

EDN: HCPJJU

УДК 635.926(571.12)

## Flora of Water Bodies and Watercourses in the City of Tobolsk (Tyumen Oblast): Main Characteristics and Their Analysis

**Olga A. Kapitonova\***

*Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch RAS  
Tobolsk, Russian Federation  
Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS  
Borok, Russian Federation*

Received 24.01.2023, received in revised form 12.05.2023, accepted 25.09.2023

**Abstract.** Water bodies are characteristic elements of the modern landscape, including cities, where they, along with forest ecosystems, serve as environmental frameworks of territories. Monitoring of the plant diversity in urban water bodies enables early detection of changes in the structural and dynamic characteristics of the plant communities. We studied the flora of water bodies and watercourses in the city of Tobolsk (Tyumen Oblast) and published an inventory of the identified flora, which was later supplemented by several more taxa. The purpose of this work is to analyze the most important characteristics of the studied flora. The current study includes data on 280 species of macrophytes, united into 136 genera and 66 families. This paper reports data on the taxonomic composition and ecological, biomorphic, and geographical structure of the studied flora, including protected species (*Acorus calamus*, *Caulinia minor*, *Zannichellia repens*, *Lycopodiella inundata*, *Epipactis palustris*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*, and *Saxifraga hirculus*) and adventitious species (*Elodea canadensis*, *Iris pseudacorus*, *Chenopodium glaucum*, *C. rubrum*, *Echinochloa crusgalli*, *Epilobium adenocaulon*, *E. pseudorubescens*, *Impatiens glandulifera*, *Phragmites altissimus*, *Typha laxmannii*, and *Ceratophyllum platyacanthum* subsp. *oryzatorum*). The data obtained indicate that there are a number of factors that determine the taxonomic richness and ecological diversity of the hydrophilic component of urban floras. These include: 1) the presence and diversity of habitats of aquatic and semi-aquatic plants within the urban landscape; 2) the position of the city territory in the system of regional (zonal-meridional) land units within the physical-geographical country; 3) the age of the city. The composition of macrophytes is not affected by the area of the city and its geographical location within a limited region.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: kapoa.tkns@gmail.com  
ORCID: 0000-0002-6618-7029

**Keywords:** aquatic and semi-aquatic plants, flora of the city, flora structure, macrophyte flora, urban flora, Western Siberia.

**Acknowledgements.** This work was carried out as part of the state assignments of the Tobolsk Complex Scientific Station UB RAS (No. 122011800529–3) and Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS (No. 121051100099–5).

---

Citation: Kapitonova O. A. Flora of water bodies and watercourses in the city of Tobolsk (Tyumen Oblast): main characteristics and their analysis. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(4), 430–453. EDN: HCPJUU

---



## **Флора водоемов и водотоков г. Тобольска (Тюменская область): основные характеристики и их анализ**

**О. А. Капитонова**

*Тобольская комплексная научная станция  
Уральского отделения РАН  
Российская Федерация, Тобольск  
Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина РАН  
Российская Федерация, Борок*

---

**Аннотация.** Водоемы являются характерными элементами современного ландшафта, в том числе в пределах городов, где они, наряду с лесными экосистемами, выполняют роль экологических каркасов территорий. Мониторинг фиторазнообразия городских водных объектов позволяет своевременно выявлять происходящие изменения в структурно-динамических характеристиках растительного покрова. Нами изучена флора водоемов и водотоков г. Тобольска (Тюменская область), опубликован конспект выявленной флоры, который позднее был дополнен еще несколькими таксонами. Цель представленной работы – анализ наиболее важных характеристик изученной флоры. В работу вовлечены сведения о 280 видах макрофитов, объединенных в 136 родов и 66 семейств. В статье представлены данные о таксономическом составе, экологической, биоморфной, географической структуре изученной флоры, указаны охраняемые (*Acorus calamus*, *Caulinia minor*, *Zannichellia repens*, *Lycopodiella inundata*, *Epipactis palustris*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*, *Saxifraga hirculus*) и адвентивные виды (*Elodea canadensis*, *Iris pseudacorus*, *Chenopodium glaucum*, *C. rubrum*, *Echinochloa crusgalli*, *Epilobium adenocaulon*, *E. pseudorubescens*, *Impatiens glandulifera*, *Phragmites altissimus*, *Typha laxmannii*, *Ceratophyllum platyacanthum* subsp. *oryzatorum*). Полученные данные свидетельствуют о том, что имеется ряд причин, определяющих таксономическое богатство и экологическое разнообразие гидрофильной составляющей городских флор. К ним можно отнести: 1) наличие и разнообразие в пределах урбаноландшафта местообитаний, заселяемых водными и прибрежно-водными растениями; 2) положение территории

города в системе региональных (зонально-меридиональных) подразделений суши в пределах физико-географической страны; 3) возраст города. На состав макрофитов не оказывает влияние размер городской территории и географическое положение города в пределах ограниченного региона.

**Ключевые слова:** водные и прибрежно-водные растения, городская флора, Западная Сибирь, структура флоры, урбанофлора, флора макрофитов.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственных заданий Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (№ 122011800529–3) и Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (№ 121051100099–5).

Цитирование: Капитонова О. А. Флора водоемов и водотоков г. Тобольска (Тюменская область): основные характеристики и их анализ / О. А. Капитонова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(4). С. 430–453. EDN: HCPJJU

## Введение

Водоемы и водотоки являются неотъемлемыми элементами современного ландшафта, как естественного, так и антропогенно преобразованного, в пределах многих регионов Земного шара. Являясь местами обитания гидробионтов, включая водные и прибрежно-водные растения, они вносят, наряду с лесными экосистемами, существенный вклад в поддержание высокого уровня регионального биоразнообразия, формируя экологический каркас природно-территориальных комплексов, что представляется особенно важным для территорий, в значительной степени трансформированных в результате хозяйственной деятельности, к которым, в частности, относятся населенные пункты и прежде всего города (Коломыц и др., 2000). На фоне роста уровня урбанизации во всем мире и отдельных регионах представляется важной задачей познание механизмов адаптации биоты, в частности флоры, к условиям городской среды. Изучение флоры трансформированных территорий (Бурда, 1991; McKinney, 2002; Lososová et al., 2018) свидетельствует о драматических последствиях урбанизации, выражающихся, например, в гомогенизации

современного растительного покрова (Pušek et al., 2004; Lososová et al., 2012; Gong et al., 2013; Qian et al., 2016) и исчезновении с территорий городов ряда особо чувствительных к антропогенным нагрузкам видов. Показано, к примеру, что из всех экологических групп флоры городских поселений именно гигрофильная составляющая прежде всего реагирует на интенсификацию урбанизации сокращением доли в общей структуре флоры городов, а эколого-фитоценотический (формационный) анализ показывает существенные потери в современных городских флорах торфяно-болотных, неморально-лесных и водных видов, как в относительном, так и в абсолютном выражениях (Ильминских, 2014). Подчеркивается, что при урбанизации во флоре «ослабевают позиции видов влажных экотопов и растительных группировок (лесных, луговых, болотных, водных групп), особенно с выраженным ценогенным полем, и усиливаются позиции видов сухих экотопов» (Ильминских, 2014, с. 208). Специальные исследования по изучению флоры городских водоемов и водотоков, проведенные нами на примере шести городов Удмуртской Республики (Ижевск, Глазов, Воткинск, Са-

рапул, Можга, Камбарка), расположенных в пределах Вятско-Камского Предуралья, показали, что в водных экосистемах урбаноландшафтов наблюдается снижение таксономического разнообразия региональной флоры макрофитов, происходящее за счет уменьшения доли гидрофитов, имеющих узкую экологическую приуроченность, а также узкоареальных видов (Капитонова, 2019, 2021a). С учетом имеющейся информации становится очевидным, что оценка текущего состояния флоры городских водных объектов и анализ флористической информации по ним должны рассматриваться в качестве неперенной составляющей программы мониторинга фиторазнообразия урбаноландшафтов и прогноза возможных изменений в структурно-динамических характеристиках городской флоры в будущем.

В рамках обозначенной проблемы нами изучена флора водных и прибрежно-водных растений г. Тобольска (Тюменская область), расположенного в пределах Западной Сибири и по своим физико-географическим характеристикам приближающегося к исследованным ранее городам Предуралья. Несмотря на длительную и богатую историю исследований растительного покрова г. Тобольска (Драчев, 2010; Глазунов и др., 2017), до сих пор отсутствует опубликованная сводка по флоре города, что не позволяет дать объективную оценку современной флористической ситуации на этой территории. По итогам проведенных нами исследований опубликован конспект флоры водоемов и водотоков г. Тобольска, содержащий сведения о 275 видах макрофитов с обозначением по каждому виду его систематического положения, биологических и экологических характеристик, особенностей распространения и встречаемости в пределах изученной территории, полезных свойств (Капитонова, 2022), что

рассматривается нами как первый этап в систематизации знаний о современном составе и свойствах растительного покрова этого города. Полученные сведения составляют необходимую базу для сравнительного анализа флоры макрофитов разных городов с целью формирования представлений о процессах флорогенеза на водных и прибрежно-водных экотопах, протекающих в условиях современных перестроек климатической ситуации в мире и отдельных регионах и усиливающегося антропогенного прессинга на природные экосистемы, в том числе водные. Цель настоящего сообщения заключается в выполнении анализа наиболее важных характеристик выявленной флоры макрофитов г. Тобольска.

