	108	88
1977	910	68	07.07	22.09	206	94
1978*	933	60	17.07	26.09	173	20
1979	1126	5	06.08	04.10	56	0
1980*	875	80	17.07	29.09	60	40
1981	824	92	30.06	19.09	235	109
1982	818	93	20.06	27.09	343	302
1983	929	60	29.07	02.10	188	0
1987	884	75	24.07	26.09	115	0
1988*	937	60	21.07	04.10	9	9
1989	785	97	13.07	20.09	133	0
1990*	891	70	13.07	07.10	123	123
1991*	842	88	30.06	?	(249/119)	(185/35)

Примечание. Обеспеченность уровней затопления рассчитана графическим методом по опорным точкам, известным из литературы (Усачев и др., 1985). Не включен в расчеты 1940 г., для которого нет данных за июль—сентябрь.

Не располагая данными о времени окончания вегетационного сезона в 1991 г., для обоих высотных диапазонов приводим по 2 цифры, первая из которых соответствует средней дате окончания вегетационного сезона (28.09), а вторая — наиболее ранней дате его окончания (08.09) в александровском отрезке поймы.

* — годы, когда наблюдались подъемы воды вследствие паводков.

ние предложил W. Pietsch (1963), который помимо многолетней формы болотницы выделил сеголетную (*Eleocharis acicularis* f. *annua*), отнеся её к диагностическим видам порядка *Cyperetalia fuscii* (Pietsch, 1973). Поэтому некоторые сообщества с доминированием сеголетной формы болотницы игольчатой на основе флористического сходства относятся им к пространственно смежной ассоциации *Eleocharito-Caricetum bohemicae* (Pietsch, 1963).

В нашем случае не вполне ясно, какие сообщества болотницы игольчатой являются многолетними и какие — сеголетными. Поскольку в них хорошо выражена диагностическая комбинация субасс. *C. -L. co-*

leanthetosum, мы рассматриваем их в составе последней как особую фацию. Близ устья р. Ларьеган игольчатоболотничевые сообщества включают в себя *Rumex ucranicus* и *Bidens radiata* и, таким образом, приобретают характер, переходный к сообществам щавельковой субассоциации (табл. 3, оп. 21).

Филагинелловая фация (табл. 2, оп. 4—9) распространена выше по течению Ларьегана, где соровые отмели сменяются обширными пространствами водноосоковых и остроосоковых лугов, а вдоль основного русла уже появляются небольшие массивчики прутолозияков. Сообщества фации в виде коротких лент и пятен встречаются на побочнях Ларьегана: в

ухвостьях и вдоль затонных понижений. Субстрат — русловые пески, прикрытые менее мощным илистым слоем, толщина которого непрерывно уменьшается вверх по течению: от 10 см непосредственно над верховой границей сора до 0,5 см в 3—5 км выше выше по течению. С опесчаниванием субстрата и уменьшением длительности затоплений связано появление *Juncus bufonius* и *Spergularia rubra*.

ОПП ценозов изменяется от 15 до 30 % при доминировании филагинеллы. Лимитирующим фактором для сообществ фации является не столько понижение уровня грунтовых вод, сколько обусловленное им усиление эоловых процессов. В итоге сообщества засыпаются песком, выдутым из-под разрушенной илистой корки. Появляясь через 3—10 дней (Pietsch, 1991), филагинелла отмирает через 9,5—10 недель после обсыхания отмели. Подобные сообщества, крайне флористически упрощенные, указываются для поймы р. Полуй (Лесков, 1940).

