

КРАТКИЕ  
СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.2

РЕАКЦИЯ МАКРОФИТОВ НА ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ  
ВОДЫ В оз. БОЛЬШОЕ МИАССОВО (ЮЖНЫЙ УРАЛ, РОССИЯ)

© 2022 г. Е. И. Вейсберг<sup>а</sup>, \*, Н. А. Исакова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Ильменский государственный заповедник, Южно-Уральский научный центр минералогии и геоэкологии  
Уральского отделения Российской академии наук, Миасс, Россия

\*e-mail: veisberg@mineralogy.ru

Поступила в редакцию 21.06.2021 г.

После доработки 08.08.2021 г.

Принята к публикации 06.11.2021 г.

Изучена фитоценотическая активность 24 видов водных макрофитов в периоды с минимальным и максимальным уровнем воды в оз. Большое Миассово. По средним показателям активности с точки зрения статусного подхода 14 видов отнесены к малоактивным, 10 – к умеренно активным и активным. В зависимости от динамики данного показателя выделены три группы видов: положительно реагирующие на понижение уровня воды (10 видов), положительно реагирующие на его повышение (5) и индифферентные (9). Установлено, что 4 вида меняют категорию активности. Из активных видов *Stratiotes aloides* (при понижении уровня воды) и *Nuphar lutea* (при повышении) становятся высокоактивными. Из умеренно активных *Potamogeton perfoliatus* (при понижении уровня) и *P. lucens* (при повышении) становятся активными. Предполагается, что динамика показателя активности макрофитов отражает взаимосвязь колебаний уровня воды с различными физико-химическими и гидробиологическими факторами, влияющими на жизнедеятельность макрофитов.

**Ключевые слова:** водные макрофиты, встречаемость, многолетние колебания уровня воды, проективное покрытие, предгорные озера, фитоценотическая активность видов

**DOI:** 10.31857/S0320965222020176

Активность растений играет большую роль в формировании фитоценозов. Существуют несколько подходов к ее оценке. Ценотипический подход основан на теории экологических стратегий (Работнов, 1985; Grime, Prierce, 2012 и др.). Эргонтический подход рассматривает активность как интенсивность взаимодействия биологической системы с внешними биотическими и абиотическими системами (Савинов, Никитин, 2017 и др.). Статусный подход основан на концепции активности как мере преуспевания видов и оценке их фитоценотической значимости (Юрцев, 1968). Последний позволяет выявить динамику структурно-функциональных параметров как наземных, так и водных растительных сообществ в различных природно-климатических условиях, оценить их устойчивость к воздействию природных и антропогенных факторов, (Дидух, 1982; Casanova, Brock, 2000; Coors et al., 2003; Geest et al., 2005; Налимова, 2006; Чепинога, Росбах, 2008; Valk et al., 2015; Тетерюк и др., 2021).

Для анализа взаимосвязи водных фитоценозов с изменением уровня воды необходимы целенаправленные многолетние наблюдения, поскольку результаты кратковременных или отрывочных исследований могут использоваться ограниченно,

а их интерпретация осложняется кумулятивным эффектом других факторов (Zhao et al., 2012). На оз. Большое Миассово (Ильменский государственный заповедник), для которого характерны периодические колебания уровня воды, с 1990 г. проводят систематический мониторинг макрофитной растительности, собраны многолетние данные об изменении обилия и встречаемости видов (Veisberg, 2015 и др.).

Цель работы – оценить фитоценотическую активность водных макрофитов оз. Большое Миассово с точки зрения статусного подхода, проследить ее динамику в градиенте глубины и проанализировать реакцию различных видов на периодические изменения уровня воды.

Исследуемый водоем тектонического происхождения, мезотрофного типа, площадью 11.4 км<sup>2</sup>, имеет изрезанную береговую линию длиной 34.1 км и глубину до 25.0 м; прозрачность воды в безледный период 3.0–5.0 м, рН воды 7.1–8.4, минерализация 183.0–240.0 мг/л (Экология..., 2000). Растительность занимает ~30% площади акватории, развита до глубины 4.0–4.5 м, имеет мозаичный характер. В отличие от заливов, на от-

крытых и полуоткрытых участках берега зональность растительности прослеживается редко.