#### **Материал и методы исследования**

Город Тобольск ( $58^{\circ}11'43''$  с.ш.  $68^{\circ}15'29''$  в.д.) основан в 1587 г. Он находится в месте слияния двух крупных рек – Тобол и Иртыш (рис. 1). Основная часть города расположена на правом коренном берегу р. Иртыш и в пойме этой реки, два микрорайона (Левобережье и Сумкино) сосредоточены на левом берегу реки. Общая площадь города составляет  $222 \text{ км}^2$ , площадь обследованной нами урбанизированной территории – около  $500 \text{ км}^2$ . Положение Тобольска у южного предела таежной природной зоны определяет общий южно-таежный характер растительного покрова. Высокий уровень обводненности территории обусловлен положением части городской территории в речной пойме и наличием многочисленных и разнообразных водных объектов, как естественных, так и антропогенных. Ландшафт города представлен пологоувалистой, слаборасчлененной (за исключением приречных полос) аллювиальной равниной, сложенной озерными глинами или слоистыми легкосуглинками и песчаными толщами, перекрытыми



Рис. 1. Положение г. Тобольска в пределах Тюменской области и Западной Сибири (А); административная граница г. Тобольска (розовый контур) и граница территории проведения исследований (красный контур) (В)

Fig. 1. Location of the city of Tobolsk within Tyumen Oblast and Western Siberia (A); the administrative boundary of the city of Tobolsk (pink outline) and the boundary of the study area (red outline) (B)

покровными суглинками с елово-пихтово-березовыми с примесью липы травяными лесами на дерново-сильнопodzolistых почвах в сочетании с плоской, местами гривистой поймой с осокоревыми и ивняковыми злаковыми лесами на пойменных оподзоленных и дерново-глеевых оподзоленных

почвах (Гвоздецкий и др., 1971). Согласно геоботаническому районированию (Воронов, Михайлова, 1971) территория города входит в Тобольско-Иртышский округ темнохвойно-березовых и темнохвойно-сосновых травяных лесов в сочетании с низинными и верховыми болотами. Тобольск относится к категории

больших городов с численностью населения около 100 тыс. человек.

В соответствии с установленной в отечественной гидробиологии терминологией (Папченков и др., 2003) флора водоемов и водотоков рассматривается нами как совокупность видов макрофитов – водных и заходящих в воду растений вне зависимости от их систематического положения и экологической приуроченности (высшие растения и крупные многоклеточные водоросли), встречающихся в водоемах и водотоках какой-либо территории. Начиная с 2015 г. нами исследованы все типы поверхностных водных объектов города и его ближайших окрестностей: крупные реки Иртыш и Тобол, их притоки (малые реки), пойменные водоемы – старицы и протоки, обводненные участки низинных (минеротрофных) и моховых

болот, заболоченные леса и пойменные луга, а также разнообразные антропогенные водные объекты: обводненные карьеры, выемки грунта, дренажные каналы и коллекторы, пруды, придорожные канавы, лужи. Основные места сбора флористического материала автора (без данных из источников литературы и гербарных сборов других коллекторов) показаны на рис. 2.

Объем и номенклатура таксонов рассматриваются нами в соответствии с современными представлениями о системе высших растений и макроводорослей. Объем и номенклатура таксонов водорослей приводятся по базе данных «AlgaeBase» (Guiry, Guiry, 2022). Номенклатура таксонов, расположение порядков и семейств мохообразных даны согласно последнему чек-листу по бриофитам (Hodgetts et al., 2020), плаунообразных и па-

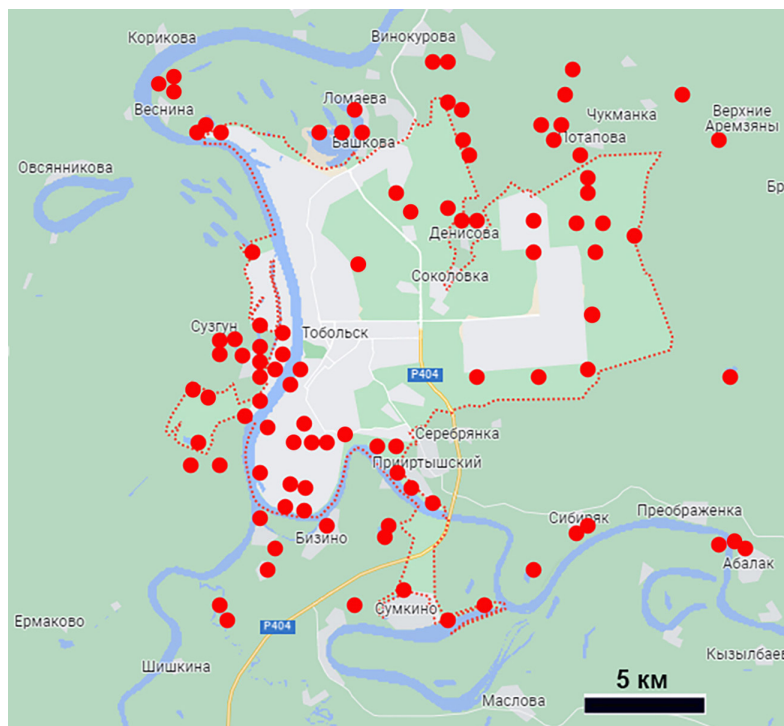


Рис. 2. Основные места выполнения геоботанических и флористических описаний на водных объектах г. Тобольска

Fig. 2. The main sites for performing geobotanical and floristic descriptions at water bodies in the city of Tobolsk

поротникообразных – по сводке «Trends...» (Christenhusz, Chase, 2014). Расположение и номенклатура цветковых растений уровня семейства и выше приводятся в соответствии с системой покрытосеменных APG – IV (Chase et al., 2016), за исключением семейства Lemnaceae, рассматриваемого нами в качестве самостоятельного с учетом последних сведений и убедительных доводов, приводимых в пользу такого подхода (Bog et al., 2019; Tippery, Les, 2020; Tippery et al., 2021). Номенклатура видов сосудистых растений дана в основном по С.К. Черепанову (Czerepanov, 1995) с уточнением по сводке «Конспект флоры...» (Байков, 2012) и международной базе IPNI (<https://www.ipni.org/>). Все межвидовые гибриды (нотовиды) рассматриваются нами наравне с видами с использованием их бинарных названий, что предусмотрено Международным кодексом номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plant, <https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>), и наравне с видами учитываются во всех анализах.

Рассматриваемая флора проанализирована в соответствии с принятыми во флористике традиционными методами и подходами. Анализ систематической структуры флоры выполнен в соответствии с классическими подходами (Толмачев, 1974). Экологическая структура флоры построена согласно классификации В.Г. Папченкова (Папченков, 2001) с некоторыми изменениями, касающимися использования В.Г. Папченковым термина «экотип», который нами заменен на термин «класс» (Капитонова, 2021б). Жизненная форма анализируется в соответствии с классификацией Х. Раункиера (Raunkiaer, 1905, 1934), экобиоморфы рассматриваются в понимании Н.П. Савиных (Савиных, 2006, 2010а). Анализ геоэлементов проведен в соответствии

с принципом «биогеографических координат» Б.А. Юрцева (1968).

Компьютерная база флористических данных составлена в программной среде Microsoft Excel 2013 (см. дополнительные материалы к статье на сайте журнала). Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы PAST v. 4.02 (Hammer et al., 2001).

### Результаты исследования

Опубликованный конспект флоры макрофитов г. Тобольска, включающий 275 видов (Капитонова, 2022), позднее был дополнен нами еще пятью видами растений прибрежно-водных местообитаний, произрастание которых на территории города подтверждено гербарными сборами. Так, Г.С. Таран указывает о произрастании на илистых отмелях правого берега р. Иртыш на территории Тобольска трех видов: *Cyperus michelianus* (L.) Delile, *Eragrostis amurensis* Prob. и *Sporobolus alopecuroides* (Piller & Mitterp.) P.M. Peterson (= *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad.), гербарные образцы которых хранятся в гербарии им. П.Н. Крылова национального исследовательского Томского государственного университета (ТГУ) (Таран, 2019). Кроме того, в 2022 году опубликованы новые сведения о произрастании на прибрежно-водных экотопах г. Тобольска еще двух видов, гербарные образцы которых хранятся в гербарии Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (ТОВ), – *Cyperus glomeratus* L. и *Cyperus fuscus* L. (Харитонцев, Аллаярова, 2022). Указание в этой же статье еще двух видов макрофитов для г. Тобольска (*Bolboschoenus laticarpus* Marhold и *Crypsis schoenoides* (L.) Lam.) (Харитонцев, Аллаярова, 2022) не подтверждается гербарными материалами: первый образец представлен растением в вегетативном состоянии, и без зрелых плодов

утверждать о его принадлежности к указанному виду безосновательно, а второй, в соответствии с совокупностью признаков, следует отнести к *Sporobolus alopecuroides* (= *Crypsis alopecuroides*). Таким образом, согласно полученным нами данным, флора макрофитов г. Тобольска включает 280 видов, объединенных в 136 родов и 66 семейств (табл. 1). Наиболее богатыми являются 10 семейств (рис. 3), при этом 3 первых семейства являются лидирующими во многих региональных флорах макрофитов умеренных широт (Папченков, 2001;

Капитонова, 2021б; Teteryuk et al., 2021). К наиболее крупным родам относятся *Potamogeton* (16 видов), *Carex* (15), *Salix* (12), *Juncus* (8), *Ranunculus* (7), *Eleocharis*, *Persicaria*, *Rumex*, *Sphagnum* и *Typha* (по 5 видов).

