

ЦЕНОКОМПЛЕКС И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *Hydrilla verticillata* (L. f.) ROYLE (Hydrocharitaceae) В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

© 2019 г. А. Н. Ефремов^{1, *}, Б. Ф. Свириденко², Я. В. Болотова³, Ц. Тома⁴, Ю. А. Мурашко²

¹Омский государственный педагогический университет, Россия 644009 Омск, набережная Тухачевского, д. 14

²Сургутский государственный университет, Россия 628412 Тюменская обл., Сургут,
Ханты-Мансийский автономный округ — Югра, ул. Энергетиков, д. 22

³Амурский филиал Ботанического сада-института Дальневосточное отделение
Российской академии наук, Россия 675000 Благовещенск, Игнатьевское шоссе, 2-й км

⁴Университет им. Казимира Великого, Польша 85-064 Быдгощ, ул. Я.К. Хадкевич, д. 30

*e-mail: stratiotes@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.03.2017 г.

После доработки 26.06.2017 г.

Принята к публикации 24.07.2017 г.

Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle — гидатофит с дизъюнктивным семикосмополитным ареалом, играющий существенную роль в функционировании водных экосистем. В состав ценокомплекса Северной Евразии входят 19 ассоциаций, относящихся к 17 формациям пресноводной макрофитной растительности. В группировках с участием *H. verticillata* отмечен 91 вид гидромакрофитов. Наиболее широкий географический ареал имеют ассоциации *Hydrilla verticillata* (Северная Евразия) и *Nymphaea candida* — *Ceratophyllum demersum* + *Hydrilla verticillata* (Восточная Европа, Западная и Средняя Сибирь). Приведены пределы толерантности *H. verticillata* по отношению к основным абиотическим факторам: тип грунта, скорость течения, трофность, сапробность, аллювиальность, содержание в водной среде основных ионов растворенных солей и растворимых форм тяжелых металлов. В экологическом плане *H. verticillata* следует рассматривать как пресноводный алкалофильный олиго-мезотрофный олиго-β-мезосапробный мезоаллювиальный псаммопелофит.

Ключевые слова: *Hydrilla verticillata*, Hydrocharitaceae, Северная Евразия, ценокомплекс, экология, толерантность

DOI: 10.1134/S0320965219010066

ВВЕДЕНИЕ

Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle — облигатный гидатофит, который играет существенную роль в функционировании водных экосистем Северной Евразии, нередко выступая в качестве доминанта или содоминанта фитоценозов [6, 7, 12, 15, 25]. Высокая экологическая пластичность позволяет *H. verticillata* произрастать в различных типах водных объектов [12, 15, 19, 22, 27, 29], однако пределы толерантности к основным абиотическим факторам на северной границе ареала не изучены. Отмечено, что моноэичный биотип *H. verticillata* более адаптирован к регионам с умеренными температурами и относительно коротким вегетационным сезоном [24, 31].

Цель работы — исследование состава ценокомплекса и экологических особенностей *Hydrilla verticillata* в местообитаниях Северной Евразии: выявление растительных сообществ с участием *H. verticillata*, оценка ценокомплекса данного ви-

да и определение пределов его толерантности к основным абиотическим факторам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования выполнены в 2008–2016 гг. в нескольких районах евроазиатской части ареала *H. verticillata*: Восточная Европа (ВЕ, Варминско-Мазурское и Мазовецкое воеводства, Польша, Саратовская обл., Россия), Западная Сибирь (ЗС, Омская, Кемеровская, Новосибирская области, Россия и Северо-Казахстанская, Восточно-Казахстанская области, Казахстан), Средняя Сибирь (СС, Иркутская обл., Россия, часть информации получена из опубликованных источников [15]) и Дальний Восток (ДВ, Хабаровский и Приморский края, Амурская обл., Россия и провинция Хэйлунцзян, Китай) (рис. 1). Всего исследовано 55 водных объектов (18 лентических и 37 лимнических).

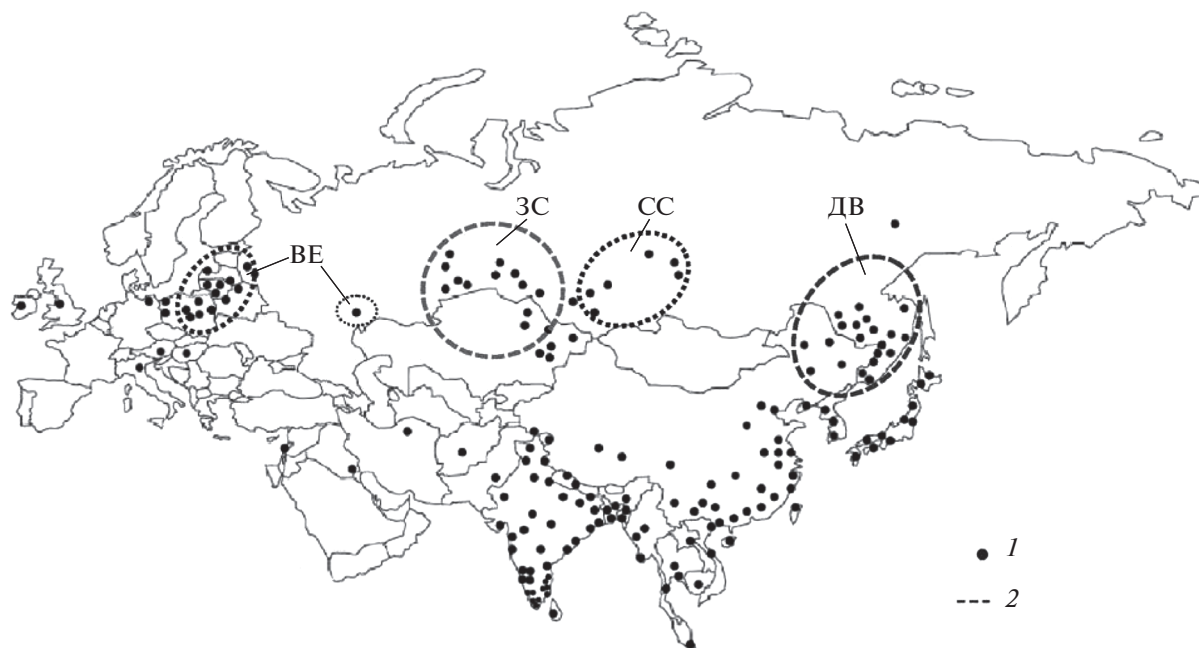


Рис. 1. Местонахождения *H. verticillata* в Евразии и исследованные участки ареала: 1 — основные местонахождения в Евразии, 2 — районы работ (обозначения см. в тексте).