В работе применяли стандартные методы экологического профилирования и флористических описаний. Репрезентативная выборка включает 120 описаний за период наблюдений 1990–2016 гг. и представляет годы с самым низким и самым высоким уровнем воды по пять лет соответственно. Материал собран на трех модельных профилях, на участках открытого типа берега или в незамкнутых заливах: 1 – северный берег 55°10'32.99" с.ш., 60°16'33.410" в.д.; 2 – зал. Зимник 55°10'31.50" с.ш., 61°16'05.35" в.д.; 3 – зал. Латочка 55°09'42.56" с.ш., 60°16'44.99" в.д. Реперной точкой при измерении уровня воды послужил край сплавины в зал. Латочка, где глубина колебалась от 0 м в сухие годы до 1.0 м в обводненные, средний перепад достигал 0.7 м.

Для оценки фитоценотической значимости видов использовали индекс активности (Юрцев, 1968):

$$Ja_i = ((\Sigma(P_i n_i))/N)^{0.5},$$

где  $Ja_i$  – индекс активности вида на данной глубине,  $P_i$  – среднее проективное покрытие вида (%) на данной глубине,  $n_i$  – число встреч вида с проективным покрытием  $P_i$  на данной глубине,  $N$  – общее число проб.

Встречаемость и проективное покрытие определяли за весь период наблюдений в целом и отдельно для сухих и обводненных лет в градиенте глубин. При расчетах индекса активности баллы обилия по стандартной шкале Друде (un, sol – балл 1, sp – 2, сор1 – 3, сор2 – 4, сор3 – 5) соотносили с соответствующими классами проективного покрытия: 0–10, 11–30, 31–50, 51–70, 71–100%. Значения  $P_i$  внутри класса приравнивали к середине классового интервала (Василевич, 1969), к 5, 20, 40, 60 и 85% соответственно. Принята следующая шкала по индексу активности  $Ja_i$ : малоактивные виды – 0–1.0, умеренно активные – 1.1–2.0, активные – 2.1–3.0; высокоактивные – >3.0. Сходство флористических списков оценивали по индексу Жаккара. Расчеты и графическое воспроизведение результатов проведены в программах Statistica и Excel.

На исследованных профилях выявлено 34 вида водных макрофитов. К Magnoliophyta относятся 29 видов из 16 семейств, присутствуют представители Charophyta – три вида из трех семейств, Equisetophyta и Bryophyta – по одному виду. Несмотря на высокий уровень сходства флористических списков в различные гидропериоды (коэффициент Жаккара 0.7), активность видов различается (табл. 1). Не анализировали единично отмеченных видов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Potamogeton praelongus* Wulf., *Caulinia flexilis* Willd., *Equisetum fluviatile* L.), а также видов, свободно

плавающих на поверхности и в толще воды (*Ceratophyllum demersum* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Utricularia vulgaris* L., *Spirodela polyrhiza* Schleid.).

По средним показателям активности из 24 видов, включенных в анализ, 14 видов (58%) можно отнести к малоактивным, по 5 видов (по 21%) – к умеренно активным и активным.

По реакции на изменение уровня воды исследуемые виды можно разделить на три группы. В первую группу входят положительно реагирующие на понижение уровня воды (10 видов). Среди них к активным относятся *Myriophyllum sibiricum* и *Stratiotes aloides*, умеренно активным – *Chara aspera*, *Potamogeton compressus* и *P. perfoliatus*, малоактивным – *Alisma gramineum*, *Batrachium circinatum*, *Nitella hyalina*, *Potamogeton natans* и *P. pusillus* (табл. 1). Наиболее отчетливо проявляется реакция на понижение уровня воды у эвритопных видов *Stratiotes aloides* (рис. 1а) и *Myriophyllum sibiricum* (рис. 1б). Их активность увеличивается почти на всех глубинах. Умеренно активные виды также увеличивают активность в пределах занимаемых глубин, но для некоторых видов, например, *Potamogeton perfoliatus* (рис. 1в) и *Chara aspera*, характерно ее увеличение лишь в определенном диапазоне, главным образом, на мелководьях и на затопленной прибрежной полосе.