В изученной флоре отмечено 7 гибридов: *Nuphar* × *spenneriana* Gaudin, *Potamogeton* × *acutus* (Fisch.) Papch., *P.* × *angustifolius* J. Presl, *P.* × *francoicus* Fisch., *Salix* × *fragilis* L., *S.* × *reichardtii* A. Kern., *Utricularia* × *ochroleuca* R. Hartm, из которых лишь *S.* × *fragilis* имеет широкое распространение и высокое обилие

Таблица 1 Систематический состав флоры макрофитов г. Тобольска

Table 1. The systematic composition of the macrophyte flora of the city of Tobolsk

Отделы	Количество классов	Количество порядков	Количество семейств	Количество родов	Количество видов
1. Chlorophyta	1	1	1	1	1
2. Charophyta	1	1	1	2	4
3. Marchantiophyta	1	2	4	5	6
4. Bryophyta	2	4	10	16	29
5. Lycopodiophyta	1	1	1	1	1
6. Polypodiophyta	2	2	2	2	4
7. Spermatophyta	1	24	47	109	235
Всего:	9	35	66	136	280

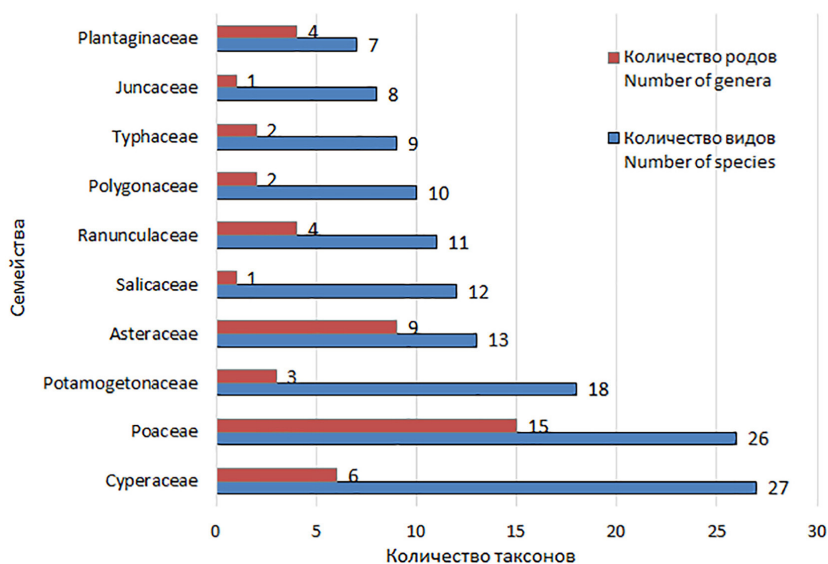


Рис. 3. Головная часть таксономического спектра флоры макрофитов г. Тобольска

Fig. 3. The head of the taxonomic spectrum of the macrophyte flora of the city of Tobolsk



на рассматриваемой территории, формируя ивовые леса вдоль водотоков. Остальные таксоны встречаются в пределах города редко, образуют лишь небольшие заросли, произрастающая как в искусственных и трансформированных, так и в естественных водоемах. Некоторые гибриды являются регионально редкими: указанные нами для г. Тобольска *P. × acutus* (Kapitonova, 2020) и *P. × franconicus* (Verkhovina et al., 2022) нигде более на территории Тюменской области пока не обнаружены, а *U. × ochroleuca* известен пока лишь, кроме Тобольска, на болотах в Ярковском районе области (Капитонова, 2020).

В экологической структуре флоры несомненное лидерство принадлежит прибрежно-водным и береговым растениям, в сумме составляющим 227 видов (81,1 %) (табл. 2).

Водное ядро флоры представляет менее 1/5 всего видового состава. Тем не менее это высокий показатель, сопоставимый с полученными нами ранее данными для 6 городов Предуралья, где доля гидрофитов в изученных флорах составляла от 13,9 до 20,2 % (Капитонова, 2021a).

В классе гидрофитов наиболее многочисленной является экогруппа погруженных укореняющихся видов, представленных в основном видами семейства Potamogetonaceae. Среди этой группы имеется 3 вида из числа истинных гидрофитов, цветение которых полностью проходит под водой (*Callitriche hermaphroditica* L., *Caulinia minor* Coss. et Germ., *Zannichellia repens* Voenn.). Экогруппа макророслей и водных мхов объединяет наиболее гидрофильные виды криптогамных

Таблица 2. Экологическая структура флоры макрофитов г. Тобольска

Table 2. Ecological structure of the macrophyte flora of the city of Tobolsk

Экологические классы и группы	Число видов / %
<b>ГРУППА КЛАССОВ 1. НАСТОЯЩИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ (ВОДНОЕ ЯДРО)</b>	<b>53 / 18,9</b>
<b>Класс I. Гидрофиты, или настоящие водные растения</b>	<b>53 / 18,9</b>
Экогруппа 1. Макроросли и водные мхи	7 / 2,5
Экогруппа 2. Гидрофиты погруженные, свободно плавающие в толще воды	7 / 2,5
Экогруппа 3. Гидрофиты погруженные укореняющиеся	27 / 9,6
Экогруппа 4. Гидрофиты с плавающими на воде листьями укореняющиеся	7 / 2,5
Экогруппа 5. Гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды	5 / 1,8
<b>ГРУППА КЛАССОВ 2. ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ</b>	<b>87 / 31,1</b>
<b>Класс II. Гелофиты, или воздушно-водные растения</b>	<b>21 / 7,5</b>
Экогруппа 6. Низкотравные гелофиты	11 / 3,9
Экогруппа 7. Высокотравные гелофиты	10 / 3,6
<b>Класс III. Гигрогелофиты</b>	<b>66 / 23,6</b>
Экогруппа 8. Криптогамные гигрогелофиты	33 / 11,8
Экогруппа 9. Сосудистые гигрогелофиты	33 / 11,8
<b>ГРУППА КЛАССОВ 3. ЗАХОДЯЩИЕ В ВОДУ БЕРЕГОВЫЕ (ОКОЛОВОДНЫЕ) РАСТЕНИЯ</b>	<b>140 / 50,0</b>
<b>Класс IV. Гигрофиты</b>	<b>120 / 42,9</b>
<b>Класс V. Гигромезофиты</b>	<b>20 / 7,1</b>
<b>Всего:</b>	<b>280 / 100,0</b>

макрофитов и включает все виды макроводорослей и 2 вида печеночников (*Riccia fluitans* L., *Ricciocarpos natans* (L.) Corda). В пределах экогруппы свободно плавающих в толще воды гидрофитов также имеется 2 истинных гидрофита: *Ceratophyllum demersum* L. и *C. platyacanthum* subsp. *oryzeterum* (V. Komarov) Les. Остальные виды имеют расположенные над поверхностью воды генеративные органы (виды рода *Utricularia*, *Lemna trisulca* L.). Экогруппа укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями объединяет виды семейства *Nymphaeaceae*, а также *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre (водная форма) и *Potamogeton natans* L. Наименьшее количество видов содержит экогруппа свободно плавающих на поверхности воды растений (виды семейства *Lemnaceae*, а также *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Stratiotes aloides* L.).

Высокотравные гелофиты представлены видами, часто формирующими крупные сообщества, в которых они являются эдификаторами (виды родов *Glyceria*, *Phragmites*, *Typha*, а также *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla). Низкотравные гелофиты обычно также проявляют высокую ценотическую активность, часто заходя в воду на значительную глубину (виды родов *Alisma*, *Sagittaria*, *Sparganium*, а также *Butomus umbellatus* L., *Equisetum fluviatile* L., *Hippuris vulgaris* L.). Экогруппа криптогамных гигрогелофитов объединяет виды мохообразных, произрастающих как в воде, так и на увлажненных берегах (*Marchantia polymorpha* L., *Riccia cavernosa* Hoffm., *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Schimp. in Milde, *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *Sarmentypnum exannulatum* (Schimp.) Hedenäs., *Sphagnum riparium* Aongstr. и др.), а во вторую экогруппу гигрогелофитов входят сосудистые растения, адаптированные к жизни на заболачивающихся мелководьях, топких берегах, краях сплавин

(*Calla palustris* L., *Carex acuta* L., *Cicuta virosa* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Rorippa amphibia* Besser и др.).

Заходящие в воду береговые растения обычно не показывают высокой активности на прибрежно-водных экотопах, как правило, входя в сообщества гелофитов или гигрогелофитов, хотя ряд таксонов (*Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Impatiens glandulifera* Royle, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Salix* × *fragilis*, *Scolochloa festucacea* Link) способен проявлять высокое обилие и формировать на обводненных и сырых экотопах собственные сообщества.

Распределение видов макрофитов в соответствии с классификацией жизненных форм Х. Раункиера (Raunkiaer, 1905; 1934) указывает на некоторые интересные особенности, свойственные изученной флоре. Известно, что для полных флор умеренных широт Евразии характерно доминирование гемикриптофитов (Raunkiaer, 1934; Горышина, 1979), тогда как в отношении флоры макрофитов г. Тобольска нами выявлено лидирующее положение криптофитов (табл. 3). Такое распределение жизненных форм отмечено нами ранее для региональных флор макрофитов (Капитонова, 2021б), а также флор макрофитов изученных нами городов Предуралья (Капитонова, 2021а). Подобное же соотношение указано для флоры древних озер европейского Северо-Востока России (Тетерюк, 2012а, б). Очевидно, преобладание криптофитов, включающих гидрофиты, гелофиты и геофиты, можно отнести к отличительной черте региональных и локальных флор макрофитов умеренных широт.