Геоботанические описания растительных группировок с участием *H. verticillata* выполнены с использованием стандартных методов [5]. В исследованных ценозах составляли список видов, отмечали частное (ПП) и общее проективное покрытие (ОПП), ярусное строение. Проводили измерение глубины водного объекта, определение типа грунта, скорости течения, в ряде случаев отбирали пробы воды для гидрохимического анализа. Константность ассектаторных видов (КА) оценивали по пятибалльной шкале [12]. Для оценки трофности и сапробности водных объектов использовали индивидуальные валентности [2, 13]. Всего выполнено 78 геоботанических описаний. Классификация растительных группировок проведена в соответствии с доминантно-эдификаторным подходом [1], объем синтаксонов принят согласно эколого-морфологической классификации водной макрофитной растительности [12]. Для оценки сходства выделенных ассоциаций (асс.) использовали такие показатели как: видовой состав, общее и среднее число видов в асс., число ярусов, размер группировки, среднее ОПП, географический район, тип грунта, глубина, сходство флористического состава (коэффициент Серенсена—Чекановского, K_{SC}).

Латинские названия видов сосудистых гидрофитов приведены согласно работе С.К. Черепанова [16], названия макроскопических водорослей — по Определителю пресноводных водорослей СССР [11], название синтаксонов даны без указания авторов со ссылкой на литературный источник.

В пробах воды определяли следующие физико-химические показатели: цветность, значение водородного показателя (рН), щелочность, катионный и анионный составы, концентрация тяжелых металлов (Fe, Pb, Ni, Zn, Cd, Cr, Cu, Mn). Гидрохимический анализ выполнен по стандартным методикам [17], цветность определяли фотометрическим методом [3], водородный показатель — потенциометрическим [8]. Исследование ионного состава растворенных солей выполнено методом высокоэффективной жидкостной ионной хроматографии [10], содержание тяжелых металлов — методом атомно-абсорбционной спектроскопии [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ценокомплекс и экология сообществ. Состав ценокомплекса *H. verticillata* на севере Евразии установлен преимущественно на основании материалов, полученных авторами при выполнении полевых исследований и ранее опубликованных работ [4, 6, 7, 15, 21, 23, 26]. В него входят ценозы, которые относятся к 19 ассоциациям, 17 формациям, 12 группам формаций и 3 классам одного подтипа пресноводной макрофитной растительности. Классификация сообществ с участием *H. verticillata* приведена ниже, основные характеристики ассоциаций даны в табл. 1.

Таблица 1. Характеристика ассоциаций с участием *Nydra verticillata* в Северной Евразии

Номер ассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Число описаний	3	4	8	14	4	4	3	4	4	3	1	3	3	3	4	31	8	6	3
Средняя площадь описания, м ²	450	220	180	220	240	120	80	Т180	180	50	180	350	180	160	260	180	140	30	65
Среднее ОПП, %	60–70	80–85	70–80	80–100	45–55	70–80	45–50	60–70	70–75	50–60	60–80	60–80	50–60	60	60–70	60–100	90–100	90–100	40–50
Общее число ярусов	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1
Среднее число видов	4 ± 2	3 ± 2	7 ± 3	5 ± 3	7 ± 4	6 ± 2	9 ± 4	11 ± 4	5 ± 2	2 ± 1	6	3 ± 1	6 ± 2	6 ± 4	4 ± 2	6 ± 4	11 ± 4	5 ± 3	5 ± 3
Число видов	8	5	20	20	10	9	14	17	10	6	6	6	11	15	7	28	17	12	7
Фитогенотип	СбД	А	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	СбД	Д	СбД	СбД	А
Глубина, м	0,1–1,8	0,2–1,0	0,2–1,5	0,2–2,8	0,5–1,3	0,2–1,5	0,1–1,5	0,1–1,5	0,3–1,3	0,2–0,7	1,0–2,0	0,2–1,2	0,5–1,8	0,2–1,5	0,1–1,0	0,5–3,2	0,2–1,5	0,5–1,0	0,1–0,5
Грунт	ИП	ИП	ИГ, ИП	ИО, ИП	П, ИП	ИП, ИО	ИП, ИО	П, ИП	ИП, ИО	ИП	ИО	ИП	ИП, ДТ	ИП	П	ИГ, ИО, ИП, П, К	ИГ, ИО	ИП, ИГ	ИП, ПГ
<i>Chara braunii</i>	.	.	1 ¹	.	1 ¹	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Chara fragilis</i>	.	.	1 ^{1–II}	.	1 ¹	.	.	1 ¹	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Cladophora glomerata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Cladophora rivularis</i>	.	.	1 ¹	.	.	1 ¹	.	.	1 ¹	.	.	.	.	1 ¹	1–5 ¹	.	1 ¹	.	.
<i>Cladophora</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	1 ¹	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.
<i>Hydrodictyon reticulatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nitella flexilis</i>	.	.	1 ¹	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spirogyra crassa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	1 ¹	.	.
<i>Spirogyra maxima</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.
<i>Spirogyra</i> sp.	.	.	1 ¹	.	.	.	1 ¹	1 ¹	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	1 ¹
<i>Spirogyra varians</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Vaucheria sessilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Riccia fluitans</i>	.	.	1 ¹	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Alisma orientale</i>	.	20–30	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.	.	.
<i>Batrachium trichophyllum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^{1–II}	.	.
<i>Caldesia reniformis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Callitriche hernandrodica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.
<i>Callitriche palustris</i>	.	.	.	.	1 ¹	.	.	1 ¹	.	.	.	.	.	1 ¹	.	.	.	.	45