Сообщества ивовых (*Salix viminalis*, *S. triandra*) всходов, также в виде небольших пятен и нешироких лент, распространены на побочных Ларьегана: в ухвостьях и в тыльной, граничащей с более высоким берегом ложбинной части (табл. 2, оп. 10—15). По мере аллювиального роста поверхности через несколько лет приходят на смену сообществам филагинелловой фации. Субстрат — русловые пески, прикрытые еще более тонким слоем ила (1—15 мм). ОПП ивовых всходов изменяется от 20 до 60 % при высоте 15—25 см, ОПП трав и мхов — от 2 до 10 %. Сохранение этих сообществ проблематично из-за длительных половодий, и весной они обычно отмирают. Лишь повторение нескольких маловодных лет подряд позволяет ивовым всходам достаточно подрасти, вынести верхушки выше уровня длительного стояния воды и получить возможность дальнейшего развития. Данные группировки лишь изредка содержат в своем составе диагностические виды субассоциации и ассоциации, поэтому в синтаксономическом смысле рассматриваются нами как фрагментарные сообщества асс. *Cypero-Limoselletum*.

Поскольку колеант занесен в Красную книгу РСФСР (Цвелев, 1988 а), важно оценить перспективы сохранения вида на средней Оби. В качестве угрожающих факторов S. Nejný (1969) приводит известкование почвы и чрезмерное загрязнение берегов пометом рогатого скота и домашней птицы. Эти факторы, типичные для густонаселенных районов, на средней Оби особой роли не играют. W. Pietsch (1991) указывает факторы, обусловленные режимом использования прудов: а) отсутствие осушения в течение 5—10 лет; б) нахождение прудов в спущенном состоянии в течение нескольких лет в сочетании с нерегулярными колебаниями уровня водного зеркала; в) ликвидация прудов.

В бассейне Оби в пределах таежной зоны прудоводство отсутствует, а естественный гидрологический режим близок к оптимальному. В то же время строительство ГЭС способно резко трансформировать его на расстоянии в несколько сот километров. При этом в верхнем бьефе¹ на десятилетия устанавливаются

почти неизменные уровни (фактор «а»), а в нижнем — режим, аналогичный режиму спущенных прудов, в сочетании с резкими нерегулярными колебаниями уровней (фактор «б»). Именно поэтому после пуска гидроэлектростанции колеант исчез на р. Волхов (Цвелев, 1988 а). На средней Оби строительства ГЭС не предвидится, а влияние Новосибирской ГЭС распространяется лишь до устья р. Томи (Бейром и др., 1973).

В то же время местные дорожностроительные и мелиоративные работы способны изменять экологические условия в худшую сторону. Так, после прокладки насыпной дороги между селами Александровским и Лариным часть прилегающих к правому берегу сора заливов оказалась отсечена насыпью, что нарушило естественную динамику колебания уровней воды. Колеант, в массе развитый на этих участках в 1988 г., через 3 года уже не был отмечен.

Другим реальным и мощным травмирующим фактором может оказаться нефтяное загрязнение, способное вызвать исчезновение колеанта в ряде крупных приустьевых соров (реки Лямин, Тромъеган и др.). Необходимо продолжать изучение колеанта в Обь-Иртышском бассейне, а ларьеганский сор как единственное на средней Оби достоверно выявленное местообитание стационарной популяции вида следует объявить памятником природы.

Выводы

На средней Оби ассоциация *Cypero-Limoselletum* представлена субассоциацией *C.-L. rumicetosum ucranici* Taran 1994 с фациями *limosellosum aquaticae*, *physcomitrellosum patentis*, *salicosum triandro-viminalis*, *rumicosum ucranici*, *coleanthosum subtilis* и субассоциацией *C.-L. coleanthosum* Taran 1994 с фациями *typicum*, *callitrichosum palustris*, *eleocharitosum acicularis*, *filaginellosum pilularis*.

Погодичная динамика сообществ ассоциации определяется динамикой уровня режима воды в русле и временем окончания вегетационного сезона. Продолжительность полного цикла развития эфемерных сообществ на средней Оби составляет около 9—12 недель, а погодичная частота их «успешного» появления, реализуемого в массовом созревании семян, — около 35 %.

Приустьевые сора притоков Оби являются рефугиумом стационарных популяций *Coleanthus subtilis* и естественным прототипом рыбных прудов Центральной Европы, где *C. subtilis* сохранялся в течение многих веков благодаря архаичной экстенсивной «трехлетней» системе прудоводства.