В целом переживание неблагоприятного вегетационного сезона в виде многолетних структур является одним из характерных признаков флор макрофитов бореальной флористической области (Савиных, 2010а).

Таблица 3. Спектр жизненных форм флоры макрофитов г. Тобольска по классификации Х. Раункиера

Table 3. The spectrum of life forms of the macrophyte flora of the city of Tobolsk according to C. Raunkier's classification

Типы и подтипы жизненных форм	Количество видов / %
<b>1. Фанерофиты (Ph)</b>	<b>14 / 5,0</b>
1.1. Мезофанерофиты (Ph-M)	4 / 1,4
1.2. Микрофанерофиты (Ph-m)	6 / 2,1
1.3. Нанофанерофиты (Ph-n)	4 / 1,4
<b>2. Хамефиты (Ch)</b>	<b>4 / 1,4</b>
2.1. Хамефиты активные (Ch-акт.)	1 / 0,4
2.2. Хамефиты полукустарниковые (Ch-п.куст.)	3 / 1,1
<b>3. Гемикриптофиты (НК)</b>	<b>78 / 27,9</b>
3.1. Протогемикриптофиты (рНК)	24 / 8,6
3.2. Гемикриптофиты частично розеточные (полурозеточные) (НК-ч.р.)	50 / 17,9
3.3. Гемикриптофиты розеточные (НК-роз.)	4 / 1,4
<b>4. Криптофиты (К)</b>	<b>107 / 38,2</b>
4.1. Криптофиты-гелофиты (К-He)	41 / 14,6
4.2. Криптофиты-гидрофиты (К-Hd)	42 / 15,0
4.3. Криптофиты-геофиты (К-G)	23 / 8,2
4.4. Криптофиты-гелофиты / криптофиты-гидрофиты (К-He/К-Hd)	1 / 0,4
<b>5. Терофиты (Th)</b>	<b>37 / 13,2</b>
5.1. Терофиты истинные (Т)	34 / 12,1
5.2. Терофиты-гемикриптофиты (Т / НК)	3 / 1,1
<b>6. Криптогамные бессосудистые макрофиты (макроводоросли и мохообразные)</b>	<b>40 / 14,3</b>
<b>Итого:</b>	<b>280 / 100,0</b>

В то же время обращает на себя внимание большая доля в изученной флоре терофитов, преимущественно характерных для открытых незадернованных местообитаний. Некоторые виды являются засорителями агрофитоценозов на влажных почвах (*Chenopodium polyspermum* L., *Gnaphalium uliginosum* L., *Persicaria lapathifolia* (L.) Delarbre и др.), пять таксонов из числа терофитов относятся к адвентивным для региона видам (*Caulinia minor*, *Chenopodium glaucum* L., *C. rubrum* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Impatiens glandulifera*).

Закономерно, что по продолжительности жизни особей представленных во флоре видов лидирующей группой оказываются многолетники: они объединяют 238 видов (85,0 %). Пятая часть многолетних видов (50 видов, или 21,0 % от числа многолетников

и 17,9 % от числа всех видов флоры) представляют группу однолетников вегетативного происхождения (Савиных, 2010а, б), или малолетников вегетативных по терминологии Г.Н. Высоцкого (Высоцкий, 2015, с. 1329; Жмылев и др., 2005; Савиных, 2006). Б.Ю. Тетерюк называет эту группу растений «долголетниками геммоидными», подчеркивая, что у этих растений наблюдается почти полное отмирание вегетативных органов в конце вегетационного периода, а их онтогенез длится неопределенно долгое время, чем они и отличаются от однолетников (Тетерюк, 2012а, б). Своеобразие данной группы состоит в том, что эти виды, являясь поликарпическими растениями, при ранней и нормальной морфологической дезинтеграции фактически не имеют многолетних вегетативных структур, возобновляясь с помощью перезимовы-

вающих специализированных почек – туринонов или в виде иных вегетативных органов (клубней, кусочков побегов) и существуя, таким образом, в виде однолетников или малолетников вегетативного происхождения, обеспечивая автономность и высокую скорость оборота поколений (Савиных, 2010а). В результате онтогенез таких видов может длиться неопределенно долгое время (Тетерюк, 2012а, б), пока имеются благоприятные условия для их вегетативного размножения (например, постоянная обводненность субстрата). В рассматриваемой флоре к этой группе относятся виды семейств Lemnaceae, Potamogetonaceae, Hydrocharitaceae (кроме однолетника *Caulinia minor*), виды родов *Batrachium*, *Callitriche*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Ranunculus* (кроме *R. acris* L., *R. repens* L., *R. sceleratus* L.), *Sagittaria*, *Stellaria*, *Utricularia*, *Veronica* (кроме *V. longifolia* L.), а также *Stachys palustris* L. Значительная часть однолетников вегетативного происхождения входит в состав водного ядра флоры – 37 видов (69,8 % от всех

гидрофитов с учетом криптогамных видов, или 80,4 % с учетом только цветковых гидрофитов). Таким образом, большая доля растений этой группы демонстрирует адаптацию рассматриваемой флоры макрофитов к условиям постоянно обводненного субстрата в регионах с гумидным климатом умеренных широт.

Анализ географической структуры флоры макрофитов г. Тобольска показывает преобладание видов, имеющих широкие ареалы (60,0 %), что в целом характерно для флор водоемов северной Евразии (Папченков, 2001; Капитонова, 2021б; Teteryuk et al., 2021), при этом среди гидрофитов доля широкоареальных видов с голарктическим и палеоарктическим типами ареала существенно выше (66,1 %) по сравнению с прибрежно-водными видами (58,6 %) (рис. 4). В числе гидрофитов видов с относительно узким ареалом немного: отмечено лишь 5 таксонов, имеющих европейско-западносибирский ареал (*Nuphar × spenneriana*, *Potamogeton*

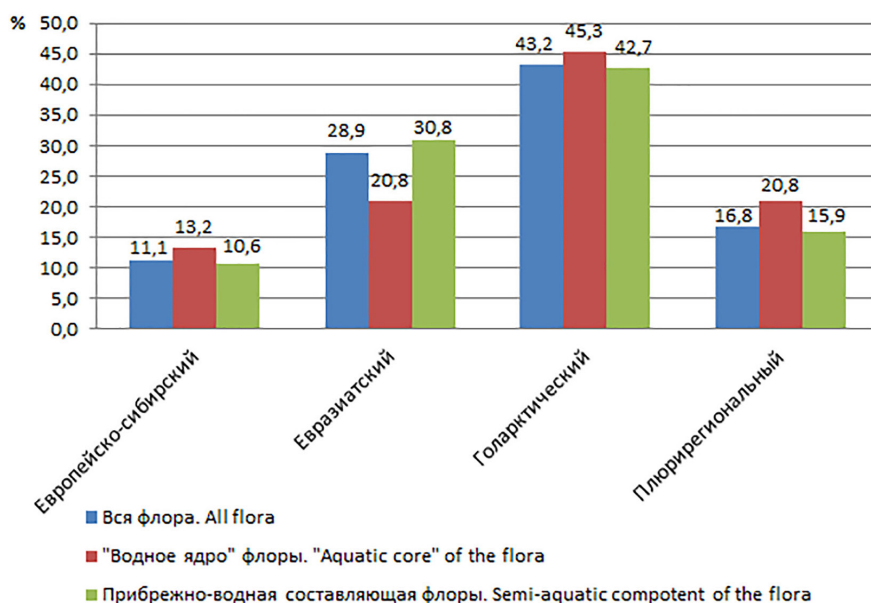


Рис. 4. Региональные типы геоэлементов во флоре макрофитов г. Тобольска

Fig. 4. The regional types of geoelements in the macrophyte flora of the city of Tobolsk

*henningii* A. Benn, *P. × acutus*, *P. × franconicus*, *Stratiotes aloides* L.), и 1 вид с европейско-западноазиатским ареалом (*Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht.). В составе прибрежно-водного компонента флоры таких видов больше: 1 вид с восточноевропейско-западносибирским ареалом (*Stellaria fennica* (Murb.) Perf.), 12 – с европейско-западносибирским, восточноевропейско-западноазиатских видов – 5 (*Archangelica decurrens* Ledeb., *Epilobium smyrneum* Boiss., *Rorippa dogadovae* Tzvel., *Rumex ucranicus* Fisch., *Senecio tataricus* Less.), европейско-западноазиатских – 14.