Таблица 1. Продолжение

Номер ассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Caulinia japonica</i>	.	.	.	.	1-5 ^{I-II}	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ceratophyllum demersum</i>	20	.	10-15 ^{III}	10-15	20	1-5 ^{II}	1-5 ^{I-II}	1-5 ^{II}	.	1 ^{I-II}	5-10	.	5-10 ^{II}	1 ^I	.	5-10 ^{III-IV}	.	70-80	35
<i>Ceratophyllum oryzetorum</i>	.	20-30	.	.	.	.	.	.	30-35	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ceratophyllum submersum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^{I-II}	.	.
<i>Eleocharis acicularis</i>	.	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Elodea canadensis</i>	.	.	20 ^{II}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	15-20	.	.
<i>Hydrilla verticillata</i>	20-25	10-15 ^{II}	30-40	30-40	20-25	30-35	15	40-45	10-15	45-50	10-30	55-65	60	55-60	15-20	70-80	15-25	25-50	10-15 ^{II}
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	.	.	5-10 ^{III}	1 ^I	.	.	.	.	20-25	.	.	.	.	.	.	.	30-45	.	.
<i>Lemna minor</i>	.	.	5-10 ^{II}	.	.	.	.	.	1 ^{II-III}	30-35	.	.	.	.	.	1 ^I	1 ^I	2-5 ^{I-II}	.
<i>Lemna trisulca</i>	.	.	5-10 ^{II}	.	.	.	1 ^I	.	1 ^{II-III}	.	.	.	1 ^I	.	.	1-5 ^{I-II}	1 ^{I-II}	2-5 ^{I-II}	.
<i>Myriophyllum sibiricum</i>	.	.	.	.	.	.	1-5 ^{I-II}	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	.
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5 ^{III-IV}	1 ^I	.	.
<i>Najas major</i>	.	.	.	.	1-5 ^{I-II}	.	.	10-15 ^{II-III}	.	.	.	.	1 ^I	.	.	1 ^{II}	.	.	.
<i>Nelumbo komarovii</i>	50-60	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nuphar lutea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^{II}	.	.	.
<i>Nuphar pumila</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^{II}	1 ^{II}	.	.	.
<i>Nymphaea candida</i>	.	.	.	40	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nymphaea tetragona</i>	.	.	.	.	1 ^I	1 ^I	1 ^I	.	.	.	.	5 ^{I-II-III}	.	1 ^I	.	1 ^I	.	.	.
<i>Nymphoides peltata</i>	.	.	20-30	.	.	.	.	.	5-10 ^{II}	.	10-20	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton australis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton alpinus</i>	.	.	.	1 ^{I-II}	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton bercholdii</i>	.	.	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Potamogeton compressus</i>	.	.	.	1 ^{I-II}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^{II}	1 ^I	.	.
<i>Potamogeton crispus</i>	.	.	1 ^{I-II}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton friesii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.
<i>Potamogeton lucens</i>	.	.	1 ^{I-II}	.	.	.	.	.	.	.	1-5	.	.	.	.	1 ^{II}	.	.	.

Таблица 1. Окончание

Номер ассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Potamogeton maackianus</i>	.	.	.	.	5–10 ^{I–II}	.	.	1 ^I	.	1 ^{I–II}	.	1–5 ^{II–III}	5–10 ^{II}	5–10 ^{II}	.	5–10 ^{II}	.	.	.
<i>Potamogeton manschuriensis</i>	5 ^{II–III}	.	.	.	.	20–25	.	.	.	.	.	.	.	1 ^I	60–70	.	.	.	5 ^{II}
<i>Potamogeton octandrus</i>	.	.	.	.	.	.	20	40–50	.	.	.	.	1 ^I	.	.	1 ^{II}	.	.	.
<i>Potamogeton pectinatus</i>	.	.	10–15 ^{III}	1 ^{I–II}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1–5 ^{II}	1 ^I	.	.
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	.	.	5 ^I	1 ^I	.	.	1 ^{I–II}	.	1 ^{II}	.	1–5	.	.	.	.	5–10 ^{III–IV}	.	.	.
<i>Sagittaria natans</i>	.	.	.	.	30	40–45	40	5–10 ^{I–III}	.	.	.	1 ^I	.	1 ^I	.	.	.	.	.
<i>Salvinia natans</i>	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	25–30	.	.	.	.	.
<i>Scirpus tabernaemontani</i>	.	5–10 ^I	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spartanium emersum</i>	.	25 ^I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	.	.	5–10 ^I	.	.	.	1 ^{I–II}	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.
<i>Stratiotes aloides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20–40	.	.
<i>Trapa japonica</i>	.	.	.	.	.	.	.	1–5 ^I	.	.	.	.	20–25	1–5 ^{II}	1 ^I	5–10 ^{II}	.	.	.
<i>Trapa maximowiczii</i>	.	.	.	.	.	1–5 ^I	.	.	.	.	.	20–25	.	.	.	.	.	.	.
<i>Trapa natans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20–40	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Trapa pseudoincisa</i>	1–5 ^{II–III}	.	.	.	.	.	1 ^I	1 ^I	.	.	.	.	.	.	1 ^{II}	.	.	.	.
<i>Trapa sibirica</i>	.	.	.	5–10 ^{III}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Trapa sinensis</i>	1 ^{I–II}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^I	1–5 ^I	.	.	.	.
<i>Typha angustifolia</i>	.	.	.	1 ^I	.	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.	1 ^I	.	.	.	.	.
<i>Typha latifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5 ^I	.	1 ^I	.	.	.	.	.
<i>Utricularia macrorhiza</i>	.	.	.	.	1 ^I	1–5 ^{II}	.	.	.	1 ^{I–II}	.	.	1 ^{II}	1–5 ^{II}	.	1 ^{II}	.	.	1 ^{II}
<i>Utricularia vulgaris</i>	.	.	1 ^{II}	1 ^{I–II}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 ^{II}	.	2–5 ^{I–II}	.

Примечание. Номера ассоциаций соответствуют нумерации принятой по тексту; виды, с КА < 1 в таблицу не включены. Число описаний соответствует сумме авторских и заимствованных. Римские цифры показывают величину проективного покрытия, арабские – константность ассектатора (значения указаны только для видов, выполнявших функцию ассектатора в сообществе, в иных случаях константность вида IV, V). Основные обозначения: Тип грунта: ДП – детрит, ИО – ил органический, ИГ – илисто-глинистый, ИП – илисто-песчаный, П – песчаный ПГ – почвогрунт, К – каменный, СБД – субдоминант, СоД – содоминант, А – ассектатор.

1. Класс *Helophytetosa* — гелофитные формации

1. Группа формаций эпигеогенно-корневищных розеточных травянистых цветковых гелофитов.

1. Формация *Nelumbeta komarovii*.

Асс. 1. *Nelumbo komarovii* — *Hydrilla verticillata* + *Ceratophyllum oryzetorum*. Основной ярус образован *N. komarovii* (ПП 50–60%), в ярусе гидатофитов преобладают *H. verticillata* и *C. oryzetorum* (ПП 20–25%). Фитоценозы отмечены в озерах долины Нижнего Амура (ДВ).

2. Формация *Alismateta orientatae* (надводной формы).

Асс. 2. *Alisma orientale* + *Sparganium emersum* — *Ceratophyllum oryzetorum*. В ярусе гелофитов доминируют *A. orientale* (ПП 30–35%) и *S. emersum* (ПП 20–25%), в ярусе гидатофитов — *C. oryzetorum* (ПП 25–30%).

Группировки формируются на мелководных участках проток и озер долины Среднего Амура (ДВ).