Вторую малочисленную группу представляют виды, положительно реагирующие на повышение уровня воды (пять видов). Среди них к активным относятся *Elodea canadensis* и *Nuphar lutea*, умеренно активным – *Potamogeton lucens* и *Fontinalis antipyretica*, малоактивным – *Caulinia tenuissima*. Тенденцию к более широкому распространению в диапазоне глубин и увеличению активности при повышении уровня показывает *Potamogeton lucens* (рис. 1г). Он тяготеет к максимальным глубинам, однако может встречаться и на затопленной прибрежной полосе. Другие виды в периоды с высоким уровнем воды увеличивают активность в определенном диапазоне глубин. При этом *Fontinalis antipyretica* и *Elodea canadensis* расширяют местообитания, продвигаясь в глубину, а *Nuphar lutea* (рис. 1д), напротив, сокращает их, предпочитая средний диапазон глубин.

В третью довольно многочисленную группу входят девять видов, индифферентно относящиеся к изменению уровня воды. Это малоактивные *Butomus umbellatus*, *Callitriche hermaphroditica*, *Elatine hydropiper*, *Eleocharis acicularis*, *Nymphaea candidae*, *Persicaria amphibia*, *Sagittaria sagittifolia* и *Sparganium emersum* и умеренно активный *Nitellopsis obtusa*. Для них характерно отсутствие смены местообитаний и незначительное изменение активности при колебаниях уровня воды. К стено-топным видам, распространенным на мелководьях, относятся *Butomus umbellatus* (рис. 1е), *Sagit-*

Таблица 1. Индекс активности макрофитов (Ja<sub>1</sub>) на различных глубинах в оз. Большое Миассово

Вид	Глубина, м			
	0–1.0	1.1–2.0	2.1–3.0	>3.0
<i>Alisma gramineum</i> Lej.	$\frac{0.35}{0.50-0}$	–	–	–
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach	$\frac{0.28}{0.41-0}$	$\frac{0.65}{0.91-0}$	$\frac{0.61}{0.58-0.65}$	–
<i>Butomus umbellatus</i> L.	$\frac{0.84}{1.04-0.58}$	$\frac{0.58}{0.29-0.76}$	–	–
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	$\frac{0.41}{0.41-0.41}$	$\frac{0.20}{0-0.28}$	–	–
<i>Caulinia tenuissima</i> (A. Br. ex Magnus) Tzvel.	$\frac{0.35}{0-0.50}$	–	–	–
<i>Chara aspera</i> Willd.	$\frac{1.50}{2.00-0.76}$	$\frac{0.98}{1.22-0.65}$	$\frac{0.46}{0.65-0}$	–
<i>Elatine hydropiper</i> L.	$\frac{0.28}{0.28-0.28}$	–	–	–
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	$\frac{0.28}{0.28-0.28}$	–	–	–
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	$\frac{1.60}{2.14-0.76}$	$\frac{2.23}{2.06-2.38}$	$\frac{1.82}{1.92-1.73}$	$\frac{0.94}{0.57-1.19}$
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	$\frac{1.34}{1.89-0}$	$\frac{1.28}{1.71-0.57}$	$\frac{2.04}{1.66-2.36}$	$\frac{1.21}{0-1.71}$
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	$\frac{1.28}{1.29-1.26}$	$\frac{2.60}{2.77-2.41}$	$\frac{1.92}{2.16-1.63}$	$\frac{0.71}{0.57-0.82}$
<i>Nitella hyalina</i> (D. C.) Ag.	$\frac{0.50}{0.71-0}$	–	–	–
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Lois.) Gr.	$\frac{0.20}{0.28-0}$	$\frac{0.68}{0.96-0}$	$\frac{1.68}{1.82-1.53}$	$\frac{1.50}{0.82-1.96}$
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	$\frac{0.94}{1.32-0}$	$\frac{2.26}{2.45-2.06}$	$\frac{2.69}{2.10-3.17}$	$\frac{0.03}{0.57-0}$
<i>Nymphaea candidae</i> J. et C. Presl.	$\frac{0.41}{0.57-0}$	$\frac{0.54}{0.50-0.57}$	$\frac{0.35}{0.28-0.41}$	–
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Grey	$\frac{0.50}{0.28-0.65}$	$\frac{0.57}{0.57-0.57}$	$\frac{0.35}{0.41-0.28}$	–
<i>Potamogeton compressus</i> L.	$\frac{0.57}{0.71-0.41}$	$\frac{1.24}{1.56-0.82}$	$\frac{1.12}{1.32-0.87}$	$\frac{0.20}{0.28-0}$
<i>P. lucens</i> L.	$\frac{1.46}{1.63-1.26}$	$\frac{1.87}{1.87-1.87}$	$\frac{1.84}{1.66-1.96}$	$\frac{1.55}{0-2.20}$
<i>P. natans</i> L.	$\frac{0.73}{1.04-0}$	$\frac{0.65}{0.28-0.87}$	$\frac{0.20}{0.28-0}$	–
<i>P. perfoliatus</i> L.	$\frac{1.82}{2.20-1.35}$	$\frac{1.0}{0.28-1.39}$	$\frac{0.46}{0.28-0.57}$	$\frac{0.28}{0-0.41}$