В зональном отношении преобладают виды, встречающиеся в 3 и более природных зонах (84,2 %), причем их доля в водном ядре и прибрежно-водном компоненте флоры почти одинакова: 84,9 % и 84,1 % соответственно (рис. 5). Доля видов, произрастающих в умеренных широтах, с «центром тяжести» ареала (Юрцев, 1968) в подтаежной и лесо-

степной природных зонах, составляет 48,2 %, при этом разница между видами водного ядра и прибрежно-водным компонентом небольшая: первых – 45,2 %, вторых – 48,8 %. В то же время бореальные виды составляют четверть всего видового состава (25,3 %), что закономерно для флоры таежной зоны, при этом в водном ядре флоры их доля меньше (18,9 %), чем в прибрежно-водном компоненте (26,3 %). Последнее свидетельствует не столько о преобладании среди гидрофитов видов с широкими ареалами, сколько о большей представленности среди них видов более южного распространения, доля которых в составе водного ядра в 2,8 раза больше, чем в прибрежно-водном компоненте. Это можно связать с современным обогащением флоры южными видами: за последнее время в рассматриваемой флоре появилось 3 новых вида из состава водного ядра (*Caulinia minor*, *Zannichellia repens*, *Ceratophyllum platyacanthum* subsp. *oryzeturum*), более харак-

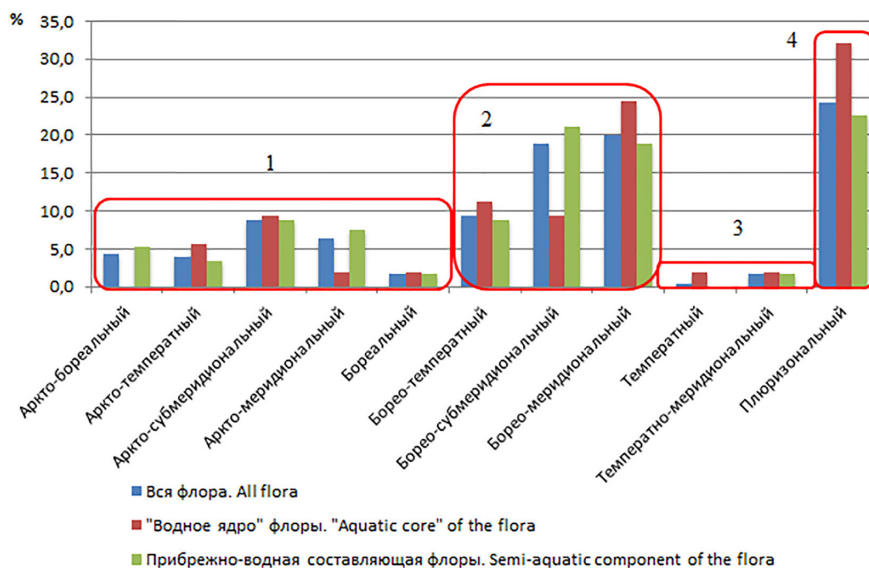


Рис. 5. Зональные типы геоэлементов во флоре макрофитов г. Тобольска. Цифрами обозначены группы типов геоэлементов: 1 – бореальная, 2 – умеренная, 3 – южная, 4 – плуризональная

Fig. 5. The zonal types of geoelements in the macrophyte flora of the city of Tobolsk. Numbers indicate the groups of types of geoelements: 1 – boreal, 2 – temperate, 3 – southern, 4 – plurizonal

терных для степной и пустынной природных зон, причем последний из них, обнаруженный в двух разных местах на территории города, является представителем дальневосточной флоры (Цвелев, 1987), недавно выявленный в ряде районов Западной Сибири (Киприянова, 2009; Николаенко, Глазунов, 2020).

Анализ типов водных объектов по таксономическому составу макрофитов показал лидирующее положение естественных водных объектов в обогащении флоры города водными и прибрежно-водными растениями, среди которых наибольший вклад вносят пойменные водоемы и обводненные участки минеротрофных и ключевых болот (рис. 6). Пойменные водоемы являются не только самыми многочисленными водными объектами на территории г. Тобольска, но и различаются между собой размерами, глубиной воды, характером и степенью антропогенного воздействия. В составе пойменных водоемов отмечено произрастание 119 видов макрофитов, в том числе 23 вида (19,3 % от видового состава растений пойменных водоемов), не встречающиеся в составе растительности других типов водных объектов города (*Batrachium*

*trichophyllum* (Chaix) F.W. Schultz., *Carex bohemica* Schreb., *Eleocharis klingei* (Meinsh.) B. Fedtsch., *Ceratophyllum platyacanthum* subsp. *oryzetorum*, *Potamogeton henningii* A. Benn, *Ranunculus radicans* C.A. Mey. и др.). На обводненных участках болот произрастает 101 вид макрофитов, при этом только в данном типе водных объектов отмечено произрастание 30 видов (29,7 % от состава макрофитов данного типа экотопов: *Carex diandra* Schrank, *Drepanocladus sendtnerii* (Shimp. ex H. Mull.) Warnst., *Triglochin maritima* L., *Utricularia intermedia* Hayne и др.). Высокий уровень оригинальности выявлен также для растительности русел крупных рек – Иртыша и Тобола (8 видов, или 25,8 % от флористического состава данного типа экотопов: *Chenopodium polyspermum*, *Cyperus fuscus*, *Petasites spurius* Rchb.f. и др.), хотя в этих реках отмечено произрастание лишь 31 вида, преимущественно связанных с илисто-песчаными отмелями. Немногочисленный состав водных и прибрежно-водных растений крупных рек объясняется прежде всего их глубиной, высокой сезонной и многолетней динамикой уровня воды и длительностью по-



Рис. 6. Видовое богатство типов водных объектов на территории г. Тобольска. Синие столбцы – естественные водные объекты, красные столбцы – антропогенные водные объекты

Fig. 6. Species richness of water body types in the city of Tobolsk. Blue columns are natural water bodies; red columns are artificial water bodies

ловодья (Антипов и др., 1987), а также, вероятно, быстрым течением этих рек. Только для притоков (малых рек) характерно произрастание 7 видов макрофитов (10,8 %), в том числе *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr, *Impatiens noli-tangere* L., *Salix pyrolifolia* L., *Zannichellia repens* и др. В обводненных понижениях, встречающихся в основном в заболоченных лесах и в поймах, доля таких видов существенно ниже: всего 3 вида (4,2 %) отмечены только в данном типе водных объектов города (*Carex lasiocarpa* Ehrh., *Lathyrus palustris* L., *Veronica beccabunga* L.).

Из антропогенных водных объектов наибольший вклад в увеличение фиторазнообразия города вносят обводненные карьеры и выемки грунта, в которых отмечено 96 видов макрофитов, из которых 18 (18,75 %) встречены в пределах города только в составе растительности данных водных объектов (*Caulinia minor*, *Chara contraria* A. Braun, *Elatine triandra* Schkuhr, *Eleocharis mamillata* H. Lindb., *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Nitella mucronata* (A. Braun) Miquel., *Riccia cavernosa*, *Sarmentypnum tundrae* (Arnell) Hedenäs. и др.). Из других типов водных объектов с достаточно высоким уровнем видового разнообразия макрофитов выделяются эфемерные водоемы, представленные преимущественно лужами на грунтовых дорогах и по их обочинам, и дренажные канавы, каналы и коллекторы, многочисленные как в нижней, пойменной, так и в верхней, надпойменной, частях города. В первых отмечено 53 вида, причем 14 из них (26,4 %) выявлены только в составе растительности этого типа водных объектов (*Impatiens glandulifera*, *Juncus nastanthus* V. Krecz. et Gontsch., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Rumex pseudonatronatus* (Borbás) Murb., *Typha laxmannii* Lerech. и др.), во вторых – 45 видов макрофитов, однако уровень оригинальности данного типа водных объектов суще-

ственно ниже: лишь 4 вида (8,9 %) отмечено только для обводненных каналов и коллекторов (*Cladophora fracta* (O.F. Müller ex Vahl) Kützing, *Potamogeton × acutus*, *Potamogeton tenuifolius* Raffin., *Rumex confertus* Willd.). Еще ниже уровень оригинальности флоры имеют пруды, запруды и копани: только 1 вид (3,6 %) отмечен в составе их растительности (*Galium trifidum* L.), который не обнаружен в других водоемах города. Для техногенных водоемов не отмечено ни одного вида, которые произрастали бы только в данном типе водных объектов.

Изученная флора включает 11 адвентивных для региона видов (*Elodea canadensis* Michx., *Iris pseudacorus* L., *Chenopodium glaucum*, *C. rubrum*, *Echinochloa crusgalli*, *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. pseudorubescens* A.K. Skvortsov, *Impatiens glandulifera*, *Phragmites altissimus* Mabilie, *Typha laxmannii*, *Ceratophyllum platyacanthum* subsp. *oryzatorum*). Еще 3 вида (*Acorus calamus* L., *Caulinia minor*, *Zannichellia repens*) рассматриваются нами как вероятные интродуценты, в то же время они являются охраняемыми в Тюменской области видами (Петрова, 2020). Дальнейшие наблюдения над популяциями этих макрофитов позволят установить их статус в регионе с последующим принятием решения о необходимости охраны.

Всего в Красную книгу Тюменской области занесено 8 видов макрофитов, встречающихся в г. Тобольске. Кроме перечисленных выше 3 видов, к ним также относятся: *Lycopodiella inundata*, *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Nuphar pumila* (Timm.) DC., *Nymphaea tetragona* Georgi, *Saxifraga hirculus* L. (Петрова, 2020).

Макрофиты играют большую роль в экосистемах водоемов (Гаевская, 1966; Кокин, 1982; Соловьева, Лапиров, 2013 и др.). Большое значение они имеют и в хозяйственной деятельности, обладая комплексом полез-

ных для человека свойств. Представляется, что для городских территорий наибольшее значение могут иметь такие свойства влаголюбивых растений, как декоративные (примеры: *Batrachium trichophyllum* (Chaix) F.W. Schultz., *Butomus umbellatus* L., *Carex bohemica*, *Epipactis palustris*, *Persicaria amphibia*, *Typha laxmannii* и др.), индикаторные (*Alisma gramineum* Lej., *Equisetum fluviatile* L. и др.), берего(почво-)укрепляющие (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Salix* sp.), аккумулятивные (*Eloдея canadensis*, *Lemna trisulca*, *Phragmites australis* (Cav.) Steud., *Potamogeton perfoliatus* L. и др.), очистительные (*Schoenoplectus lacustris*, *Typha linnaei* Mavrodiev & Kapit. и др.), биоактивные (*Calla palustris* L., *Ceratophyllum demersum*, *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. и др.), которые можно использовать в целях повышения качества среды жизни человека.