2. Класс *Pleustophytetosa* — плейстофитные формации

2. Группа формаций эпигеогенно-корневищных розеточных травянистых цветковых плейстофитов.

3. Формация *Nymphoideta peltatae*.

Асс. 3. *Nymphoides peltata* — *Hydrilla verticillata* (*Nymphoidetum peltatae*). Верхний ярус образован *N. peltata* (ПП 20–30%), в нижнем ярусе доминирует *H. verticillata* (ПП 30–40%). Фитоценозы встречаются в протоках, озерах и водохранилищах в долинах рр. Тара, Иртыш, Обь (ЗС).

Вариант асс. 3.1 *Nymphoides peltata* — *Hydrilla verticillata* + *Elodea canadensis* встречается в долине р. Иртыш, где ПП инвазионного вида *E. canadensis* достигает 20–30%.

4. Формация *Nymphaeeta candidae*.

Асс. 4. *Nymphaea candida* — *Ceratophyllum demersum* + *Hydrilla verticillata* (*Nymphaeetum candidae*). В основном ярусе доминирует *N. candida* — ПП 51–100% при участии *Trapa sibirica* (в Прибайкалье до 5%, КА III [15]), в ярусе гидатофитов — *H. verticillata* и *C. demersum* (ПП 2–50%, КА III–IV). Ценозы известны в ВЕ (Мазурское Поозерье), ЗС (бассейны рек Иртыш, Обь), СС (бассейны рек Бирюса, Ока, Селенга).

3. Группа формаций стolonно-клубневых розеточных травянистых цветковых плейстофитов.

5. Субформация *Sagittarieta natantis* (надводной формы).

Асс. 5. *Sagittaria natans* — *Hydrilla verticillata* + *Ceratophyllum demersum*. В основном ярусе доминирует *S. natans* (ПП 30%), в ярусе гидатофитов — *H. verticillata* и *C. demersum* (ПП 20–30%). Встречаются в старичных озерах долины Среднего Амура (ДВ).

Асс. 6. *Sagittaria natans* — *Hydrilla verticillata* + *Potamogeton maackianus*. В основном ярусе до-

минирует *S. natans* (ПП 40–45%), в ярусе гидатофитов — *H. verticillata* (ПП 30–35%) и *P. maackianus* (ПП 20%). Фитоценозы приурочены к озерам и протокам долины Среднего Амура (ДВ).

Асс. 7. *Sagittaria natans* + *Potamogeton octandrus* — *Hydrilla verticillata*. Верхний ярус образован *S. natans* (ПП 40%) и *P. octandrus* (ПП 20%), ярус гидатофитов — *H. verticillata* (ПП 15–20%). Ценозы отмечены в водоемах долины Среднего Амура (ДВ).

4. Группа формаций стolonных длиннопобеговых травянистых цветковых плейстофитов.

6. Формация *Potamogetoneta octandri*.

Асс. 8. *Potamogeton octandrus* — *Hydrilla verticillata*. В основном ярусе доминирует *P. octandrus* (ПП 40–45%), в ярусе гидатофитов — *H. verticillata* (ПП 35–40%). Группировки отмечены в мелких водоемах долины Среднего и Нижнего Амура (ДВ).

5. Группа формаций турионовых (укореняющихся) розеточных травянистых цветковых плейстофитов.

7. Формация *Hydrocharieta morsus-ranae*.

Асс. 9. *Hydrocharis morsus-ranae* — *Ceratophyllum oryzetorum* + *Hydrilla verticillata*. В основном ярусе доминирует *H. morsus-ranae* (ПП 20–25%), в ярусе гидатофитов — *C. oryzetorum* (ПП 30–35%) и *H. verticillata* (ПП 10–15%). Группировки встречаются в озерах, протоках и водохранилищах в долине р. Иртыш (ЗС).

6. Группа формаций листцевых турионовых (свободноплавающих) цветковых плейстофитов.

8. Формация *Lemneta minoris*.

Асс. 10. *Lemna minor* — *Hydrilla verticillata*. В верхнем ярусе доминирует *L. minor* с ПП 30–35%, в нижнем ярусе — *H. verticillata* с ПП 40–45%. Группировки формируются в долинных водоемах Среднего и Нижнего Амура (ДВ).

7. Группа формаций однолетних розеточных укореняющихся травянистых цветковых плейстофитов.

9. Формация *Trapeta natantis*.

Асс. 11. *Trapa natans* + *Nymphoides peltata* — *Hydrilla verticillata*. В основном ярусе доминирует *T. natans* s. str. (ПП 20–40%), значительное участие *N. peltata* (ПП 10–20%). Ценозы отмечены в неглубоких протоках р. Иртыш (ЗС).

10. Формация *Trapeta maximowiczii*.

Асс. 12. *Trapa maximowiczii* — *Hydrilla verticillata*. В верхнем ярусе доминирует *T. maximowiczii* (ПП 20–30%), в ярусе гидатофитов — *H. verticillata* (ПП 40–50%). Группировки отмечены в водоемах и водотоках долин рек Амур, Зея (ДВ).

11. Формация *Trapeta japonicae*.

Асс. 13. *Trapa japonica* — *Hydrilla verticillata*. Основное участие в формировании яруса плейстофитов принимает *T. japonica* (ПП 20–35%), в некоторых случаях — *Potamogeton octandrus* (ПП 10–15%, КА II). В ярусе гидатофитов доминирует *H. verticillata* (ПП 50–60%). Фитоценозы приурочены к водным объектам долин рр. Амур, Зея

(ДВ), диапазону глубин 0.5–1.8 м, заиленным пескам и грубодетритным илам.

8. Группа формаций однолетних свободноплавающих папоротниковидных плейстофитов.

12. Формация *Salvinia natans*.

Асс. 14. *Salvinia natans* – *Hydrilla verticillata*. В верхнем ярусе доминирует *S. natans* (ПП 30–35%), в нижнем – *H. verticillata* (ПП 25–30%). Фитоценозы формируются на мелководьях озер и проток долины Нижнего Амура (ДВ).

3. Класс *Hydatophytetosa* – гидатофитные формации

9. Группа формаций турионовых (укореняющихся) длиннопобеговых травянистых цветковых гидатофитов.

13. Формация *Potamogetoneta manshuriensis*.

Асс. 15. *Potamogeton manshuriensis* + *Hydrilla verticillata*. Единственный ярус образован *P. manshuriensis* (ПП 60–70%) при участии *H. verticillata* (ПП 15–20%). Фитоценозы отмечены в водоемах долины Нижнего Амура (ДВ).

14. Формация *Hydrilletea verticillatae*.