Таблица 1. Окончание

Вид	Глубина, м			
	0–1.0	1.1–2.0	2.1–3.0	>3.0
<i>P. pusillus</i> L.	$\frac{0.28}{0.41-0}$	—	—	—
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	$\frac{0.89}{1.15-0.50}$	$\frac{0.62}{0.41-0.76}$	—	—
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	$\frac{0.62}{0.87-0}$	$\frac{0.57}{0-0.82}$	—	—
<i>Stratiotes aloides</i> L.	$\frac{1.68}{2.38-0}$	$\frac{2.09}{2.16-2.02}$	$\frac{2.38}{3.09-1.32}$	$\frac{1.06}{0.82-1.26}$

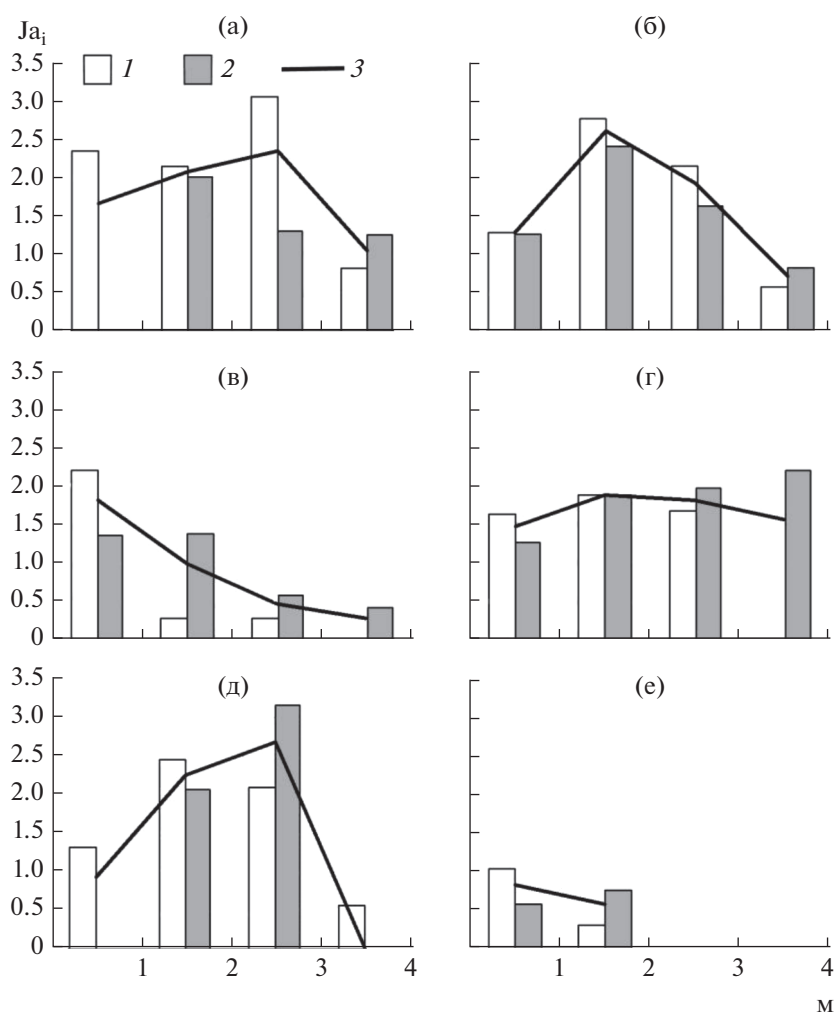
Примечание. Над чертой — среднее значение  $J_{a_i}$  за весь период наблюдений, под чертой —  $J_{a_i}$  в периоды с самым низким уровнем воды и с самым высоким; “—” — отсутствие вида на данных глубинах.