### Обсуждение результатов

Анализ флоры водоемов и водотоков г. Тобольска показал высокий уровень таксо-

номического и экологического разнообразия выявленной флоры. По таксономическому составу изученная флора превосходит аналогичные показатели флоры макрофитов исследованных нами ранее городов Предуралья (Капитонова, 2021a) в 1,1–2,3 раза, в том числе такого крупного города, как Ижевск. Очевидно, это свидетельствует о наложении в рассматриваемом регионе ареалов многих европейских и азиатских гидрофильных видов, что в значительной мере обогащает флору г. Тобольска. Вместе с тем изученные флоры имеют и существенные различия, о чем свидетельствуют значения коэффициента общности Жаккара (табл. 4), варьирующие в интервале 0,31–0,53 для полных флор макрофитов и 0,29–0,58 для водного ядра рассматриваемых флор. Обособленное положение флоры макрофитов г. Тобольска отражают и дендрограммы сходства видового состава изученных флор (рис. 7). Вне зависимости от выбранного метода построения дендрограмм прослеживается близкое положение флор макрофитов городов Предуралья

Таблица 4. Значения коэффициента общности Жаккара (Kj) флоры макрофитов г. Тобольска и городов Вятско-Камского Предуралья

Table 4. Values of the Jaccard similarity coefficient (Kj) of the macrophyte flora of the city of Tobolsk and the cities of the Vyatka-Kama Cis-Urals

Города	Тобольск	Ижевск	Глазов	Сарапул	Воткинск	Можга	Камбарка
Тобольск	280(53)	0,50(0,54)	<b>0,52(0,49)</b>	0,32(0,28)	<b>0,52(0,52)</b>	0,29(0,29)	<b>0,58(0,51)</b>
Ижевск	0,53	257(49)	0,64(0,64)	0,39(0,36)	0,65( <b>0,70</b> )	0,35(0,40)	<b>0,65(0,59)</b>
Глазов	0,47	0,66	197(38)	<b>0,60(0,50)</b>	<b>0,70(0,72)</b>	0,45(0,42)	<b>0,70(0,67)</b>
Сарапул	0,35	0,48	0,55	153(29)	0,42(0,41)	0,44(0,42)	0,47(0,52)
Воткинск	0,46	0,66	0,66	0,47	194(35)	0,44(0,43)	<b>0,70(0,63)</b>
Можга	0,31	0,46	0,48	0,51	0,48	122(17)	0,39(0,42)
Камбарка	0,49	0,62	0,61	0,55	0,64	0,47	198(40)

Примечание. В левой нижней части таблицы приведены значения Kj для полных флор макрофитов городов, в правой верхней части – только для гидрофитов (в скобках – для водной флоры в широком понимании – гидрофитов, гелофитов и гигрогелофитов); полужирным шрифтом выделены значения коэффициента, имеющие более высокие значения для водной составляющей по сравнению с полными флорами макрофитов исследованных городов. По диагонали указано количество видов во флоре, в скобках – количество видов в водном ядре флоры.



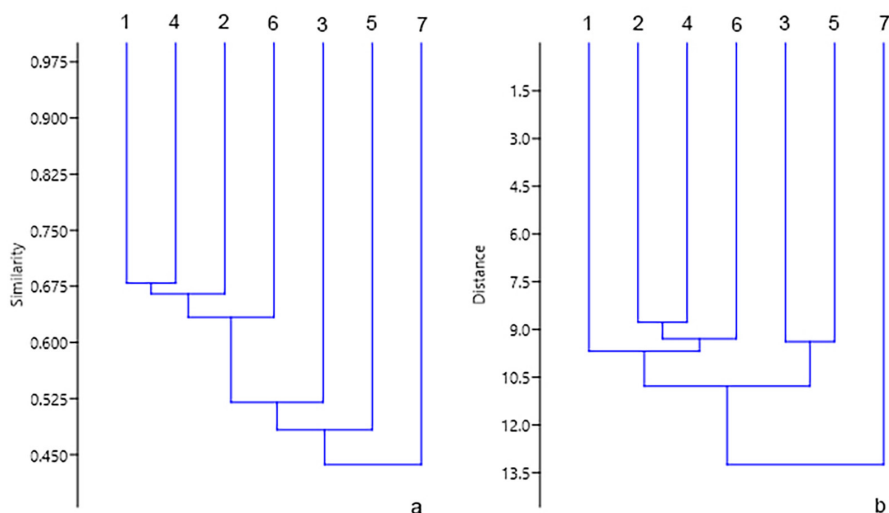


Рис. 7. Дендрограммы сходства видового состава флоры макрофитов г. Тобольска и городов Вятско-Камского Предуралья: а – значения коэффициента общности Жаккара ( $K_j$ ), б – метод невзвешенного попарного среднего (UPGMA), Евклидово расстояние. Цифрами обозначены города: 1 – Ижевск, 2 – Глазов, 3 – Сарапул, 4 – Воткинск, 5 – Можга, 6 – Камбарка, 7 – Тобольск

Fig. 7. Dendrograms of the similarity of the species composition of the macrophyte flora in the city of Tobolsk and the cities of the Vyatka-Kama Cis-Urals: a – values of the Jaccard similarity coefficient ( $K_j$ ), b – unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA), Euclidean distance. The cities are marked with numbers: 1 – Izhevsk, 2 – Glazov, 3 – Sarapul, 4 – Votkinsk, 5 – Mozhga, 6 – Kambarka, 7 – Tobolsk

(Капитонова, 2021a) и обособленное положение гидрофильной флоры г. Тобольска.

По экологическому составу и составу биоморф рассматриваемая флора сопоставима с флорой макрофитов городов Предуралья, что демонстрирует стабильность экологической и биоморфной структуры гидрофильных флор умеренных широт Евразии.

Очевидно, что ведущую роль в насыщении флоры г. Тобольска гидрофильными видами играют естественные водные объекты, в то время как антропогенные, хотя и вносят определенный вклад в увеличение флористического разнообразия города, все же существенно уступают первым. Так, в составе растительности антропогенных водоемов выявлено произрастание 50 видов макрофитов, не отмеченных в естественных водных объектах, из них 37 видов выявлены только в каком-либо одном типе антропогенных экотопов. В то же время в естественных во-

дных объектах произрастает 123 вида, не отмеченных в искусственных водоемах, включая 21 вид, которые, помимо естественных, встречаются также и в трансформированных водных объектах города (нарушенные болота, запруженные малые реки), что в 2,5 раза превышает аналогичное количество видов, выявленных в антропогенных водоемах. Следует, однако, отметить, что многие водоемы на территории города, в том числе и естественные, испытывают то или иное антропогенное влияние, что, вероятно, способствует закреплению в них адвентивных видов макрофитов, из которых лишь 4 вида (*Caulinia minor*, *Echinochloa crusgalli*, *Impatiens glandulifera*, *Typha laxmannii*) встречены пока только в составе растительности антропогенных типов водных объектов.

Полученные данные и результаты проведенного анализа дают основание говорить

о том, что существует ряд факторов, оказывающих влияние на состав макрофитов г. Тобольска. К ним можно отнести: положение города на территории Западной Сибири, что обуславливает отсутствие в составе флоры некоторых европейских видов и наличие ряда азиатских видов, отсутствующих в европейской части России; положение г. Тобольска на берегах двух крупных рек, имеющих субмеридиональное направление течения, что обогащает флору города южными географическими элементами, использующими долины рек для продвижения на север; общий высокий уровень обводненности территории Западной Сибири в целом и Тобольска в частности, что создает благоприятные условия для произрастания многих водно-болотных видов в черте города; возраст города, с которым связана степень преобразования территории и наличие антропогенных обводненных экотопов.

Полученные данные свидетельствуют о том, что имеется ряд причин, определяющих таксономическое богатство и экологическое разнообразие гидрофильной составляющей городских флор. К ним можно отнести: 1) наличие и разнообразие в пределах урбаноландшафта местообитаний, заселяемых влаголюбивыми растениями; 2) положение территории города в системе региональных (зонально-меридиональных) подразделений суши в пределах физико-географической страны; 3) возраст города. Согласно полученным нами данным, размер городской территории и географическое положение города в пределах ограниченного региона (природной геосистемы в пределах физико-географической области, которая может включать несколько физико-географических районов) не являются основными факторами, определяющими состав макрофитов города.

## Заключение

Во флоре макрофитов г. Тобольска выявлено 280 видов, объединенных в 136 родов из 66 семейств. Наиболее богаты видами семейства Сурегасеае, Роасеае, Potamogetonaceae. Изученная флора включает 11 адвентивных на территории региона видов, еще 3 вида рассматриваются нами как вероятные интродуценты. В составе рассматриваемой флоры имеется 8 видов, занесенных в Красную книгу Тюменской области. В экологической структуре флоры лидерство принадлежит прибрежно-водным видам (81,1 %), водное ядро флоры составляет 18,9 %. В спектре жизненных форм доминируют криптофиты (38,2 %). По продолжительности жизни особей лидирующее положение занимают многолетники (85,0 %), при этом 21,0 % многолетних видов представляет группу однолетников вегетативного происхождения. Во флоре преобладают виды, имеющие широкие ареалы (60,0 %), при этом среди гидрофитов доля таких видов выше (66,1 %) по сравнению с прибрежно-водными видами (58,6 %). В зональном отношении преобладают виды, встречающиеся в 3 и более природных зонах (84,2 %); их доля в водном ядре (84,9 %) и прибрежно-водном компоненте флоры (84,1 %) почти одинакова. Выделены факторы, оказывающие влияние на таксономический состав макрофитов г. Тобольска, а также причины, от которых зависят таксономическое богатство и экологическое разнообразие гидрофильной составляющей городских флор.