Асс. 16. *Hydrilla verticillata*. Единственный ярус образован *H. verticillata*, ПП достигает 70–85 (100)%. Фитоценозы развиваются в водных объектах долин рек (озерах, протоках, руслах рек, каналах), плакорных озерах, затопленных карьерах, прудах и канавах. Одна из наиболее распространенных ассоциаций на территории Северной Евразии. Выделено два варианта асс. с малым сходством видового состава ($K_{SC} = 0.17$).

Вариант асс. 16.1. Ассектаторами выступают *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. compressus*, *Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia vulgaris*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea* (КА II, ПП до 5%). Данный вариант встречается на территории в ВЕ (Мазурское Поозерье, Волгоградское водохранилище), ЗС (бассейны рек Яя, Тара, Уй, Иртыш и Обь), СС (бассейны рек Бирюса, Ия).

Вариант асс. 16.2. Присутствуют *Trapa japonica*, *Potamogeton maackianus*, *P. octandrus*, *Lemna trisulca*, *Utricularia macrorhiza*, *Najas major* (КА II–III, ПП 5–10%). Группировки приурочены к средней и нижней частям долин рек Амур, Зея (ДВ).

10. Группа формаций турионовых (укореняющихся) розеточных травянистых цветковых гидатофитов.

15. Формация *Stratioteta aloidis*.

Асс. 17. *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae* + *Hydrilla verticillata* + *Elodea canadensis*. В верхнем подъярусе доминируют *S. aloides* (ПП 20–40%) и *H. morsus-ranae* (ПП 30–45%), в нижнем – *H. verticillata* (ПП 15–25%) и *Elodea canadensis* (ПП 15–20%). Фитоценозы формируются в протоках и озерах бассейна р. Иртыш (ЗС).

11. Группа формаций турионовых (свободноплавающих) длиннопобеговых травянистых цветковых гидатофитов.

16. Формация *Ceratophylleta demersi*.

Асс. 18. *Ceratophyllum demersum* + *Hydrilla verticillata* (*Ceratophylletum demersi*). Доминируют *C. demersum* (ПП 70–80%) и *H. verticillata* (до ПП 26–50%). Сообщества формируются на глубине 0.5–1.0 м на иловато–песчаных и иловато–глинистых грунтах, в озерах, протоках и каналах ВЕ (Мазурское Поозерье), в ЗС (долины рек Обь и Иртыш).

12. Группа формаций однолетних длиннопобеговых укореняющихся гидатофитов.

17. Формация *Callitricheta palustris*.

Асс. 19. *Callitriche palustris* + *Ceratophyllum demersum*. В единственном ярусе доминирует *C. palustris* (ПП 40–45%) при участии *C. demersum* (ПП 30–35%). Фитоценозы приурочены к временным водоемам долины Среднего Амура (ДВ).

Кроме того, изредка *H. verticillata* обнаруживается в качестве ассектатора с небольшим ПП в составе ассоциаций с доминированием *Equisetum fluviatile*, *Batrachium aquatile*, *B. peltatum*, *Callitriche palustris*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *Nuphar pumila*, *Potamogeton crispus*, *P. friesii*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Typha latifolia* (ЗС) [4, 6, 7], *Comarum palustris*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton pusillus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum* (СС) [15], *Brasenia schreberi*, *Potamogeton perfoliatus*, *Sagittaria natans* (ДВ) [15, авторские данные].

Толерантность по отношению к основным факторам среды. Диапазоны толерантности *H. verticillata* к основным абиотическим факторам и их оптимальные значения приведены на рис. 2 и 3.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ценокомплекс и экология сообществ. В составе ценокомплекса *H. verticillata* выявлено 19 ассоциаций, из которых 2 (11%) относятся к классу *Helophytetosa*, 12 (63%) – к классу *Pleustophytetosa*, 5 (26%) – к классу *Hydatophytetosa*.

В растительных группировках с участием *H. verticillata* отмечен 91 вид гидромакрофитов, в том числе 12 видов макророс, 3 вида мхов и печеночников, 76 видов цветковых растений. К константным видам (встречаются в >20% группировок) относятся *Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *P. maackianus*, *P. pectinatus*, *Sagittaria natans*, *Spirodela polyrrhiza*, *Utricularia macrorhiza*, *U. vulgaris*. Этот вид преимущественно – субэдификатор и эдификатор (в 17 ассоциациях, или 89.6%, и в 1 ассоциации, или 5.2% соответственно), реже ассектатор (1 ассоциации, или 5.2%). Нередко вид формирует моноценозы, которые на ДВ могут занимать площадь 500–800 м² (асс. *Hy-*