Приустьевый сор в нижнем течении Ларьегана как наиболее изученное и единственное достоверно выявленное на средней Оби местообитание стационарной популяции *Coleanthus subtilis* следует объявить охраняемой территорией в ранге памятника природы или ботанического заказника.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Р. Н. Шлякову, определившему сборы печеночников, Л. В. Бардунову, определившему сборы листостебельных бриотерофитов, Н. В. Фризену, любезно выписавшему для нас комментарии к сборам колеанта, хранящимся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, А. Р. Ишбир-

¹ Бьеф — участок реки или канала выше или ниже подпорного сооружения (плотина, шлюз). Участок, находящийся в подпоре и расположенный выше по течению подпорного сооружения, называется верхним бьефом, ниже — нижним бьефом (Четырехязычный..., 1979).

дину и Е. Д. Лапшиной, ознакомившими нас с неопубликованными описаниями сообществ пойменного эфемеретума. Мы глубоко признательны Е. Oberdorfer, W. Pietsch, J. Vicherek, G. Philippi, I. Bagi, O. Volk, H. Diekjobst, A. von Hübschman, S. Rivas-Martinez, R. Pott, J.-M. Royer, M. Zając, Z. Dzwonko, K.-G. Bernhardt, E. Ballesteros, S. Porembski, E. Pignatti, W. Hilbig, M. von Lampe, T. Täuber, A. Popiela, V. Rašomavičius, C. Trąba, E. Bergmeier, M. Chytrý, A. Ünal, K. Šumberová, приславшим свои оттиски, а также копии труднодоступных работ по классу *Isoëto-Nanojuncetea* и его аналогам из других частей света.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аваряскин Л. П. 1970. Густота и размещение различных типов устьев первопорядковых притоков нижнего Амура // Уч. зап. Хабаровск. пед. ин-та. Т. 25. Хабаровск. С. 69—75.
- Бейром С. Г., Вострякова Н. В., Широков В. М. 1973. Изменение природных условий в Средней Оби после создания Новосибирской ГЭС. Новосибирск. 144 с.
- Бокк Э. Н. 1993. Географические и гидрологические аспекты возобновления ветлы в Обь-Иртышской пойме // География и природные ресурсы. № 1. С. 94—100.
- Васильев С. В. 1984. Рельефообразующая роль пойменных ивняков // Средоулучшающая роль леса (экологические проблемы). Тез. Всес. науч.-практ. конф. Новосибирск. С. 89—90.
- Городков Б. Н. 1913. Список растений, собранных на р. Салыме в 1911 году // Ежегодник Тобольск. губ. музея. Т. 21. С. 1—34.
- Гриценко П. П. 1990. К флоре водоемов южной части Тюменской области // Сб. науч. тр. Тобольск. гос. пед. ин-та. С. 34—43.
- Дыдина Р. А. 1961. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. Т. 10. С. 159—250.
- Заславская Т. М. 1992. К флоре сосудистых растений бассейна верхнего течения реки Яны (Северная Якутия) // Бот. журн. Т. 77. № 12. С. 86—97.
- Зверев А. А. 1998. Сравнительный анализ флор с помощью компьютерной системы IBIS // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Мат. IV рабоч. совещ. по сравнительной флористике, Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб. С. 284—288.
- Игнатов М. С., Афонина О. М. 1992. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. 1990. Материалы к познанию бриофлоры Московской области // Флористические исследования в Московской области. М. С. 121—179.
- Киреев А. Ф. 1961. Процесс облесения волжских аллювиев // Тр. Сталинградск. с.-х. ин-та. Т. 11. Вып. 3. С. 231—235.
- Кононов К. Е., Гоголева П. А., Наумова Л. Г., Павлов П. Д. 1989. Травянистая растительность «40 островов» поймы реки Лены. М. Деп. в ВИНТИ. № 6238-B89. 34 с.
- Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. 1992. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. Т. 1. № 1—2. С. 87—127.
- Красная книга РСФСР. Растения. 1988. М. 592 с.
- Лесков А. И. 1940. Очерк растительности долины р. Полуя // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3 (геоботаника). Вып. 4. М.; Л. С. 277—338.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М. 134 с.