## Дополнительные материалы



## Список литературы / References

Антипов А. Н., Нечаева Е. Г., Михеев В. С., Антипова Н. Д., Бачурин Г. В., Вакулин К. Ю., Гелета И. Ф., Дружинина Н. П., Колобкова Г. П., Кузьменко Е. И., Линевиц Н. Л., Мельцер Л. И., Полюшкин Ю. В., Трофимова И. Е. (1987) *Природа таежного Прииртышья*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 257 с. [Antipov A. N., Nechaeva E. G., Mikheev V. S., Antipova N. D., Bachurin G. V., Vakulin K. Yu., Geleta I. F., Druzhinina N. P., Kolobkova G. P., Kuzmenko E. I., Linevich N. L., Meltser L. I., Polyushkin Yu. V., Trofimova I. E. (1987) *The nature of the taiga Irtysh region*. Novosibirsk, Nauka, Siberian Branch, 257 p. (in Russian)]

Байков К. С. (ред.) (2012) *Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения*. Новосибирск, СО РАН, 640 с. [Baikov K. S. (Ed.) (2012) *Inventory of the flora of Asian Russia: Vascular plants*. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 640 p. (in Russian)]

Бурда Р. И. (1991) *Антропогенная трансформация флоры*. Киев, Наукова думка, 168 с. [Burda R. I. (1991) *Anthropogenic transformation of the flora*. Kyiv, Naukova Dumka, 168 p. (in Russian)]

Воронов А. Г., Михайлова Г. А. (1971) Общая характеристика растительного покрова. *Атлас Тюменской области. Вып. 1. Лист 23*. Москва, Тюмень, Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, с. 1–4 [Voronov A. G., Mikhailova G. A. (1971) General characteristics of the vegetation cover. *Atlas of the Tyumen Oblast. Issue 1. Sheet 23*. Moscow, Tyumen, Main Directorate of Geodesy and Cartography under the Council of Ministers of the USSR, p. 1–4 (in Russian)]

Высоцкий Г. Н. (1915) Ергеня. Культурно-фитологический очерк. *Труды бюро по прикладной ботанике. Год 8-й. № 10–11(84)*, с. 1113–1436 [Vysotskiy G. N. (1915) Yergen. Cultural and phytological essay. *Proceedings of the Bureau of Applied Botany. Year 8. Issue 10–11(84)*, p. 1113–1436 (in Russian)]

Гаевская Н. С. (1966) *Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов*. Москва, Наука, 327 с. [Gaevskaya N. S. (1966) *The role of higher aquatic plants in the nutrition of freshwater animals*. Moscow, Nauka, 327 p. (in Russian)]

Гвоздецкий Н. А., Криволицкий А. Е., Макулина А. А. (1971) Физико-географическое районирование. *Атлас Тюменской области. Вып. 1. Листы 26, 27*. Москва, Тюмень, Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, с. 3–6 [Gvozdetzkiy N. A., Krivolutskiy A. E., Makulina A. A. (1971) Physical-geographical zoning. *Atlas of Tyumen Oblast. Issue 1. Sheets 26, 27*. Moscow, Tyumen, Main Directorate of Geodesy and Cartography under the Council of Ministers of the USSR, p. 3–6 (in Russian)]

Глазунов В. А., Науменко Н. И., Хозяинова Н. В. (2017) *Определитель сосудистых растений Тюменской области*. Тюмень, ООО «РГ «Проспект», 744 с. [Glazunov V. A., Naumenko N. I., Khozyainova N. V. (2017) *Determinant of vascular plants of the Tyumen Oblast*. Tyumen, LLC AG Prospekt, 744 p. (in Russian)]

Горышина Т. К. (1979) *Экология растений: учебное пособие*. Москва, Высшая школа, 367 с. [Goryshina T. K. (1979) *Ecology of plants: textbook*. Moscow, Vysshaya shkola, 367 p. (in Russian)]

Драчев Н. С. (2010) *Флора подзоны южной тайги в пределах Тюменской области. Автореф. ... канд. биол. наук*. Новосибирск, 16 с. [Drachyov N. S. (2010) *Flora of the southern taiga subzone within the Tyumen Oblast. Abstract of the PhD thesis*. Novosibirsk, 16 p. (in Russian)]

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. (2005) *Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие*. Москва, МГУ, 256 с. [Zhmylyov P. Yu., Alekseev Yu. E., Karpukhina E. A., Balandin S. A. (2005) *Plant biomorphology: an illustrated dictionary. Tutorial*. Moscow, Moscow State University, 256 p. (in Russian)]

Ильминских Н. Г. (2014) *Флорогенез в условиях урбанизированной среды*. Екатеринбург, УрО РАН, 470 с. [Ilminskikh N. G. (2014) *Florogenesis in an urbanized environment*. Ekaterinburg, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 470 p. (in Russian)]

Капитонова О. А. (2019) Особенности трансформации региональной флоры макрофитов в условиях урбанизированной среды. *Ботанико-географические исследования. Камелинские чтения: сборник научных трудов*. Пермь, Пермский национальный исследовательский политехнический университет, с. 78–82 [Kapitonova O. A. (2019) Transformation of the regional flora of macrophytes in an urbanized environment. *Botanical and geographical research. Kamelinsky Readings: Proceedings*. Perm, Perm National Research Polytechnic University, p. 78–82 (in Russian)]

Капитонова О. А. (2020) Род пузырчатка (*Utricularia* L., Lentibulariaceae Rich.) в Западной Сибири: видовой состав, распространение, особенности экологии. *Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Труды VII Международной научной конференции, посвященной 135-летию Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета и 170-летию со дня рождения П. Н. Крылова (Томск, 28–30 сентября 2020 г.)*. Томск, ТГУ, с. 52–54 [Kapitonova O. A. (2020) Genus bladderwort (*Utricularia* L., Lentibulariaceae Rich.) in Western Siberia: species composition, distribution, ecological features. *Problems of studying the vegetation cover of Siberia: Proceedings of the VII International conference, dedicated to the 135th anniversary of the P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University and 170th anniversary of P. N. Krylov (Tomsk, September 28–30, 2020)*. Tomsk, Tomsk State University, p. 52–54 (in Russian)]

Капитонова О. А. (2021a) Гидрофильная флора урбанизированных территорий Вятско-Камского Предуралья (на примере городов Удмуртской Республики). *Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*, 93(96): 7–25 [Kapitonova O. A. (2021a) Hydrophilic flora of urbanized territories of the Vyatka-Kama Cis-Urals (on the example of cities of the Udmurt Republic). *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS* [Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod im. I. D. Papanina RAN], 93(96): 7–25 (in Russian)]

Капитонова О. А. (2021b) *Флора макрофитов Вятско-Камского Предуралья*. Ярославль, Филигрань, 568 с. [Kapitonova O. A. (2021b) *Macrophyte flora of the Vyatka-Kama Cis-Urals*. Yaroslavl, Filigran', 568 p. (in Russian)]

Капитонова О. А. (2022) Конспект флоры макрофитов города Тобольск (Тюменская область). *Фиторазнообразие Восточной Европы*, 16(1): 61–98 [Kapitonova O. A. (2022) Synopsis of the macrophyte flora of the city of Tobolsk (Tyumen Region). *Phytodiversity of Eastern Europe* [Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy], 16(1): 61–98 (in Russian)]

Киприянова Л. М. (2009) Флористические находки в Новосибирской области, Алтайском крае и Хакасии. *Ботанический журнал*, 94(9): 1389–1392 [Kipriyanova L. M. (2009) Floristic records in Novosibirsk Region, Altai Territory and Khakasia. *Botanicheskii Zhurnal*, 94(9): 1389–1392 (in Russian)]

Кокин К. А. (1982) *Экология высших водных растений*. Москва, МГУ, 160 с. [Kokin K. A. (1982) *Ecology of higher aquatic plants*. Moscow, Moscow State University, 160 p. (in Russian)]

Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Глебова О.В., Сурова Н.А., Сидоренко М.В., Юнина В.П. (2000) *Природный комплекс большого города: ландшафтно-экологический анализ*. Москва, Наука, МАИК «Наука/Интерпериодика», 286 с. [Kolomyts E. G., Rozenberg G. S., Glebova O. V., Surova N. A., Sidorenko M. V., Yunina V. G. (2000) *Natural complex of a big city: landscape and ecological analysis*. Moscow, Nauka, MAIK "Nauka/Interperiodika", 286 p. (in Russian)]

Николаенко С.А., Глазунов В.А. (2020) Геоботаническая характеристика некоторых водоемов Андреевской системы озер (Тюменский район). *Экосистемные услуги и менеджмент природных ресурсов: материалы международной научно-практической конференции (Тюмень, 28–30 ноября 2019 г.)*. Тюмень, Вектор Бук, с. 85–88 [Nikolaenko S. A., Glazunov V. A. (2020) Geobotanical characteristics of some water bodies of the Andreevskaya system of lakes (Tyumen Oblast). *Ecosystem services and natural resource management: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference (Tyumen, November 28–30, 2019)*. Tyumen, Vector Book, p. 85–88 (in Russian)]

Папченков В.Г. (2001) *Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья*. Ярославль, ЦМП МУБиНТ, 214 с. [Papchenkov V. G. (2001) *Vegetation cover of water bodies and watercourses in the Middle Volga region*. Yaroslavl, CMP IUB&NT, 214 p. (in Russian)]