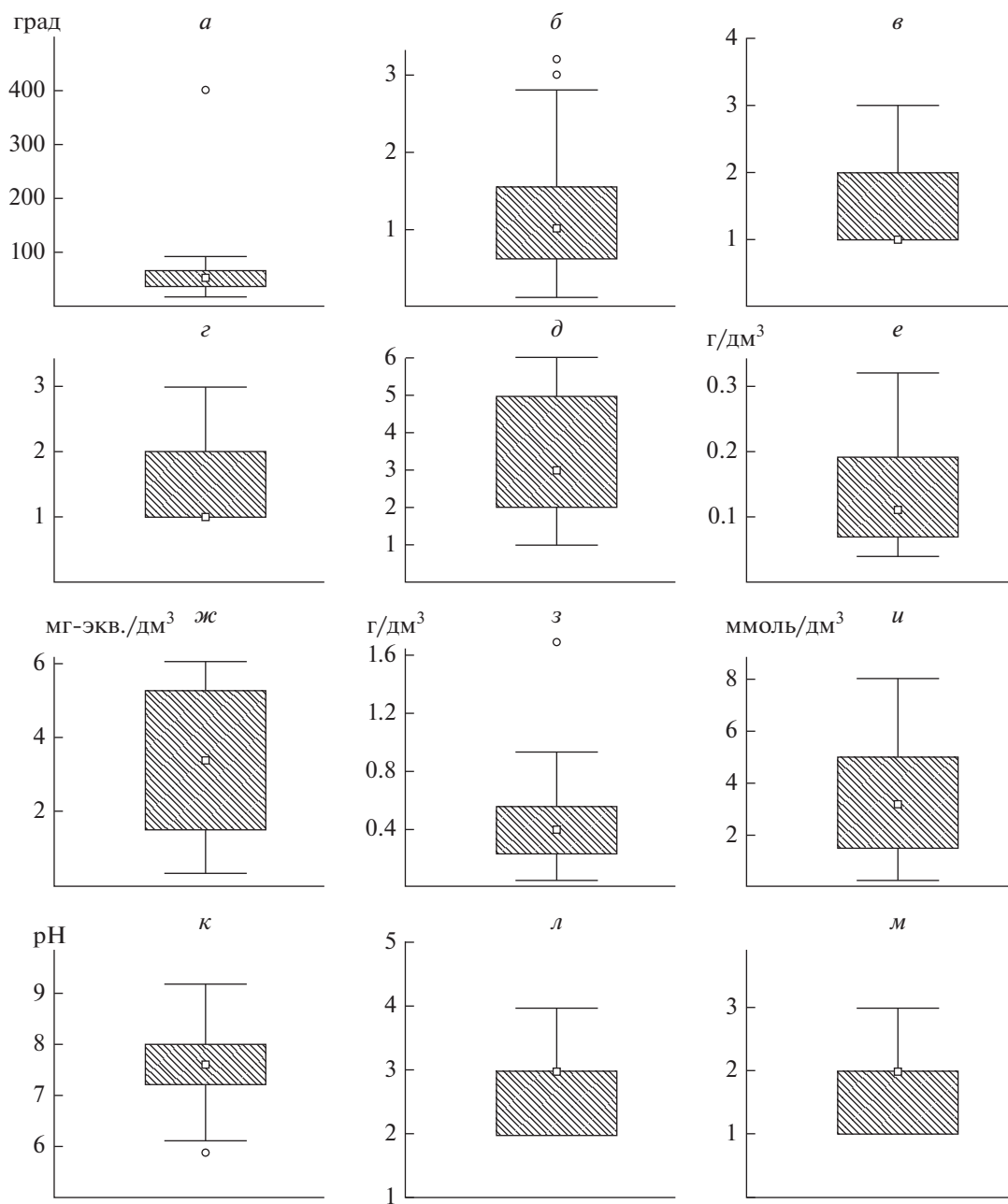


Рис. 2. Диапазоны толерантности *Hydrilla verticillata* к абиотическим факторам: *а* – цветность; *б* – глубина; *в* – группа скорости течения: 1 – 0 м/с; 2 – 0.1–0.2 м/с; 3 – 0.3–0.4 м/с; 4 – >0.5 м/с; *г* – группа аллювиальности: 1 – мезоаллювиальные, 2 – ортоаллювиальные, 3 – гипераллювиальные; *д* – тип грунта: 1 – ил органический, 2 – илесто-глинистый, 3 – илесто-песчаный, 4 – почвогрунт, 5 – песчаный, 6 – каменистый; *е* – соленость; *ж* – общая жесткость; *з* – сумма основных ионов; *и* – общая щелочность; *к* – pH; *л* – группа сапробности: 1 – ксеносапробная, 2 – олигосапробная, 3 – β-мезосапробная, 4 – α-мезосапробная, 5 – полисапробная; *м* – группа трофности: 1 – олиготрофная, 2 – мезотрофная, 3 – евтрофная. Заштрихованные “контуры” показывают 25–75%-ные значения вероятного отклонения, белые “контуры” – размах без выбросов, квадраты соответствуют медиане, окружности – выбросам.

drilla verticillata). Видовая насыщенность группировок сравнительно низкая, в среднем 7 ± 3 вида. Максимальное синтаксономическое разнообразие известно на ДВ (13 ассоциаций) и в ЗС (7). Широкий географический ареал имеют лишь асс. *Nymphaea candida* – *Ceratophyllum demersum* +

+ *Hydrilla verticillata* (BE, ЗС и СС) и асс. *Hydrilla verticillata* (Северная Евразия).

Толерантность по отношению к факторам среды. Для *Н. verticillata* оптимальны мелководные участки в изобатном диапазоне 0.5–1.5 м (максимум 3.2 м) (рис. 2), где фотосинтез происходит

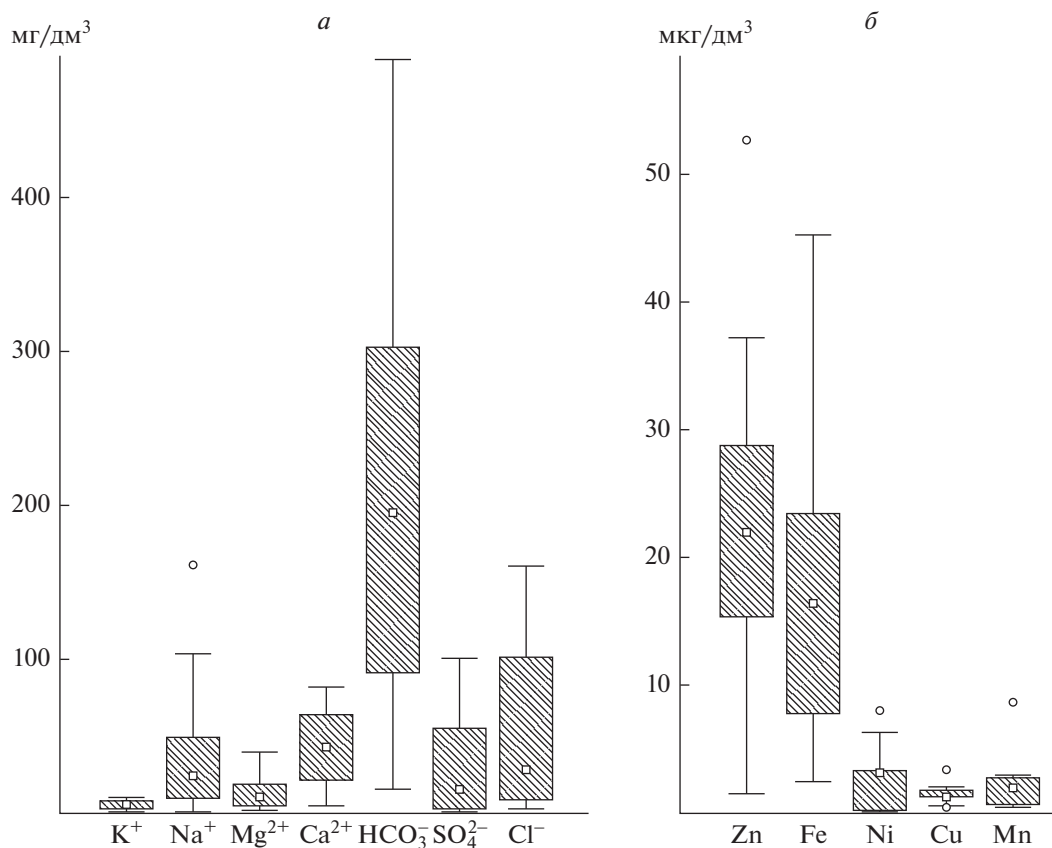


Рис. 3. Диапазоны толерантности *Hydrilla verticillata* к содержанию в водной среде основных ионов растворенных солей (а) и растворенных форм тяжелых металлов (б). Условные обозначения, как на рис. 2.