- Нечаев А. П., Гапека З. И. 1970. Эфемеры межречной полосы берегов нижнего Амура // Бот. журн. Т. 55. № 8. С. 1127—1137.
- Нечаев А. П., Нечаев А. А. 1973. *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. в приамурской части ареала // Бот. журн. Т. 58. № 3. С. 440—446.
- Никитин С. А. 1956. Лесорастительные условия низовой Урала // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. 34. М. С. 7—273.
- Определитель растений Мещеры. 1986, 1987. М. Ч. 1. 240 с.; Ч. 2. 224 с.
- Погребняк П. С. 1955. Основы лесной типологии. Киев. 456 с.
- Природа и экономика Александровского нефтеносного района (Томская область). 1968. Томск. 476 с.
- Ржаницын Н. А. 1986. Водный режим рек — активный фактор руслоформирующих процессов // Общие вопросы теории руслового процесса. Л. С. 79—100.
- Самойлова Г. С. 1958. Соры нижнего течения р. Оби и их хозяйственное использование // География и хозяйство. Сб. науч. статей. Вып. 3—4. М. С. 75—78.
- Селиванова Е. А. 1929. О *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. // Докл. АН СССР. Т. 5. М.; Л. С. 447—451.
- Соломец А. И., Гаврилов В. А. 1989. Синтаксономия водной и прибрежно-водной растительности Черемшанского залива Куйбышевского водохранилища. М. Деп. в ВИНТИ. № 6232-B89. 15 с.
- Спиридонов М. Д. 1927. Материалы к изучению растительных ландшафтов в Западной Сибири // Изв. Главн. Бот. сада (Ленинград). Т. 26. № 5. С. 473—516.
- Спиридонов М. Д. 1928. Материалы к изучению растительных ландшафтов в Западной Сибири. II. О возникновении и эволюции некоторых растительных ландшафтов долины Иртыша // Изв. Главн. Бот. сада (Ленинград). Т. 27. № 1. С. 53—79.
- Таран Г. С. 1994. Пойменный эфемеретум средней Оби — новый для Сибири класс *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 на северном пределе распространения // Сиб. экол. журн. Т. 1. № 6. С. 595—599.
- Таран Г. С. 1995. Малоизвестный класс растительности бывшего СССР — пойменный эфемеретум (*Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 43) // Сиб. экол. журн. Т. 2. № 4. С. 373—382.
- Таран Г. С. 1996. Линдерниевые (*Lindernia procumbens*) эфемеровые луга // Зеленая книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск. С. 301—302.
- Таран Г. С. 1997. Новые синтаксоны из поймы средней Оби // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Сб. науч. статей Алт. гос. ун-та. Вып. 3. Барнаул. С. 76—78.
- Таран Г. С. 1998. Находки ассоциации *Cypero-Limoselletum* в поймах нижней Оби и нижнего Иртыша // Биологические ресурсы и природопользование. Сб. науч. трудов Нижневартовск. пед. ин-та. Вып. 2. Нижневартовск. С. 72—78.
- Таран Г. С., Тюрин В. Н. 2000. К характеристике флоры и растительности поймы Оби в окрестностях Сургута // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Тез. докл. II Российск. науч. конф. Томск. С. 140—141.
- Усачев В. Ф., Прокачева В. Г., Бородулин В. В. 1985. Оценка динамики озерных льдов, снежного покрова и речных разливов дистанционными средствами. Л. 84 с.
- Флора Сибири. 1990. Т. 3. *Cyperaceae*. Новосибирск. 361 с.; 1992. Т. 5. *Salicaceae—Amaranthaceae*. Новосибирск. 312 с.; 1995. Т. 13. *Asteraceae*. Новосибирск. 472 с.
- Цвелев Н. Н. 1988 а. Влагилищевник маленький // Красная книга РСФСР. Растения. М. С. 349—350.
- Цвелев Н. Н. 1988 б. О некоторых видах растений из европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 25. Л. С. 187—188.
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- Четырехязычный энциклопедический словарь терминов по физической географии. 1979. М. 703 с.
- Ant H., Diekjobst H. 1967. Zum räumlichen und zeitlichen Gefüge der Vegetation trockengefallener Talsperrenböden // Arch. Hydrobiol. Bd. 62. Stuttgart. S. 439—452.
- Blažková D. 1980. Interessantes Vorkommen des *Cypero-Limoselletum* bei Prag // Preslia. Vol. 52. P. 61—70.