Папченков В.Г., Щербakov А.В., Лапиров А.Г. (2003) Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины. *Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике*. Рыбинск, с. 27–38 [Papchenkov V. G., Shcherbakov A. V., Lapirov A. G. (2003) Basic hydrobotanical concepts and related terms. *Hydrobotany: methodology, methods: Proceedings of the Workshop on Hydrobotany*. Rybinsk, p. 27–38 (in Russian)]

Петрова О.А. (ред.) (2020) *Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы*. Кемерово, ООО Технопринт, 460 с. [Petrova O. A. (ed.) (2020) *Red Data Book of the Tyumen Oblast: Animals, plants, mushrooms*. Kemerovo, LLC Technoprint, 460 p. (in Russian)]

Савиных Н.П. (2006) *Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм*. Киров, ВятГГУ, 324 с. [Savinykh N. P. (2006) *The genus Veronica: morphology and evolution of life forms*. Kirov, Vyatka State Humanitarian University, 324 p. (in Russian)]

Савиных Н.П. (2010а) О жизненных формах растений водоемов и водотоков. *Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010» (пос. Борок, 9–13 октября 2010 г.)*. Ярославль, Принт Хаус, с. 31–38 [Savinykh N. P. (2010a) On the life forms of plants in water bodies and watercourses. *Hydrobotany 2010: Proceedings of the I (VII) International conference on aquatic macrophytes*. Yaroslavl, Print Haus, p. 31–38 (in Russian)]

Савиных Н.П. (2010б) О подходах к классификации водных растений. *Биологические типы Христана Раункиера и современная ботаника: материалы Всероссийской научной конференции «Бiomорфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера»*. Киров, ВятГГУ, с. 179–185 [Savinykh N. P. (2010b) On approaches to the classification of aquatic plants. *Biological types of Christen Raunkier and modern botany: materials of the All-Russian scientific conference «Biomorphological readings for the 150th anniversary of Ch. Raunkier»*. Kirov, Vyatka State Humanitarian University, p. 179–185 (in Russian)]

Соловьева В.В., Лапиров А.Г. (2013) *Гидрботаника: учебное пособие*. Самара, ПГСГА, 354 с. [Solovyova V. V., Lapirov A. G. (2013) *Hydrobotany: textbook*. Samara, Volga State Social and Humanitarian Academy, 354 p. (in Russian)]

Таран Г.С. (2019) Флористические находки в поймах Иртыша и Оби (Тюменская и Томская области). *Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета*, 119: 36–43 [Taran G.S. (2019) Floristic records on the Irtysh and Ob floodplains, Tyumen and Tomsk regions. *Taxonomy Notes Based on the Materials of the P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University* [Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 119: 36–43 (in Russian)]

Тетерюк Б.Ю. (2012a) Биоморфологическая структура флоры древних озер европейского Северо-Востока России. *Ботанический журнал*, 97(2): 231–245 [Tetryuk B. Yu. (2012a) Biomorphological structure of flora of the ancient lakes in the North-Eastern European Russia. *Botanicheskii Zhurnal*, 97(2): 231–245 (in Russian)]

Тетерюк Б.Ю. (2012b) Флора и растительность древних озер европейского Северо-Востока России. СПб., Наука, 237 с. [Tetryuk B. Yu. (2012b) *Flora and vegetation of the ancient lakes of the North-Eastern European Russia*. Saint-Petersburg, Nauka, 237 p. (in Russian)]

Толмачев А.И. (1974) *Введение в географию растений*. Ленинград, Ленинградский университет, 244 с. [Tolmachev A.I. (1974) *Introduction to plant geography*. Leningrad, Leningrad University, 244 p. (in Russian)]

Харитонцев Б.С., Аллаярова В.Р. (2022) Дополнения к флоре и характеристике растительности юга Тюменской области. *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета: Электронный научный журнал*, 3: 48–57 [Kharitontsev B.S., Allayarova V.R. (2022) Additions to flora and vegetation characteristics of the south of the Tyumen region. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal* [Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta: Elektronnyi nauchnyi zhurnal], 3: 48–57 (in Russian)]

Цвелев Н.Н. (1987) Сем. Роголистниковые – Ceratophyllaceae S.F. Gray. *Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Том 2*. Ленинград, Наука, с. 28–29 [Tzvelev N.N. (1987) Hornworts family – Ceratophyllaceae S.F. Grey. *Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 2*. Leningrad, Nauka, p. 28–29 (in Russian)]

Юрцев Б.А. (1968) Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Ленинград, Наука, Ленинградское отделение, 235 с. [Yurtsev B.A. (1968) *Flora of Suntar-Khayat. Problems of the history of alpine landscapes in the North-East of Siberia*. Leningrad, Nauka, Leningrad Branch, 235 p. (in Russian)]

Bog M., Appenroth K.-J., Sree K.S. (2019) Duckweed (Lemnaceae): its molecular taxonomy. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 3: 117

Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., Mabberley D. J., Sennikov A. N., Soltis P. S., Stevens P. F. (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1): 1–20

Christenhusz M. J. M., Chase M. W. (2014) Trends and concepts in fern classification. *Annals of Botany*, 113(4): 571–594

Czerepanov S.K. (1995) *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*. Cambridge, 516 p.

Gong C., Chen J., Yu S. (2013) Biotic homogenization and differentiation of the flora in artificial and near-natural habitats across urban green spaces. *Landscape and Urban Planning*, 120: 158–169

Guiry M.D., Guiry G.M. (2022) AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <https://www.algaebase.org> (Accessed 24 March 2022)

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 4

Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M. A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. (2020) An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology*, 42(1): 1–116

IPNI: The International Plant Names Index. URL: <https://www.ipni.org/> (Accessed 24 March 2022)

Kapitonova O. A. (2020) Additions to the vascular flora of the Tyumen region, Western Siberia. *Acta Biologica Sibirica*, 6: 339–355

Lososová Z., Chytrý M., Tichý L., Danihelka J., Fajmon K., Hájek O., Kintrová K., Láníková D., Otýpková Z., Řehořek V. (2012) Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, 145(1): 179–184

Lososová Z., Tichý L., Divišek J., Čeplová N., Danihelka J., Dřevojan P., Fajmon K., Kalníková V., Kalusová V., Novák P., Řehořek V., Wirth T., Chytrý M. (2018) Projecting potential future shifts in species composition of European urban plant communities. *Diversity and Distribution*, 24(6): 765–775

McKinney M. L. (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation: The impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. *BioScience*, 52(10): 883–890

Pyšek P., Chocholoušková Z., Pyšek A., Jarošík V., Chytrý M., Tichý L. (2004) Trends in species diversity and composition of urban vegetation over three decades. *Journal of Vegetation Science*, 15(6): 781–788

Qian S., Qi M., Huang L., Zhao L., Lin D., Yang Y. (2016) Biotic homogenization of China's urban greening: A meta-analysis on woody species. *Urban Forestry & Urban Greening*, 18: 25–33

Raunkiaer C. (1905) Types biologiques pour la géographie botanique. *Oversigt Over Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger*, 5: 347–437

Raunkiaer C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, Clarendon Press, 632 p.

Teteryuk B. Yu., Knyazeva E. V., Teteryuk L. V., Panyukov A. A. (2021) Flora of small reservoirs of Northeastern European Russia. *Inland Water Biology*, 14(1): 20–31

Tippary N.P., Les D.H. (2020) Tiny plants with enormous potential: phylogeny and evolution of duckweeds. *The duckweed genomes*. Cao X.H., Fourounjian P., Wang W. (eds.) Springer Cham, p. 19–38

Tippary N.P., Les D.H., Appenroth K.J., Sree K.S., Crawford D.J., Bog M. (2021) Lemnaceae and Orontiaceae are phylogenetically and morphologically distinct from Araceae. *Plants*, 10(12): 2639

Verkhovina A.V., Anisimov A.V., Beshko N. Yu., Biryukov R. Yu., Bondareva V.V., Chernykh D.V., Dorofeev N.V., Dorofeyev V.I., Ebel A.L., Efremov A.N., Erst A.S., Esanov H.K., Esina I.G., Fateryga A.V., Fateryga V.V., Fomenko V.A., Gamova N.S., Gaziev A.D., Glazunov V.A., Grabovskaya-Borodina A. E., Grigorenko V.N., Jabborov A.M., Kalmykova O.G., Kapitonova O.A.,

Kechaykin A. A., Khapugin A. A., Kholodov O. N., Khoreva M. G., Kin N. O., Korolyuk A. Yu., Korolyuk E. A., Korotkov Y. N., Kosachev P. A., Kozyr I. V., Kulagina M. A., Kulakova N. V., Kuzmin I. V., Lashchinskiy N. N., Lazkov G. A., Luferov A. N., Malov D. N., Marchuk E. A., Murtazaliev R. A., Olonova M. V., Ovchinnikova S. V., Ovchinnikov Y. V., Pershin D. K., Peskova I. M., Plikina N. V., Pyak A. I., Pyak E. A., Salokhin A. V., Senator S. A., Shaulo D. N., Shmakov A. I., Shumilov S. V., Smirnov S. V., Sorokin V. A., Stepantsova N. V., Svirin S. A., Tajetdinova D. M., Tsarenko N. A., Vasjukov V. M., Yena A. V., Yepikhin D. V., Yevseyenkov P. E., Wang W., Zolotov D. V., Zyкова E. Yu., Murashko V. V., Krivenko D. A. (2022) Findings to the flora of Russia and adjacent countries: New national and regional vascular plant records, 4. *Botanica Pacifica: a journal of plant science and conservation*, 11(1): 129–157