наиболее эффективно [30]. Изредка вид обнаруживается на глубинах до 7 м [19]. На территории Северной Евразии *Hydrilla* предпочитает старичные озера, мелкие протоки и водохранилища, нередко формирует сообщества в руслах небольших рек, затопленных карьерах и канавах.

H. verticillata плохо реагирует на частые изменения уровня воды и не способна образовывать наземную форму. Относительной устойчивостью к резкому падению уровня обладают турионы, долго сохраняющиеся во влажном грунте.

В исследованных биотопах оптимальная цветность воды для *H. verticillata* 30°–70° по хром–кобальтовой шкале (рис. 2). Однако в малопрозрачных эвтрофных старицах вид можно встретить при цветности до 400°. *H. verticillata* обладает способностью адаптироваться к очень низкой интенсивности света [29], оптимальный диапазон фотосинтетически активной радиации находится в пределах 10–1800 мкмоль/(м² · с) [27, 32].

H. verticillata предпочитает стоячие и слабопроточные воды со скоростью течения до 0.2 м/с, хотя укореняющаяся биоморфа и пластичные длинные побеги, устойчивые к механическим повреждениям, позволяют заселять водотоки со скоростью течения >0.3–0.4 м/с (рис. 2).

В отношении условий аллювиальности и механического состава грунта *H. verticillata* является мезоаллювиальным (мощность аллювия 0.2–2.0 см) псаммопелофилом, тяготеет к илисто–глинистым и илисто–песчаным грунтам (рис. 2). Укореняющиеся побеги с многочисленными столонами позволяют закрепляться даже на относительно подвижных субстратах. В условиях *in situ* биомасса существенно увеличивается в ответ на повышение плодородия грунта [25]. Отмечено, что *H. verticillata* отрицательно реагирует на высокое содержание органических веществ в донных отложениях [18, 27]. Наблюдаемый при этом неблагоприятный эффект может быть связан с характером органического вещества, плотностью и наличием доступных питательных веществ [18]. В Восточной Европе вид предпочитает грунты с содержанием органических веществ ~20–40% [21, 23].

H. verticillata встречается в водоемах с широким эколого-гидрохимическим диапазоном. Это типично пресноводный вид, обитающий в водах с солесностью 0.0–0.7 г/дм³ [27]. В Северной Азии вид обитает в водах, где сумма основных ионов находится в диапазоне 0.2–0.7 г/дм³, жесткость 3.1–5.6 мг-экв./дм³ (мягкие и умеренно жесткие воды), а общая щелочность — 2.48–8.02 ммоль/дм³ (рис. 3), диапазон pH

в экотопах вида на этой части ареала 7.2–8.6 [14]. По составу основных ионов в исследованных экотопах вода имеет преимущественно гидрокарбонатно–кальциевый, гидрокарбонатно–натриевый состав (рис. 3). Диапазоны концентраций растворенных форм тяжелых металлов в водах исследованных биотопов: Fe – 2.50–23.42, Cu – 0.40–3.25, Mn – 0.54–8.70, Ni – 0.15–8.06, Cr – 0.13–0.38, Pb – 0.05–0.31, Zn – 13.83–31.61, Cd – 0.01–0.04 мкг/дм³ (рис. 3).

В отношении активной реакции воды *H. verticillata* – алкалофил, оптимальный диапазон pH в пределах 7.1–8.0, при этом верхняя граница толерантности 9.2, а нижняя – 5.9 (рис. 2). В пределах ареала выявленная экологическая амплитуда по данному фактору еще шире – 4.0–10.5 [27].

По отношению к содержанию биогенных веществ в водах Северной Евразии *H. verticillata* может рассматриваться как олиго-мезотрофный вид (рис. 2), способный существовать как в эвтрофных [19], так и в олиготрофных условиях. Экологическая амплитуда по содержанию в воде общего азота 0.02–5.80 мг/дм³, общего фосфора – 0.01–0.50 мг/дм³ [27]. По степени насыщенности воды разлагающимися органическими веществами *H. verticillata* относится к олиго-β-мезосапробным видам (рис. 2).

Растворенные в воде газы также могут лимитировать рост и развитие. Метаболические приспособления помогают *H. verticillata* преодолеть недостаток растворенного неорганического углерода. Растения способны снижать скорость фотодыхания и накапливать углекислый газ в тканях [28] или использовать бикарбонаты в качестве источника растворенного неорганического углерода [29]. Исследование Т.Н. Кули с соавт. [20] показало, что в аэрированных условиях у *H. verticillata* наблюдается снижение фитомассы на 18–20%.

Выводы. В состав ценокомплекса *H. verticillata* в Северной Евразии входят 19 ассоциаций, относящиеся к 17 формациям пресноводной макрофитной растительности, включающие 91 вид гидромакрофитов. Наибольший географический ареал имеют асс. *Nymphaea candida* – *Ceratophyllum demersum* + *Hydrilla verticillata* и асс. *Hydrilla verticillata*. В экологическом плане *H. verticillata* – пресноводный алкалофильный олиго-мезотрофный олиго-β-мезосапробный мезоаллювиальный псаммопелофит. В целом вид отличается широкой толерантностью к качеству вод, донных осадков, резистентностью к течению.