- Burrichter E. 1960. Die Therophytenvegetation an nordrhein-westfälischen Talsperren im Trockenjahr 1959 // Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 73. N 1. S. 24—37.
- Chytrý M., Anenonov O. A., Danihelka J. 1995. Plant communities of the Bolšoj Čivyrkuj River Valley, Barguzinskij Range, East Siberia // Phytocoenologia. Vol. 25. N 3. P. 399—434.
- Diekjobst H. 1987. Die Pionierv egetation an der abgelassenen Fürwigge-Talsperre (Sauerland) // Natur und Heimat. Bd. 47. N 3. S. 89—104.
- Diekjobst H., Ant H. 1967. Die Pioniergesellschaften der Schlammflächen trockenengefallener Talsperrensohlen // Decheniana. Bd. 118. N 2. S. 139—144.
- Ellenberg H. 1982. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Stuttgart: 990 S.
- Falinski J. B., Pedrotti F. et al. 1990. Southwestern Siberian taiga project. Pichtovka 1989, 1990. Report of geobotanical research // Phytocoenosis 2 (N. S.) Archivum Geobotanicum 1. P. 1—48.
- Hejný S. 1969. *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. in der Tschechoslowakei // Folia geobot., phytotax. Bd. 4. N 4. S. 345—399.
- Hilbig W. 1991. // Wiss. Z. Univ. Halle. XXXX'91 M. B. 3. S. 49—66.
- Hübschmann A. von. 1957. Kleinmoosgesellschaften extremster Standorte // Mitt. Florist.-soziol. Arbeitsgem. N. F. 6/7. S. 130—146.
- Jurko A. 1958. Pôdne ekologické pomery a lesné spoločenstvá Podunajskej niziny. Bratislava. 268 s.
- Klotz S., Kock U.-V. 1984. Vergleichende geobotanische Untersuchungen in der Baschkirischen ASSR. 3 Teil: Wasserpflanzen-, Flussufer und Halophytenvegetation // Feddes Repert. Bd. 95. N 5—6. S. 381—408.
- Korneck D. 1960. Beobachtungen an Zwergbinsengesellschaften im Jahre 1959 // Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl. Bd. 19. N 1. S. 101—110.
- Lampe M. von. 1996. Wuchsform, Wuchsrhythmus und Verbreitung der Arten der Zwergbinsengesellschaften // Diss. Bot. Bd. 266. 357 S.
- Loster S. 1976. Roslinnosc brzegow zbiornikow zaporowych na Dunajcu // Zesz. Nauk. UJ. Prace Bot. Bd. 17. S. 7—70.
- Oesau A. 1972. Zur Soziologie von *Limosella aquatica* L. // Beitr. Biologie der Pflanzen. Bd. 48. S. 377—397.
- Philippi G. 1968. Zur Kenntnis der Zwergbinsengesellschaften (Ordnung der *Cyperetalia fuscii*) des Oberrheingebietes // Veroff. Landesstelle Natursch. u. Landschaftspflege Baden-Württemberg. Bd. 36. Karlsruhe. S. 65—130.
- Philippi G. 1992. Klasse *Isoëto-Nanojuncetea* // Süddeutsche Pflanzengesellschaften. T. 1 / Hrsg. E. Oberdorfer. Jena; Stuttgart; New York. S. 166—181.
- Pietsch W. 1963. Vegetationskundliche Studien über die Zwergbinsen- und Strandlingsgesellschaften in der Nieder- und Oberlausitz // Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz. Bd. 38. N 2. Görlitz. S. 1—80.
- Pietsch W. 1973. Beitrag zur Gliederung der europäischen Zwergbinsengesellschaften (*Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943) // Vegetatio. Bd. 28. N 5—6. S. 401—438.
- Pietsch W. 1991. Investigations in vegetation dynamic of dwarf rush vegetation on dewatered pond floors in Central Europe // 34th IAVS Symposium on «Mechanics in Vegetation Dynamics». 26—30 August 1991. Eger, Hungary. P. 46.