*taria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, гигрогелофит *Eleocharis acicularis*, *Callitriche hermaphroditica* и *Elatine hydropiper*. Эвритоппные *Nymphaea candidae* и *Persicaria amphibia* приурочены к глубинам  $\leq 3.0$  м. В маловодные годы *Nitellopsis obtusa* встречается во всех местообитаниях, проявляя максимальную умеренную активность на глубине 2.0–3.0 м. При повышении уровня воды вид сокращает местообитания и произрастает только на глубине 2.0–4.0 м, сохраняя умеренную активность.

Большинство работ по различным аспектам активности посвящено наземным растительным сообществам. Динамика растительности водоемов в зависимости от уровня воды рассматривается, в основном, в аспекте изменения площадей, занятых различными фитоценозами. В нашей работе использован оригинальный подход к выявлению динамики отдельных видов макрофитов в зависимости от уровня воды путем оценки их активности. Исходя из литературных данных, видовая структура водных фитоценозов связана с факторами среды, зависящими от природно-климатических особенностей регионов. Сюда входят, например, состав доминантов, комплекс активных видов, соотношение экологических групп по отношению к фактору увлажнения и жизненных форм. Настоящее исследование предлагает инструмент, позволяющий на основе многолетних данных выявить комплекс фитоценотически значимых видов, наиболее чувствительных к рассматриваемому фактору. Для конкретных условий южноуральского предгорного водоема установлено, что некоторые виды, выступающие в роли доминантов и субдоминантов, при минимальном и максимальном уровнях воды могут изменять категорию активности и, следовательно, фитоценотическую значимость. Среди активных видов ее повышают *Stratiotes aloides* (при обмелении) и *Nuphar lutea* (при повышении уровня), переходя в высокоактивные ( $J_{a_i} > 3.0$ ) на глубине

2.1–3.0 м. У *Stratiotes aloides* это происходит, главным образом, за счет увеличения проективного покрытия и в меньшей степени встречаемости. Среднее проективное покрытие увеличивается от 8.8% во влажные годы, до 35.3% в сухие годы, встречаемость увеличивается с 20.0 до 26.7% соответственно. *Nuphar lutea* повышает фитоценотическую значимость преимущественно за счет встречаемости с 8.3% в сухие года до 18.3% во влажные, при этом среднее проективное покрытие снижается с 53.0 до 44.1% соответственно. Из умеренно активных два вида повышают фитоценотическую значимость: *Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens*. Первый из них при обмелении переходит в категорию активных на глубинах до 1.0 м, увеличивая встречаемость с 15.0 до 20.0% и среднее проективное покрытие с 12.2 до 24.2% в сухие годы по сравнению с влажными. *Potamogeton lucens* переходит в категорию активных при повышении уровня воды на глубине  $>3.1$  м, где в сухие годы отсутствует, при этом его встречаемость 16.7%, среднее проективное покрытие 29.0%. У остальных видов смены фитоценотической роли не происходит, их активность может изменяться в пределах одной категории. Из малоактивных стенотопных видов следует отметить появляющиеся только в отдельные годы с низким уровнем воды *Alisma gramineum*, *Nitella hyalina* и *Potamogeton pusillus* и с высоким уровнем — *Caulinia tenuissima*. Динамику их активности в периоды с минимальным или максимальным уровнем воды сложно объяснить вследствие недостаточности данных. Кроме того, известно, что изменение уровня воды природного генезиса связано с динамикой трофики, минерализации, прозрачности, pH воды и других физико-химических показателей. Следовательно, для этих видов ведущим может быть другой фактор.

**Выводы.** Большинство макрофитов оз. Большое Миассово относятся к малоактивным видам.



**Рис. 1.** Активность некоторых видов макрофитов оз. Большое Миассово в градиенте глубины: а – *Stratiotes aloides*, б – *Myriophyllum sibiricum*, в – *Potamogeton perfoliatus*, г – *P. lucens*, д – *Nuphar lutea*, е – *Butomus umbellatus*. 1 –  $Ja_i$  в периоды с низким уровнем воды, 2 – с высоким, 3 – средний  $Ja_i$  за весь период наблюдений.