Авторы выражают глубокую признательность Т.В. Свириденко за помощь в определении образцов макроводорослей, Л.М. Киприяновой за консультации по методическим вопросам и рецензентам, чьи замечания позволили улучшить качество публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова В.Д. Классификация растительности: обзор принципов классификации и классификационных схем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
2. Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей–индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Pilies Studio, 2006. 498 с.
3. ГОСТ 3351–74. Вода питьевая. Методы определения вкуса, запаха, цветности и мутности. М.: ИПК Издательство стандартов, 2003. С. 322–328.
4. Евженко К.С. Флора и растительность водоемов долин правобережных притоков реки Иртыш: Дис. ... канд. биол. наук. Омск, 2011. 145 с.
5. Катанская В.М., Распопов И.М. Методы изучения высшей водной растительности // Руководство по методам гидробиологического анализа вод и донных отложений. Л.: Гос. комитет СССР по гидрометеорологии и контролю природной среды, 1983. С. 129–218.
6. Киприянова Л.М. Разнообразие водных и прибрежно-водных растительных сообществ Бердского залива Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000. № 2. С. 195–207.
7. Киприянова Л.М. Растительность реки Бердь и ее притоков (Новосибирская область, Западная Сибирь) // Растительность России. 2008. № 12. С. 12–38.
8. Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений pH в водах потенциометрическим методом. ПНД Ф 14.1:2.3:4.121–97. М.: Минприроды России, 2004. 14 с.
9. Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовой концентрации алюминия, бария, бериллия, ванадия, железа, кадмия, кобальта, лития, марганца, меди, молибдена, мышьяка, никеля, свинца, селена, серебра, стронция, титана, хрома, цинка в пробах природных и сточных вод атомно-абсорбционным методом с электротермической атомизацией с использованием атомно-абсорбционного спектрометра модификаций МГА-915, МГА-915М, МГА-915МД. ПНД Ф 14.1:2.253–09. М.: ООО “Люмекс-маркетинг”, 2013. 36 с.
10. Методы количественного химического анализа. Сборник методик выполнения измерений. М.: ЗАО “Аквилон”, 2012. 539 с.
11. Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1951–1983. Т. 10. 1986. 360 с. Т. 13. 1980. 248 с. Т. 14. 1983. 190 с.
12. Свириденко Б.Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во Омск. гос. пед. ун-та, 2000. 196 с.
13. Свириденко Б.Ф., Мамонтов Ю.С., Свириденко Т.В. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины. Омск: Амфора, 2011. 231 с.
14. Свириденко Б.Ф., Мурашко Ю.А., Свириденко Т.В., Ефремов А.Н. Толерантность гидромакрофитов к активной реакции, минерализации и жесткости воды в природных и техногенных водных объектах Западно-Сибирской равнины // Вестн. Нижневарт. гос. ун-та. Биол. науки. 2016. № 2. С. 8–17.
15. Чепинога В.В. Флора и растительность водоемов Байкальской Сибири. Иркутск: Ин-т географии СО РАН, 2015. 468 с.

16. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
17. Унифицированные методы анализа вод СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 145 с.
18. Barko J.W., Michael R. Smart Sediment-Related Mechanisms of Growth Limitation in Submersed Macrophytes // Ecology. 1986. V. 67. № 5. P. 1328–1340. doi 10.2307/1938689
19. Cook C.D.K., Lüönd R. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. 1982. V. 13. P. 485–504.
20. Cooley Th.N., Dooris P.M., Martin D.F. Aeration as a tool to improve water quality and reduce the growth of *Hydrilla* // Water Res. 1980. V. 14. № 5. P. 485–489.
21. Jabłońska E., Kłosowski S. Ecology of rare water plant communities in lakes of north-eastern Poland // Acta. Soc. Bot. Pol. 2012. V. 81(1). P. 3–9. doi 10.5586/asbp.2012.006
22. Kahara S.N., Vermaat J.E. The effect of alkalinity on photosynthesis-light curves and inorganic carbon extraction capacity of freshwater macrophytes // Aquat. Bot. 2003. V. 75. P. 217–227.
23. Kłosowski S. The relationships between environmental factors and the submerged Potamogeton associations in lakes of north – eastern Poland // Hydrobiology. 2006. V. 560. P. 15–29.
24. Madeira P.T., Jacono C.C., Van T.K. Monitoring *Hydrilla* using two RAPD procedures and the nonindigenous aquatic species database // J. Aquat. Plant Manage. 2000. V. 38. P. 33–40.
25. Mony C., Koschnick T.J., Haller W.T., Muller S. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L. f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season // Aquat. Bot. 2007. V. 86. P. 236–242. 2006.11.007. doi 10.1016/j.aquabot
26. Pietsch W. Zur Bioindikation *Najas marina* L. s.l. – und *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle-reicher Gewässer Mitteleuropas // Feddes Repertorium. 1981. Bd 92. № 1–2. S. 126–173.
27. Sousa W.T.Z. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem // Hydrobiol. 2011. V. 669. P. 1–20.
28. Spencer W.E., Wetzel R.G., Teeri J. Photosynthetic phenotype plasticity and the role of phosphoenolpyruvate carboxylase in *Hydrilla verticillata* // Plant. Sci. 1996. V. 118. P. 1–9.
29. Van T.K., Haller W.T., Bowes G. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants // Plant. Physiol. 1976. V. 58. P. 761–768.
30. Van T.K., Haller W.T., Bowes G., Garrard L.A. Effects of light quality on growth and chlorophyll composition in *Hydrilla* // J. Aquat. Plant Manage. 1977. V. 15. P. 29–31.
31. Van T.K. Differential responses to photoperiods in monoecious and dioecious *Hydrilla verticillata* // Weed Sci. 1989. V. 37. P. 552–556.
32. White A., Reiskind J.B., Bowes G. Dissolved inorganic carbon influences the photosynthetic responses of *Hydrilla* to photoinhibitory conditions // Aquat. Bot. 1996. V. 53. P. 3–13.

Coenocomplex and Ecological Features of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (Hydrocharitaceae) in Northern Eurasia

A. N. Efremov^{a, *}, B. F. Sviridenko^b, Ya. V. Bolotova^c, C. Toma^d, and Yu. A. Murashko^b

^aOmsk State Pedagogical University, Russia 644009 Omsk, nab. Tukhachevskogo, 14

^bSurgut State University, Russia 628412 Surgut, Tyumen oblast, Khanty-Mansi Autonomous Okrug – Yugra, ul. Energetikov, 22

^cAmur Branch of the Botanical Garden Institute, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Russia 675000 Blagoveshchensk, Ignatievskoe line, 2 km

^dKazimierz Wielki University, Poland 85–064 Bydgoszcz, ul. Ja.K. Chodkiewicza 30

*e-mail: stratiotes@yandex.ru

Hydrilla verticillata (L. f.) Royle is a hydrotrophyte with disjunctive semicosmopolite range, playing a significant role in the functioning of aquatic ecosystems. The structure of a coenocomplex of this species in Northern Eurasia includes 19 associations belonging to 17 formations of the freshwater macrophyte vegetation. Ninety-one species of hydromacrophytes were recorded as a part of the phytocoenosis with the participation of *H. verticillata*. Associations *Hydrilla verticillata* (Northern Eurasia) and *Nymphaea candida*–*Ceratophyllum demersum* + *Hydrilla verticillata* (Eastern Europe and Western and Central Siberia) have the widest geographical range. This paper describes the tolerance limits of *H. verticillata* to major abiotic factors: type of bottom soil, flow rate, trophicity, saprobity, alluviality, and content of main ions of dissolved salts and soluble forms of heavy metals in the water. In environmental terms, *H. verticillata* should be regarded as a freshwater alkaliphilic oligo-mesotrophic oligo-β-mesosaprobic mesoalluvialitic psammopelophyt.

Keywords: *Hydrilla verticillata*, Hydrocharitaceae, Northern Eurasia, coenocomplex, ecology, tolerance