- Pietsch W., Müller-Stoll W. R. 1968. Die Zwergbinsengesellschaften der nackten Teichböden im östlichen Mitteleuropa, *Eleocharito-Caricetum bohemicae* // Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. N. F. 13. Todenmann/Rinteln. S. 14—47.
- Pietsch W., Müller-Stoll W. R. 1974. Übersicht über die im brandenburgischen Gebiet vorkommenden Zwergbinsen-Gesellschaften (*Isoëto-Nanojuncetea*) // Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg. Bd. 109. S. 56—95.
- Popiela A. 1996. Zbiorowiska z klasy *Isoëto-Nanojuncetea* na terenie Polski Zachodniej // Fragm. Flor. Geobot. Series Polonica 3. P. 289—310.
- Popiela A. 1997. Zbiorowiska namulkowe z klasy *Isoëto-Nanojuncetea* Br. Br. et Tx. 1943 w Polsce // Monogr. Bot. 80. P. 1—59.
- Rašomavicius V., Biveinis A. 1996. The communities of the *Isoëto-Nanojuncetea bufonii* Br.-Bl. et Tx. 1943 class in Lithuania // Bot. Lithuanica. Vol. 2. N 1. P. 3—25.
- Täuber T. 2000. Zwergbinsen-Gesellschaften (*Isoëto-Nanojuncetea*) in Niedersachsen — Verbreitung, Gliederung, Dynamik, Keimungsbedingungen der Arten und Schutzkonzepte. Göttingen. 238 S.
- Timar L. 1950. A Tiszameder növényzete Szolnok és Szeged közt // Ann. Bot. Univ. debrec. Vol. 1. Debrecen. P. 72—145.
- Ünal A. 1999. Zum Stand der Erforschung von Zwergbinsengesellschaften in Sibirien // Mitt. Bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz. N. F. Bd. 17. Freiburg im Breisgau. S. 481—496.
- Vicherek J. 1968. Poznámky k cenologické afinitě *Myosurus minimus* L. // Preslia. Vol. 40. P. 387—396.
- Vicherek J. 1972. Rostlinná společenstva obnažených půd rybnice «Velké Dářko» na Českomoravské vysočině // Vlastivedný sborník Vysočiny. Oddíl věd přírodních. Bd. 7. S. 35—52.
- Zajac M., Zajac A. 1988. Zbiorowiska z klasy *Isoëto-Nanojuncetea* na dnach wysychających stawow w południowej części Kotliny Oświęcimskiej // Zesz. Nauk. Univ. Jagiell. Prace Bot. 17. S. 55—159.

SUMMARY

During 1988—1991 the stands of *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 were studied in the floodplain of middle Ob River between its tributaries Tym and Vakh. There the association is represented by subass. *C.-L. rumicetosum ucranici* Taran 1994 with facies *limosellosum aquaticae*, *physcomitrellosum patentis*, *salicosum triandro-viminalis*, *rumicosum ucranici*, *coleanthosum subtilis* and subass. *C.-L. coleanthosum* Taran 1994 with facies *typicum*, *callitrichosum palustris*, *eleocharitosum acicularis*, *filaginellosum pilularis*. The duration of developing cycle of the association stands is about 9—12 weeks and yearly frequency of their successful appearance realized in perfect seed maturation is about 35 %. The near mouth internal deltas (shors) of Ob tributaries are the refugia of *Coleanthus subtilis* (*Poaceae*) stationary populations and natural prototypes of Central European fish ponds where *Coleanthus subtilis* have kept safe during many centuries because of extensive «three-year» system of fish pond management. It proposed to declare the near mouth shor in lower reaches of Lar'yan River as protected territory. It is produced 60 relevés of the association stands.