Умеренно активные и активные виды, представленные меньшим количеством, выступают в роли доминантов и субдоминантов и фитоценоотически значимы. По реакции на изменение уровня воды исследованные макрофиты можно разделить на три группы: положительно реагирующие на его понижение (10 видов), положительно реагирующие на его повышение (пять видов) и индифферентные (девять видов). Наиболее отчетливо выражено повышение активности и фитоценоотической значимости в периоды с низким уровнем воды у активного *Stratiotes aloides* и умеренно активного *Potamogeton perfoliatus*, с высоким уровнем – у активного *Nuphar lutea* и умеренно активного *Potamogeton lucens*. Повышение активности этих видов может происходить за счет увеличения как проективного покрытия, так и встречаемости, или за счет того и другого, и иногда выражается в заметном увеличении занимае-

мых площадей. С колебанием уровня воды тесно связаны изменения многих физико-химических и гидробиологических факторов, влияющих на жизнедеятельность озерных макрофитов, динамика показателя их активности в определенной степени отражает эту взаимосвязь.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119101490003-1.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Ленинград: Наука.  
 Дидух Я.П. 1982. Проблемы активности видов растений // Бот. журн. Т. 67. № 7. С. 925.  
 Налимова Н.В. 2006. Оценка внутриландшафтной активности популяций растений // Поливариант-

- ность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т. С. 118.
- Работнов Т.А. 1985. О типах стратегий растений // Экология. Т. 3. № 3. С. 3.
- Савинов А.Б., Никитин Ю.Д. 2017. Развитие представлений об активности растений, ее экологической роли и способах оценки в экосистемах // Принципы экологии. № 3. С. 20.  
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2017.6224>
- Тетерюк Б.Ю., Князева Е.В., Тетерюк Л.В., Панков А.А. 2021. Флора малых водохранилищ Европейского северо-востока России // Биология внутр. вод. № 1. С. 23.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221010137>
- Чепинога В.В., Росбах С.А. 2008. Активность различных видов водной флоры Иркутско-Черемховской равнины // География и природные ресурсы. № 1. С. 97.
- Экология озера Большое Миассово. 2000. Миасс: ИГЗ УрО РАН.
- Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Ленинград: Наука.
- Casanova M.T., Brock M.A. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? // Plant Ecol. V. 147. № 2. P. 237.
- Coops H., Beklioglu M., Crisman T.L. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – Workshop conclusions // Hydrobiologia. V. 506. № 1. P. 23.
- Geest G.J.V., Wolters H., Roozen F.C.J.M. et al. 2005. Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes // Hydrobiologia. V. 539 № 1. P. 239.
- Grime J.P., Pierce S. 2012. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Chichester: Wiley-Blackwell.
- Valk A.G.V.D., Volin J.C., Wetzel P.R. 2015. Predicted changes in interannual water-level fluctuations due to climate change and its implications for the vegetation of the Florida Everglades // Environ. Man. V. 55. № 4. P. 799.
- Veisberg E.I. 2015. Species composition and morpho-ecological groups of aquatic macrophytes in foothill lakes on the eastern slope of the Southern Urals (Chelyabinsk region, Russia) // Check List. V. 11. № 2. P. 1617.
- Zhao D., Jiang H., Cai Y. et al. 2012. Artificial Regulation of Water Level and Its Effect on Aquatic Macrophyte Distribution in Taihu Lake // PLoS ONE V. 7. № 9: e44836.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044836>

## The Response of Macrophytes to Periodic Changes in Water Level from Lake Bolshoe Miassovo, South Ural

E. I. Veisberg<sup>1</sup>, \* and N. A. Isakova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ilmeny State Reserve, South Ural Scientific Center Mineralogy and Environmental Geology, the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Miass, Russia

\*e-mail: [veisberg@mineralogy.ru](mailto:veisberg@mineralogy.ru)

Phytocenotic activity of 24 common macrophytes species was investigated in periods with minimum and maximum water levels in the foothill lake Bolshoye Miassovo. According to the average indicators of activity in point of view of the status approach, 14 species was attributed to inactive, 10 – to moderately active and active. According to dynamics of this indicator, all species was divided into groups: positively responding to a decrease in the water level (10 species), positively responding to its increase (5) and indifferent (9). It was established, that 4 species change the category of activity. Among active, *Stratiotes aloides* (at low water level) and *Nuphar lutea* (at high level) become highly active. Among moderately active, *P. perfoliatum* (at low water level) and *P. lucens* (at high level) become active. It is assumed, that dynamics of macrophytes activity indicator reflects the relationship between changes in the water level and physicochemical and hydrobiological factors affecting the vital activity of aquatic macrophytes.

**Keywords:** phytocenotic species activity, water macrophytes, occurrence and projective coverage, long-term fluctuations in the water level, foothill lakes